



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Modelado de nicho ecológico para caracterizar la
expansión del género *Lonchura* en México**

Tesis que presenta

Sebastián Gay Escalante

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2021

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis **Sebastián Gay Escalante** titulado “**Modelado de nicho ecológico para caracterizar la expansión del género Lonchura en México**”. fue realizado en la **Unidad de Recursos Naturales**, en la Línea de Cambio Global en Ecosistemas Neo-Tropicales del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección del **Dr. Richard Evan Feldman**, dentro de la opción de Maestría en Ciencias Biológicas, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente.



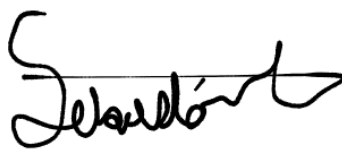
Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 1 de Octubre de 2021

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Mérida, Yucatán, México, a 24 de septiembre de 2021

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C, y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C, y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Sebastián Gay Escalante

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Richard Evan Feldman por su invaluable orientación, comprensión y apoyo durante todo el proceso como mi asesor de tesis. Particularmente agradezco su manera de ampliar mis horizontes respecto a las invasiones biológicas.

A todos los miembros de mi comité tutorial, al Dr. José Luis Hernández Stefanoni y el Dr. Carlos Yañez Arenas por sus siempre atinados comentarios y disponibilidad para guiarme a lo largo del posgrado. A la Dra. María Azucena Canto Aguilar y al Dr. Luis De León por sus atinadas sugerencias y comentarios que hicieron de mi tesis un mejor trabajo.

Al Consejo Nacional De Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca núm. 1001564 que permitió emprender este proyecto.

A la Maestra en Ciencias Bea Morales por su siempre amable disposición para orientarme en las técnicas de MNE, esenciales a mi trabajo.

A todos mis compañeros de trabajo del laboratorio "EcoAves": Davira Palma, Gerardo Linares y Aldo Echeverría como miembros "senior" del laboratorio, por siempre compartir su experiencia con los más nuevos, y principalmente, por siempre hacerme sentir en casa en una ciudad nueva. A Ingrid Tello, por acompañarme como nuevos miembros del laboratorio y como foráneos en Mérida. A Carlos Carias por su compañerismo y apoyo moral, aunque las condiciones hicieran que fuera a la distancia. Al Técnico del CICY Alfredo Dorantes por su gran apoyo al laboratorio.

A la Unidad de Recursos Naturales del CICY, particularmente a todo su profesorado que a pesar de pasar por una pandemia global no dejaron de demostrar su esfuerzo e interés en el desarrollo de sus estudiantes. A todos los trabajadores y estudiantes que me brindaron su apoyo y consejos durante mi estancia en el CICY.

DEDICATORIA

A mi familia por su incondicional apoyo en mi desarrollo como biólogo, desde que de pequeño decidí que era el camino que quería tomar.

A mis padres Alejandra y Enrique, porque son ellos quienes cultivaron en mí el amor a la naturaleza y la ciencia. Por siempre impulsarme a hacer lo que quiero, siempre ver por mí y principalmente, por enseñar a sus hijos a siempre tratar a los demás con honor y dignidad.

A mi hermana Ivana, por ser un ejemplo de perseveración y éxito a lo largo de mi vida. Por enseñarme a ser un hermano mayor, con todas las lecciones y cariño que eso implica.

A todas las amistades cuyo apoyo jamás podré acabar de agradecer. A todos aquellos que asistieron a mis platicas en línea, a leer mi trabajo o que simplemente me dejaron hablar de la tesis por horas, aunque no fuera su tema favorito.

INDICE

INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	5
1.1 LAS ESPECIES NO-NATIVAS.....	5
1.2 EL PROCESO DE INVASIÓN	6
1.3 EL NICHOS ECOLÓGICO	8
1.4 EL MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICO.....	10
1.5 MAXENT	14
1.6 KUENM	15
1.7 DATOS DE CIENCIA CIUDADANA	18
1.8 EL GÉNERO <i>LONCHURA</i>	19
1.9 SITUACIÓN DENTRO DE MÉXICO	23
1.10 MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICO PREVIOS	24
JUSTIFICACIÓN.....	25
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	26
OBJETIVOS.....	27
MATERIALES Y METODOS.....	29
2.1 ORIGEN Y TRATAMIENTO DE LAS OBSERVACIONES.....	29
2.2 ORIGEN, SELECCIÓN Y TRATAMIENTO DE LAS VARIABLES AMBIENTALES	31

2.3 CONTRIBUCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES AL MODELO	34
2.4 SUPUESTO DE EQUILIBRIO AMBIENTAL.....	34
2.5 REALIZACIÓN DEL MODELO.....	34
2.6 REALIZACIÓN DE MAPAS DE IDONEIDAD Y POST-PROCESAMIENTO.....	39
2.7 SIMILITUD DE NICHOS.....	40
RESULTADOS	43
3.1 EQUILIBRIO AMBIENTAL	43
3.2 SELECCIÓN DE MODELOS	44
3.1 SELECCIÓN DE MODELOS	46
3.3 MAPAS DE IDONEIDAD E INCERTIDUMBRE	47
3.4 CURVAS ROC Y ROC PARCIAL.....	55
3.5 CURVAS DE TASA DE OMISIÓN.....	59
3.6 CONTRIBUCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES AL MODELO	60
3.7 ANÁLISIS MOP.....	62
3.8 ANÁLISIS DE SIMILITUD DE NICHOS	63
DICUSIÓN.....	65
4.1 CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA.....	65
4.2 COEXISTENCIA.....	65
4.3 DESEMPEÑO DE LOS MODELOS.....	66
4.4 LIMITANTES DE LOS MNE Y LA IDONEIDAD AMBIENTAL.....	68

4.5 FACTORES BIÓTICOS Y ANTROPOGÉNICOS.....	69
4.6 ALTERNATIVAS PREDICTIVAS	70
4.7 POSIBLES IMPACTOS.....	71
CONCLUSIÓN	73
BIBLIOGRAFÍA	75

INDICE DE FIGURAS

<u>Figura 1.1 La transición entre etapas del proceso de invasión causado por el humano, adaptado de Blackburn et al., 2009 y Blackburn et al., 2011</u>	7
<u>Figura 1.2 El diagrama BAM (Soberón y Peterson 2005)</u>	9
<u>Figura 1.3 Distribución global de L. malacca</u>	20
<u>Figura 1.4 Distribución global de L. punctulata</u>	22
<u>Figura 2.1 Diagrama de flujo del tratamiento de datos</u>	30
<u>Figura 2.2 Explicación de la ROC parcial</u>	38
<u>Figura 3.1 Prueba del supuesto de equilibrio</u>	44
<u>Figura 3.2 Mapas de idoneidad L. malacca</u>	49
<u>Figura 3.3 Mapas de idoneidad L. punctulata</u>	50
<u>Figura 3.4 Mapas de idoneidad con habitat de L. malacca</u>	52
<u>Figura 3.5 Mapas de idoneidad con habitat de L. punctulata</u>	52
<u>Figura 3.6 Mapas de incertidumbre L. malacca</u>	53
<u>Figura 3.7 Mapas de incertidumbre L. punctulata</u>	54
<u>Figura 3.8 Curva ROC de L. malacca</u>	55
<u>Figura 3.9 Curva ROC de L. punctulata</u>	56
<u>Figura 3.10 Curva ROC parcial de L. malacca</u>	57
<u>Figura 3.11 Curva ROC parcial de L. punctulata</u>	57

<u>Figura 3.12 Tasa de omisión de L. malacca</u>	58
<u>Figura 3.13 Tasa de omisión de L. punctulata</u>	59
<u>Figura 3.14 Contribución de las variables</u>	60
<u>Figura 3.15 Análisis MOP de L. malacca</u>	61
<u>Figura 3.16 Análisis MOP de L. punctulata</u>	62

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1.1 Variables de Worldclim y su descripción 31

Cuadro 3.1 Modelos preliminares 45

Cuadro 3.2 Modelos seleccionados 46

Cuadro 3.3 Valores de los umbrales cumulativos..... 54

Cuadro 3.4 Proporción de observaciones predicha por umbral 55

Cuadro 3.5 Similitud de nicho entre modelos 55

RESUMEN

El ser humano ha introducido especies a distintas áreas geográficas, tanto de manera incidental como accidental. Estas especies introducidas pueden, frecuentemente, ser causa de preocupación ecológica. Hay un gran número de consecuencias a la introducción de las especies en rangos geográficos naturalmente inaccesibles para ellas, generalmente catalogadas como impactos (ya sean económicos o ecológicos). Los impactos previamente mencionados dependerán del área de introducción de una especie, y más importantemente, de la expansión de las especies alrededor del área geográfica nueva. Considerando lo anterior, es sumamente importante conocer el potencial de expansión de las introducciones recientes para poder tomar decisiones de monitoreo y manejo de las especies no-nativas. Una manera de hacer estas predicciones es por medio de técnicas correlativas como el modelado de nicho ecológico (MNE). Estas técnicas caracterizan el nicho ecológico de las especies por medio de distintos algoritmos y parametrizaciones que utilizan la información de presencia de las especies y la relación de ese punto en el espacio geográfico con distintas variables ambientales. La caracterización del nicho ecológico de las especies permite transferir estos modelos en el espacio geográfico y generar mapas de “idoneidad ambiental” mostrando áreas que son potencialmente habitables para las especies no-nativas. En el presente trabajo, se aplica esta técnica a dos especies de aves introducidas en México, ambas del género *Lonchura* (*L. malacca* y *L. punctulata*).

El trabajo aquí realizado utilizó el algoritmo Maxent y la paquetería Kuenm de R para obtener múltiples modelos para cada especie (generados por distintas parametrizaciones del algoritmo) que posteriormente fueron sujetos a un proceso de selección de los mejores modelos. A partir de los modelos seleccionados, se obtuvo como productos finales mapas de idoneidad ambiental para cada especie, así como mapas que incluyen la idoneidad de hábitat añadida a la idoneidad ambiental. En el caso de ambas especies, una larga extensión del territorio mexicano se presenta como idóneo, incluso bajo los escenarios más restrictivos del modelo. Para finalizar, se discutieron alternativas predictivas que podrían ayudar a generar modelos más certeros en el futuro, y la información adicional que estas técnicas requerirían.

RESUMEN

ABSTRACT

Mankind has introduced -both incidentally and accidentally- a considerable number of species to novel geographic areas. These introduced species are frequently a cause of ecological concern. There are several consequences associated with the introduction of non-native species, most of them considered as “impacts”, whether they be ecological or economical. These impacts are linked to the geographic context of the species’ introduction and more importantly, to the expansion of such species’ geographic range in the novel area. Considering this, it’s critical to know the expansion potential of recent species introductions so decision-makers can act and monitor the non-native species. One way to do this is by making predictions using correlative methods such as ecological niche models (ENM). These techniques characterize the species’ ecological niche using an algorithm and different parametrization options to generate a model using the species presence data and the relationship of that location to a number of environmental variables. These models based on the species niche can be transferred on geographical space, and by doing so, we can generate “environmental suitability” maps that show areas compatible with the species’ niche. The present work applies these techniques to two bird species introduced to Mexico, both belonging to the genus *Lonchura* (*L. malacca* and *L. punctulata*).

This work used the Maxent algorithm and Kuenm – an R package- to generate multiple models for each species (by using different parametrization options). These models were then put through a selection process to choose the best-performing of them. By using the selected models, I obtained environmental suitability maps for each species, as well as a subsequent set of maps that integrate suitable habitats to the environmental suitability. For both species, a large portion of Mexico was found to be environmentally suitable, even in the most restrictive model scenarios implemented here. Finally, I discuss different approaches that could improve the predictions here presented and the additional information that such approaches would require.

ABSTRACT

INTRODUCCIÓN

El cambio en la distribución geográfica de las especies es un proceso ecológico natural. Sin embargo, el transporte e introducción de especies fuera de su área de distribución nativa por el humano ha acelerado este proceso al reducir las limitantes en su capacidad de propagación (Lockwood et al., 2013). Si bien, múltiples especies son introducidas fuera de su rango nativo, no todos los casos resultan en el establecimiento y expansión de una población (ej. La mangosta de la india en Australia (Peacock & Abbott, 2010)) . La magnitud y éxito de una invasión biológica dependerá de las características bióticas y ambientales del sitio, características de la especie introducida y presiones externas al sitio / antrópicas (Perkins et al., 2011).

Entre las condiciones del sitio que determinan el riesgo de invasión, se encuentran sus condiciones ambientales y sus condiciones bióticas. Para que suceda una invasión biológica es necesario que en el área de introducción existan condiciones ambientales con cierta similitud a las del área nativa a la cual está adaptada la especie (Alpert et al., 2000), principalmente características climáticas (Peterson, 2003).

En lo que concierne a las características bióticas que tienen influencia en el riesgo de invasión de un sitio, se encuentran su biodiversidad local y las interacciones biológicas que pueden resultar de la introducción (Perkins et al., 2011). Se ha encontrado que el riesgo de invasión de un sitio se encuentra ligado a la diversidad biológica del mismo, sin embargo, la relación entre la diversidad y la susceptibilidad de invasión cuenta con evidencia controvertida (Stachowicz & Byrnes, 2006). Es importante notar que la relación invasión-diversidad parece estar ligada a escalas espaciales reducidas y tiende a desaparecer al aumentar la escala (J. M. Jeschke et al., 2018), aunque hay estudios de escala espacial amplia que apoyan esta hipótesis de “resistencia biótica” (e.j. Beaury, et. al, 2020).

Aparte de las características bióticas y ambientales intrínsecas al sitio de interés, se han identificado presiones antrópicas que pueden afectar el riesgo de invasión. La urbanización y el disturbio antrópico parecen aumentar el riesgo de invasiones biológicas al modificar las condiciones del sitio (Lechuga-Lago et al., 2017) y reconfigurar las interacciones y cadenas tróficas locales (Cadotte et al., 2017; Santana Marques et al., 2020). Otra fuerza externa importante es la presión de introducción de las especies. Es común que las especies no-

INTRODUCCIÓN

nativas sean introducidas en más de un evento por localidad en el tiempo, esto es conocido como “presión de propágulo”, y esta constante presión de introducción de individuos es determinante en el éxito del establecimiento de una población introducida (Lockwood et al., 2005).

Considerando lo anterior, el papel que juegan las especies introducidas dentro de un país como México es particularmente interesante gracias a sus características biogeográficas y climatológicas. La posición del país entre la región Neártica y Neotropical, así como su compleja orografía, han proporcionado las condiciones para una gran diversidad de manchones de hábitats y climas distintos (Navarro-Sigüenza et al., 2014; SEMARNAT, 2015). Esta heterogeneidad ambiental crea un mayor número de posibles sitios con condiciones similares a otras regiones geográficas. Sumado a esto, México es un país con un constante incremento en la urbanización y un fuerte cambio en el uso de suelo (Sarukhan et al., 2015) y un marcado problema de pérdida de biodiversidad (Fuller et al., 2007). Todos estos factores se mencionan anteriormente como agentes importantes que afectan el riesgo de invasiones biológicas. Por último, México se encuentra geográficamente cercano a regiones que se han identificado como puntos clave por su frecuente introducción y establecimiento de especies, como son las islas caribe, Florida y California (Dawson et al., 2017). La necesidad de profundizar el conocimiento sobre las especies no-nativas en México es reconocida, existiendo incluso una “Estrategia Nacional sobre especies invasoras en México” (CANEI 2010).

La distribución de los esfuerzos de investigación en especies introducidas no es igual para cada grupo taxonómico. Hablando globalmente, entre los grupos menos representados en estudios de ecología de invasiones se encuentran las aves (Pyšek et al., 2008). Dentro de México se ha reconocido previamente que hay poco conocimiento sobre las aves introducidas al país. Los estudios sobre aves no-nativas en el país son limitados y frecuentemente comprenden solo listados o reportes en inventarios de fauna (MacGregor-Fors et. al, 2011; Pineda-lópez et. al, 2013; Ramírez-Bastida et. al, 2015). Dentro de las especies no-nativas consideradas amenazas a la diversidad de México (Álvarez-Romero, et al., 2008) se menciona al capuchino tricolor (*Lonchura malacca*) y al capuchino pecho-escamoso (*Lonchura punctulata*) como especies que presentan un riesgo de posible expansión. Estas especies habitan zonas urbanas, de cultivo y zonas inundables (Degante-

González et al., 2018; Payne, 2020). Sin embargo, no existen trabajos que evalúen la distribución potencial de dichas especies dentro de México y cuales hábitats están ocupando actualmente.

La distribución de las especies está determinada en gran parte por su nicho fundamental y su nicho realizado (Jackson & Overpeck, 2000a; A. Jiménez-Valverde et al., 2011; Kearney, 2006). Una manera de conceptualizar estos conceptos es que el nicho fundamental representa todas las condiciones ambientales (abióticas) donde la especie puede existir con un fitness positivo, mientras que el nicho realizado es una subsección del nicho fundamental una vez se toman en cuenta las limitantes e interacciones bióticas (Peterson et al., 2011).

En el caso de las especies que logran establecer poblaciones fuera de su rango nativo, existen dos escenarios posibles: las especies conservan su nicho realizado o existe un cambio en el mismo (Guisan et al., 2014; Peterson et al., 1999). En el caso de que una especie se establezca exitosamente en un área con condiciones climáticas y limitantes bióticas novedosas, podremos observar que la especie está ocupando una subsección de su nicho fundamental distinta (más amplia o más restringida) a la que ocupa en su rango nativo, y, por ende, un cambio en el nicho realizado (ej. Tingley et al., 2014). En lo que concierne al nicho fundamental, el supuesto general es que las especies conservan este nicho y solo cambia en escalas de tiempo evolutivas. Sin embargo, existe evidencia de casos de evolución rápida donde se puede interpretar un cambio en el nicho fundamental (Guisan et al., 2014).

Partiendo del supuesto del conservadurismo de nicho, el modelado de nicho ecológico (MNE) es una herramienta útil para caracterizar la expansión del rango geográfico de especies no-nativas. Utilizando datos de presencia de la especie, el MNE permite detectar aquellas áreas que comparten las características clave del nicho abiótico observado de la especie a considerar y así generar “mapas de riesgo de invasión” (Jiménez-Valverde et al., 2011; Peterson, 2003). Esta herramienta ha sido utilizada previamente con especies de aves para predecir mapas de riesgo de invasión a escalas globales y locales (ej., Adelino et al., 2017; Nyári et al., 2006). A la vez, se ha probado la habilidad predictiva de estos modelos en especies con introducciones en múltiples continentes con casos de estudio

INTRODUCCIÓN

como el miná común (*Acridotheres tristis*), con alta capacidad predictiva (Cohen et. al, 2019).

Utilizando el MNE, el presente trabajo busca proporcionar un mapa de las zonas más habitables para ambas especies del género *Lonchura* dentro de México. Estas dos especies de aves granívoras provienen de Asia, particularmente la zona de la península india, y debido a su popularidad como mascotas han sido introducidas en múltiples países de América y el Caribe (Certuche-Cubillos et al., 2010; Payne, 2019, 2020). Ambas especies se encuentran asociadas a hábitats costeros, riparios y rurales (Payne, 2020; Restall, 1997). Mientras que existe muy poca información sobre sus impactos en su área introducida, se ha reportado que ambas especies son consideradas plagas de campos de arroz y sorgo en su rango nativo (Restall, 1997), y su afinidad por estos cultivos se ha observado en sitios donde ha sido introducidas (Certuche-Cubillos et al., 2010). A pesar de que ambas especies se encuentran introducidas en México, hasta el presente no existen trabajos diseñados para predecir específicamente las zonas de posible invasión en el país. Considerando lo anterior, este trabajo puede funcionar como un primer acercamiento que genere hipótesis sobre la expansión de ambas especies.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1.1 LAS ESPECIES NO-NATIVAS

El transporte y asentamiento del ser humano alrededor del planeta ha sido en compañía de un gran número de especies animales. Este proceso ha causado la introducción de especies a áreas geográficas que de otra forma difícilmente tendrían acceso (Lockwood et al., 2013). Estas introducciones mediadas por el hombre, ya sean incidentales o accidentales, pueden resultar en la colonización de nuevas regiones geográficas por organismos anteriormente ausentes (Lockwood et al., 2013). Este fenómeno es estudiado desde los enfoques de la biogeografía, ecología, ciencias sociales, biología de la conservación y principalmente la biología de las invasiones (Vaz et al., 2017). Este enfoque multidisciplinario en el estudio de las introducciones biológicas ha permitido la rápida expansión de la biología de las invasiones como disciplina, pero también ha fomentado el uso de una terminología vaga.

La terminología utilizada para referirse a las especies introducidas es inconsistente y con abundantes sinónimos (Falk-Petersen et al., 2006; Lockwood et al., 2013). En particular, el término “invasor” cuenta con múltiples definiciones que impiden tener claridad a qué tipo de fenómeno se hace referencia, ya que puede referirse desde a especies no-nativas de las cuales se desconoce más información, hasta especies introducidas con impactos considerados como negativos (Colautti & Macisaac, 2004). Esta inconsistencia y el uso de “impactos” como criterio para utilizar la palabra “invasor” hacen que este término sea poco claro. Sumado a esto, algunos términos utilizados para referirse a especies no-nativas, como “plagas” o “invasoras” cuentan con connotaciones negativas y pueden sesgar o predisponer la opinión pública respecto a las especies (Colautti & Macisaac, 2004; Larson, 2005). Teniendo en cuenta estas inconsistencias y buscando la mayor objetividad posible, dentro de esta tesis se ha optado por utilizar el término “especies no-nativas” e

“introducidas” para referirse a la especie fuera de su rango de distribución nativo gracias al factor antropogénico.

Es importante notar que a pesar de que las especies cambian su distribución y colonizan nuevos ambientes naturalmente, las introducciones biológicas mediadas por el humano difieren de las colonizaciones naturales en magnitud, velocidad y tipo de impactos (Buckley & Catford, 2016; Lockwood et al., 2013; Wilson et al., 2016). La introducción de una especie no-nativa a un ecosistema tendrá por consecuencia una serie compleja de impactos. Las especies no-nativas pueden tener impactos sobre los procesos de los ecosistemas, composición de las comunidades, las redes tróficas y los procesos evolutivos (McGeoch et al., 2010; Mooney & Cleland, 2001; Simberloff et al., 2013). Por lo tanto, las especies no-nativas tendrán diferentes impactos según el contexto de su introducción a la nueva área geográfica, el cual incluye la forma de introducción y las características biológicas y poblacionales de los organismos introducidos.

Esencial para entender el contexto de las introducciones de especies no-nativas es considerar el taxón del que se está hablando. La mayoría de estudios dentro de la biología de las invasiones se centran en plantas e insectos, con otros grupos, como las aves, menormente representados (Pyšek et al., 2008). La investigación sobre este grupo debe recibir mayor énfasis, puesto que las aves cuentan con un número proporcionalmente alto de especies establecidas fuera de su rango nativo de distribución (>200) y cuyas introducciones muestran una tendencia a incrementar de manera exponencial (Blackburn et al., 2015; Blackburn et al., 2009; Martin-Albarracín et al., 2015).

1.2 EL PROCESO DE INVASIÓN

El fenómeno de las invasiones biológicas es frecuentemente comprendido como un proceso donde se presentan una serie de “etapas de invasión”. Estas etapas han sido propuestas y modificadas por distintos autores (Blackburn et al., 2009, 2011; Richardson et al., 2000). Considerando que el presente trabajo tiene un enfoque en especies de aves, se utilizan las cuatro etapas (**figura 1.1**) propuestas por Blackburn et al. (2009) en sus estudios sobre las aves no-nativas. Se debe aclarar que las especies no necesariamente avanzaran a la siguiente etapa de un proceso de invasión debido a los obstáculos presentes en cada una

de estas etapas, como lo son la supervivencia al transporte, que la cantidad de individuos introducidos sean suficientes para establecer una población y las condiciones climáticas al momento de su introducción (Pearson et al., 2018; Renault et al., 2018).

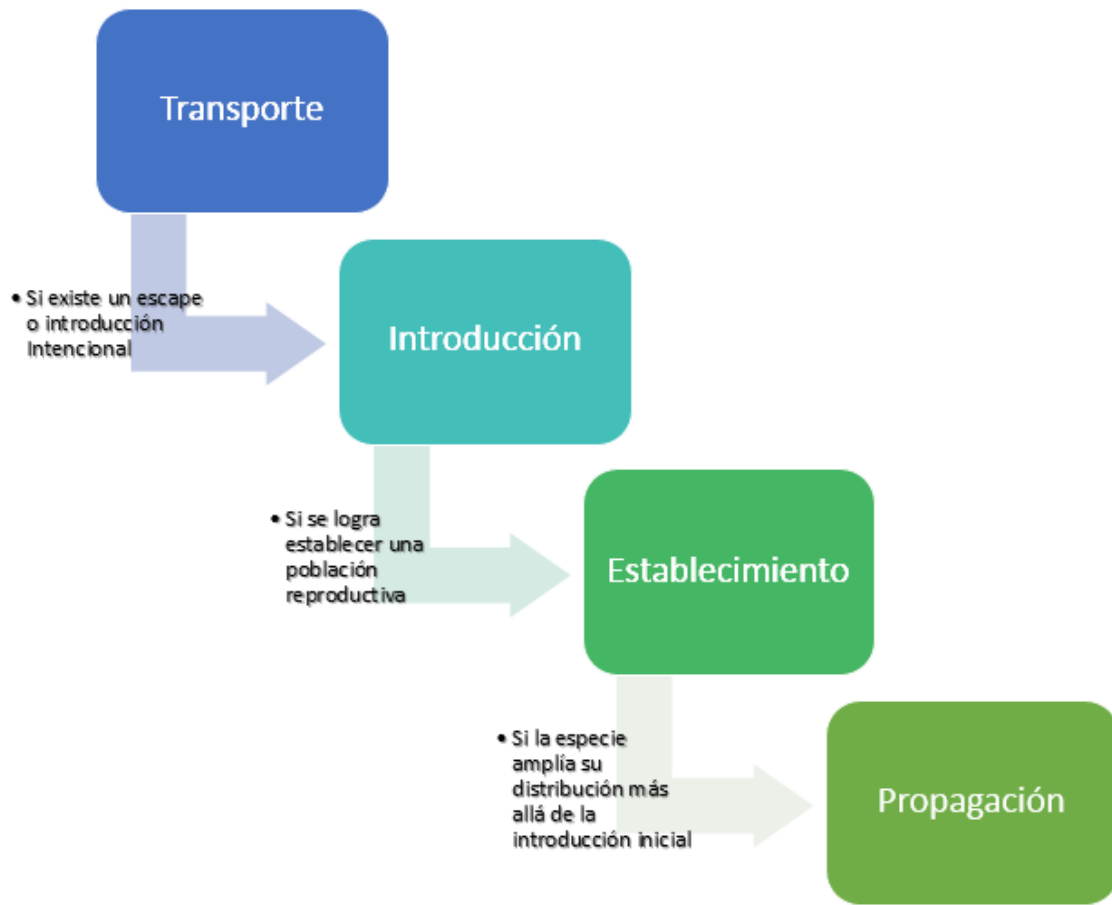


Figura 1.1 la transición entre etapas del proceso de invasión causado por el humano, adaptado de Blackburn et al., 2009 y Blackburn et al., 2011.

Al investigar una invasión biológica, es importante considerar en qué etapa del proceso se encuentran las especies no-nativas de interés ya que esto determinará los obstáculos con los que se encuentra para hacer la transición a otra etapa (Kolar et al., 2001; Richardson et al., 2000). La posibilidad y manera de generalizar la cantidad de especies que logran hacer la transición entre etapas es un tema debatido entre expertos (Jarić & Cvijanovic, 2012; Jeschke & Strayer, 2005; Jeschke, 2008; Williamson & Fitter, 1996). Sin embargo, análisis relativamente recientes posicionan la proporción de aves introducidas que pasan cada

etapa cerca del 50% (Jeschke & Strayer, 2005; Jeschke, 2008). Es decir, del total de aves introducidas en un área geográfica determinada, aproximadamente el 50% lograrán llegar a la etapa de establecimiento. De aquellas que logran establecerse, aproximadamente el 50% lograrán llegar a la etapa de propagación. Ligado a este progreso dentro de las etapas de invasión se encuentra la idea de la curva de invasión, un concepto que surge en el manejo de áreas naturales. La curva de invasión plantea que mientras más avanza una especie dentro del proceso de invasión, más costoso y difícil será su manejo en caso de considerarse necesario (Harvey & Mazzotti, 2018). Considerando lo anterior, es importante comprender los mecanismos y condiciones que favorecen el proceso de invasión en las especies no-nativas.

El éxito en las etapas de establecimiento y propagación de una especie introducida está ligado a múltiples factores, como lo son las interacciones bióticas, las características poblacionales de la población introducida, y la presencia de condiciones adecuadas para que la especie pueda existir (Blackburn et al., 2009). El conjunto de factores mencionados anteriormente representa el nicho ecológico de la especie, y es utilizando este concepto que los MNE operan para crear predicciones.

1.3 EL NICHO ECOLÓGICO

A pesar de ser utilizado constantemente como concepto en ecología, el concepto de “nicho ecológico” cuenta con diversos significados. Una manera de dividir estos conceptos es en nichos Eltoniano y nicho Grinnelliano. El nicho Eltoniano es aquel que se enfoca en cuestiones pertinentes a los recursos, su consumo y las interacciones biológicas, mientras que el nicho Grinnelliano se refiere a la serie de condiciones ambientales que favorecen el crecimiento poblacional de la especie (Jackson & Overpeck, 2000b; Soberón, 2007).

Los modelos de nicho ecológico (MNE) dependen de los conceptos de “nicho fundamental” y “nicho realizado”. El nicho fundamental en los MNE se define como el espacio geográfico que reúne las condiciones necesarias para la existencia de poblaciones de la especie, mientras que el nicho realizado es un subconjunto de estos espacios donde la especie se distribuye en la actualidad (Kearney, 2006). En general, podemos encontrar espacios geográficos que reúnen las condiciones idóneas para una especie pero que no se

sobreponen con su distribución. Estos espacios suelen ser localidades que reúnen las condiciones ambientales idóneos pero que son inaccesibles a la especie por limitantes como pueden ser montañas, cuerpos de agua, o la capacidad de dispersión de la especie (Robert D. Holt, 2003).

La relación entre el nicho y el espacio geográfico puede ser mejor entendidas por medio del diagrama BAM (Soberón & Peterson, 2005) representado en la **figura 1.2**.

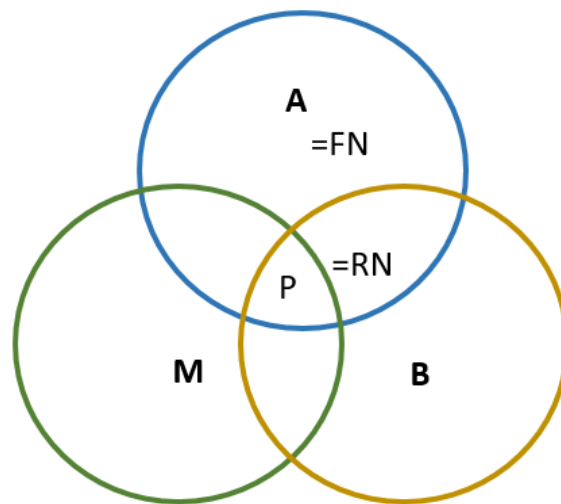


Figura 1.2 El diagrama BAM de Soberón y Peterson (2005) ilustra el concepto de nicho utilizado en el modelado de nicho ecológico. La “A” representa el **nicho fundamental** (FN) expresado en un espacio geográfico. “B” representa a los requisitos bióticos de la especie, por lo que la intersección entre “A” y “B” representa el espacio geográfico del **nicho realizado**. M representa las áreas accesibles para la especie. Por lo tanto, “P” en este diagrama refleja la distribución real de la especie.

En el caso de las especies no-nativas, la limitante de accesibilidad a las zonas geográficas donde se introducen se ve eliminada gracias a la acción humana. Cuando una especie es introducida en un espacio geográfico nuevo, existen dos respuestas: la especie puede rastrear el nicho realizado dentro de su rango nativo, o cambiar su nicho realizado (Guisan

et al., 2014; Peterson et al., 1999). El cambio en el nicho realizado de una especie en su área de introducción puede ser un reflejo de una parte del nicho fundamental al cual la especie no tiene acceso en su área nativa debido a interacciones bióticas o simplemente porque no se encuentra un sitio análogo accesible (Broennimann & Guisan, 2008; Guisan et al., 2014; Tingley et al., 2014).

Existe otra explicación para el cambio en el nicho realizado de una especie. Es posible (aunque menos probable) que el cambio observado en el nicho realizado sea consecuencia de un cambio evolutivo en el nicho fundamental (Broennimann & Guisan, 2008). Actualmente no es posible derivar la totalidad del nicho fundamental de una especie basándonos en datos de observación, esta complejidad sumada a los resultados obtenidos por distintos investigadores (Broennimann & Guisan, 2008; Soberón & Townsend Peterson, 2011; Tingley et al., 2014) han llevado a la idea de que la mayoría de cambios observados en el nicho realizado de especies introducidas no son derivadas de un cambio en el nicho fundamental de la especie (Soberón & Townsend Peterson, 2011) o son producto de artefactos metodológicos (Guisan et al., 2014).

A pesar de que el supuesto de conservadurismo de nicho es debatible, se ha documentado una tendencia de las especies a participar en un “rastreo” de su nicho, encontrándose en el área invadida en sitios que son climáticamente y ambientalmente similares a su rango nativo (Peterson, 2011; Wiens & Graham, 2005).

1.4 EL MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS

Una herramienta útil en el estudio de las invasiones biológicas es la predicción de zonas vulnerables a la expansión de la distribución de una especie no-nativa por medio del modelado de su nicho ecológico. Un modelo de nicho ecológico (MNE) es un conjunto de técnicas correlativas utilizadas con el fin de identificar las condiciones ambientales donde una especie está presente, modelando la dimensión ambiental que ocupa la especie y proyectándola a la dimensión geográfica por medio de variables ambientales y datos georreferenciados de presencia (y en ocasiones ausencias) (Jiménez-Valverde et al., 2011a; Warren, 2012; Zurell, & Engler, 2019).

Los modelos de nicho ecológico operan bajo el concepto de nicho ecológico Grinnelliano, el cual se puede definir como el subconjunto de un espacio multivariado de condiciones

ambientales donde una especie puede establecer poblaciones sin necesidad de inmigración repetida de individuos, restringido a aquellas variables ambientales que no son consumidas o directamente afectadas por la especie (Jiménez-Valverde et al., 2011a; Soberón, 2007). La teoría del nicho Grinnelliano permite de manera operacional relacionar el nicho con el espacio geográfico (Jiménez-Valverde et al., 2011a; Peterson et al., 2011). En la práctica del MNE, esta relación se establece a partir de datos de presencia (y de ser posible, ausencia) de la especie. Partiendo del supuesto de que hay conservadurismo de nicho, los MNE generan predicciones a partir de estos datos.

Los datos de presencia utilizados por los MNE son observaciones georreferenciadas de las especies de interés, frecuentemente obtenidos de bases de datos de colecciones científicas, museos, investigaciones de campo (Beck et al., 2014), y de bases de datos de ciencia ciudadana (Wood et al., 2011). Los datos de ausencia son datos de puntos geográficos donde se ha confirmado que la especie está ausente. El problema con los datos de ausencia es que puede asumirse que una especie está ausente simplemente porque el observador falló en detectarla, lo cual se conoce como detección imperfecta (Lahoz-Monfort et al., 2014). Gracias a la detección imperfecta, es más frecuente tener información de presencias (ya que podemos asumir que la mayoría de las presencias son reales) que de ausencias reales.

Dentro del modelado de nicho ecológico, existen modelos que trabajan solo con datos de presencia, lo cual ha sido criticado (Jiménez-Valverde et al., 2011; Jiménez-Valverde, Lobo, & Hortal, 2008). La omisión de los datos de ausencia reales resulta frecuentemente en un MNE que sobre-predice la distribución de una especie, y que en realidad refleja un nicho más aproximado al fundamental que el realizado (y por ende, la distribución **potencial**) de la especie (Brotons, Thuiller, Araújo, & Hirzel, 2004; Jiménez-Valverde et al., 2011; Lobo, Jiménez-Valverde, & Hortal, 2010). Esta sobre-predicción de la distribución es un problema cuando se busca determinar la distribución actual de las especies, pero puede considerarse ventajoso cuando la intención es predecir zonas en riesgo de la propagación de especies no-nativas.

Una de las ventajas cuando se modelan posibles introducciones (o la expansión de especies recientemente introducidas) es que el propósito es detectar las zonas idóneas para la especie independientemente de su capacidad de alcanzar estos sitios (A. Jiménez-

Valverde et al., 2011; A. Townsend Peterson, 2003). Este proceso se basa en la creación de un modelo utilizando la distribución actual de la especie (área de calibración) y hacer la transferencia del modelo al espacio geográfico de interés (Qiao et al., 2019). Las transferencias se logran por medio de interpolación, que consta de la transferencia a condiciones ambientales que caen dentro del rango de valores existentes en las variables usadas en la calibración, y la extrapolación, que comprende aquellos sitios cuyas variables están fuera del rango de valores de la calibración (Fitzpatrick & Hargrove, 2009; Qiao et al., 2019; Zurell et al., 2012).

A pesar de que frecuentemente los modelos se realizan utilizando el rango nativo, existe un beneficio de incluir las observaciones de zonas donde las especies han introducidas al modelo. El cambio en el contexto biológico de las especies en sitios donde son introducidas se ve reflejado en el nicho realizado de dichas poblaciones, y por ende, estas poblaciones pueden mejorar nuestra aproximación al nicho fundamental de la especie cuando utilizamos MNEs (A. Jiménez-Valverde et al., 2011; Soberón & Nakamura, 2009).

A pesar de lo mencionado anteriormente, el MNE y su aplicación en la predicción de introducciones biológicas presenta una serie de complicaciones. El primer problema con estos modelos es que las observaciones de presencia de las especies difícilmente cubrirán toda la distribución de la especie, y todas las observaciones se asumen como igualmente idóneas (Jarnevich et al., 2015). Aunque este problema parece ser intrínseco al modelado de nichos, el uso de datos de ausencia cuando sea posible, el uso de una resolución apropiada al contexto biológico en el modelo y el “adelgazamiento” de los datos en el espacio geográfico son medidas que pueden mitigar parcialmente esta problemática en el MNE (Aiello-Lammens et al., 2015; Jarnevich et al., 2015).

Adicionalmente, existe el problema de la falta de conceso metodológico para el criterio de selección de variables ambientales relevantes y la forma de reducir la dependencia linear entre ellas (colineariedad). Existen diferentes métodos para tratar reducir este problema, como es la selección de variables basados en técnicas estadísticas (como el análisis jacknife o la matriz de Pearson) y el conocimiento de la ecología de la especie (Bucklin et al., 2015; Rhoden et al., 2017). Otro tipo de método es el uso del análisis de componentes principales para generar variables no-correlacionadas (De Marco & Nóbrega, 2018). A pesar de que existen estudios comparativos de los distintos métodos de selección de

variables, aún es un tema de debate en el campo del MNE (De Marco & Nóbrega, 2018; Feng et al., 2019). Acercamientos recientes permiten evaluar de manera automatizada la capacidad predictiva de múltiples modelos generados con distintos juegos de variables ambientales (Cobos et al., 2019). Esta última técnica ayuda a reducir la problemática en la selección de variables, sin embargo, aún requiere de una pre-selección de variables candidatas.

Un supuesto sumamente importante en la realización de MNEs es el supuesto de equilibrio ecológico. El supuesto se refiere a que los MNEs requieren asumir que las observaciones que se utilizan de las especies representan poblaciones que están en equilibrio con sus requisitos ecológicos (Barve et al., 2011; Zhu et al., 2014), dicho de otra forma, que las observaciones representan poblaciones que están en una localidad que cumple con las condiciones ambientales que permiten la supervivencia o crecimiento de la misma población. La consideración de este supuesto impactará en la selección del área de calibración (área de donde se considerarán las observaciones de la especie) y tiene consecuencias en el resultado y la capacidad predictiva resultante de las proyecciones del modelo a áreas geográficas nuevas (transferencias) (Barve et al., 2011; Varela et al., 2009).

En lo que respecta a la habilidad de transferir modelos en el espacio geográfico (transferibilidad) existe incertidumbre sobre la viabilidad y la manera apropiada de realizar los modelos para maximizar su capacidad predictiva. La similitud de las combinaciones de las variables ambientales entre el área de calibración y proyección se ha identificado como un factor determinante para la precisión de los MNEs, donde el consenso es que un mayor grado de novedad ambiental reduce la capacidad predictiva de los MNEs (Qiao et al., 2019). El conservadurismo del nicho ecológico previamente mencionado se ha de tomar como un supuesto esencial a considerar a la hora de realizar transferencias (Petitpierre et al., 2012). Cabe resaltar que un meta-análisis reciente refuerza la idea del conservadurismo de nicho al encontrar que para la mayoría de especies el nicho en el rango introducido y el nativo ocupan lugares altamente similares en el espacio ambiental (Liu et al., 2020a). Adicionalmente, se ha observado que las características biológicas de las especies influyen en la eficacia de las transferencias, donde ciertos grupos como los endotermos terrestres (como las aves) generan modelos con mayor transferibilidad que otros grupos biológicos (Liu et al., 2020b).

Los MNE que toman en cuenta solo datos de presencia se han utilizado para conocer sitios aptos para la expansión geográfica de especies de aves no-nativas (Adelino et al., 2017; Cohen et al., 2019; Nyári et al., 2006). MNEs realizados para aves introducidas han encontrado que la incorporación de variables relacionadas con la presencia del ser humano pueden mejorar la capacidad predictiva del modelo en especies asociadas a la urbanización (Nyári et al., 2006). Más recientemente, se ha corroborado la importancia de incorporar el factor antropogénico al análisis del MNE (Cohen et al., 2019). Adicionalmente, el trabajo de Cohen et al. (2019) también encontró que los MNE realizados con datos antiguos de una especie introducida son efectivos para predecir su expansión y distribución actual. Otro estudio innovador busca aumentar la exactitud de los MNEs integrando otros factores como la cantidad de individuos introducidos originalmente (presión del propágulo) y el origen de los individuos introducidos (Cardador et al., 2016). Si bien, existen múltiples algoritmos para modelar nichos, todos los estudios mencionados previamente utilizan MaxEnt como su software de modelado.

1.5 MAXENT

MaxEnt es un software basado en machine learning que utiliza solo datos de presencia para determinar la distribución de la probabilidad de una especie con la máxima entropía posible (es decir, la explicación estadísticamente más cercana a ser uniforme), lo cual es una ventaja sobre otras técnicas que requieren datos de ausencia para obtener resultados precisos (Elith et al., 2011). Por lo tanto, MaxEnt toma estos datos de presencia para generar predicciones del “valor de probabilidad” en un pixel dado, de manera porcentual (Hernandez et al., 2008). Maxent se ha popularizado en los últimos años, y consecuentemente han incrementado los estudios comparando su efectividad contra otros métodos utilizados para realizar el MNE.

Al contrastar la efectividad de Maxent con otros métodos para realizar MNE, diversos autores han encontrado que los resultados obtenidos por Maxent se encuentran entre los mejor capacidad predictiva (Aguirre-Gutiérrez et al., 2013; Elith et al., 2006; Padalia et al., 2014; Wisz et al., 2008). Otro punto que contribuye a la popularidad de Maxent es que, a la par del software oficial, existe paquetería R para ejecutar, evaluar y transferir el modelo.

Maxent cuenta con varios ajustes que tienen influencia sobre el resultado final del modelo. Entre los factores que se deben considerar al usar Maxent se encuentran la selección del área de calibración (zona geográfica de donde se tomaran los puntos y los valores de las variables para el modelo), la elección de parámetros en el modelado, la calidad de nuestros datos de presencia y la manera en que se valida la capacidad predictiva del modelo final (Merow et al., 2013). Para seleccionar apropiadamente estos ajustes, se debe considerar el propósito de la investigación, así como el origen y precisión de nuestros datos de presencia.

Los resultados visualizados en el producto final de correr un modelo en Maxent dependen de la selección del usuario. Dentro de los resultados más importantes se encuentra el mapa de idoneidad, la curva ROC y la tasa de omisión. La curva ROC representa de manera gráfica la razón de verdaderos positivos contra los falsos positivos según varía el umbral de discriminación, en otras palabras, según varía el punto a partir del cual consideramos un positivo. Su aplicación en los MNEs nos permite contrastar con la curva ROC de otros modelos y así evaluar cuál es el modelo con mejor desempeño (Young et al., 2011). La tasa de omisión evalúa la probabilidad de que una observación seleccionada al azar caiga en un pixel del raster con un valor de probabilidad de ocurrencia mayor que un punto de ausencia seleccionado al azar (Kigen et al., 2013). Por lo tanto, los valores de omisión ideales deben ser similares a la omisión predicha.

1.6 KUENM

Kuenm es un paquete para R que automatiza en gran parte el proceso de calibración del modelado de nicho ecológico utilizando MAXENT. Al elegir y comparar los resultados de distintas parametrizaciones y al evaluar estos resultados, Kuenm agiliza el proceso de modelado comparado con otros métodos para realizar este proceso (Cobos et al., 2019). El proceso de modelado en Kuenm se divide en tres partes: calibración, creación-evaluación de modelos finales y análisis de riesgo de extrapolación (Cobos et al., 2019).

Kuenm, como otras aplicaciones de MaxEnt, utiliza una partición de la base datos de observaciones con el propósito de calibrar y evaluar los modelos. Estas bases de datos se pueden dividir en una base de datos de entrenamiento (para calibrar el modelo) y una de prueba (para evaluar los modelos candidatos) con distinta proporción de los datos en cada

base. Adicionalmente, Kuenm puede utilizar una tercera base de datos independiente a las de entrenamiento y prueba (datos de validación) que se utiliza en la etapa de evaluación y selección de modelos finales. Existen múltiples métodos de partición de datos, cuya selección dependerá de la cantidad de datos disponibles, la extensión geográfica que cubren y el propósito general de la investigación (Muscarella et al., 2014).

1.6.1 Calibración del modelo

En la calibración del modelo el objetivo es utilizar los datos para encontrar cual es la combinación de variables que mejor representa el fenómeno estudiado (Steele & Werndl, 2013). Estos modelos se calibran utilizando la información de las variables ambientales en el área donde se están tomando las observaciones. Este proceso genera una gran cantidad de modelos candidatos que se seleccionan de acuerdo a los siguientes criterios: 1) aquellos modelos estadísticamente significativos; 2) modelos con habilidad predictiva mayor a la esperada por el azar (basado en tasas de omisión), y 3) Dentro de los modelos previamente filtrados, se seleccionan aquellos de menor complejidad utilizando el criterio de AIC delta (criterio de Akaike) (Cobos et al., 2019). La significancia de los modelos y las tasas de omisión utilizan la base de datos de “prueba” dentro de su cálculo (Cobos et al., 2019).

1.6.2 Creación y evaluación de modelos finales

La creación y evaluación de modelos finales en Kuenm se realiza posterior a la calibración. Esta etapa incluye la aplicación de transferencias de los modelos a otras regiones geográficas. En esta etapa se generan modelos finales con múltiples iteraciones (número definido por el usuario). También en esta etapa se puede decidir la técnica de extrapolación en aquellos sitios del área de proyección que presenten valores de las variables que salgan del rango encontrado en las mismas variables dentro del área de calibración.

Existen tres opciones de extrapolación posibles: 1) extrapolación libre, la cual aplica la continuación de la misma tendencia observada en las variables observada en el área de calibración. 2) extrapolación con “clamping”, en la cual la respuesta de las variables en

áreas de extrapolación se ve limitada a la periferia de aquellas observadas en el área de calibración. 3) Sin extrapolación, donde el valor de la respuesta es 0 si los valores de las variables en el área de proyección exceden lo observado en el área de calibración (Cobos et al., 2019). La selección de la técnica de extrapolación es importante de tomar en cuenta a la par de un análisis de similitud entre el área de calibración y el área de proyección (ver la sección *análisis del riesgo de extrapolación*).

Por último, este proceso de evaluación de los modelos puede resultar en más de un modelo como candidatos “finales”, debido a que puede haber múltiples modelos con desempeño similar. Si este es el caso, y se cuenta con datos de validación independientes se puede proceder a la selección del mejor modelo. (Cobos et al., 2019).

1.6.3 Análisis del riesgo de extrapolación

A la hora de hacer transferencias de los modelos de nicho en el espacio geográfico, es importante entender la disimilitud entre el área de calibración y el área de transferencia. Es común que en partes del área a la que se van a transferir los modelos existan condiciones de las variables que salen de lo observado dentro del área de calibración, donde el modelo tendrá que actuar de manera completamente extrapolatoria (extrapolación estricta) (Zurell et al., 2012). Es importante conocer estas regiones para que la interpretación de los modelos en estas zonas sea hecha con cautela. Por otra parte, el área de transferencia del modelo presentará zonas donde los valores de las variables no salen de lo observado en el área de calibración, pero las combinaciones de estos valores serán diferentes a las presentes entre ambas áreas (Zurell et al., 2012).

Existen técnicas como el “Mobility-Oriented Parity” (MOP), que nos permiten generar un análisis que nos muestre las áreas de extrapolación estricta (donde los valores salen del umbral de lo observado en el área de calibración) y a la vez encontrar que tan similar es la combinación de variables en cada pixel a aquellas en el área de calibración (Owens et al., 2013). Este análisis puede ser efectuado directamente desde Kuenm (Cobos et al., 2019).

1.7 DATOS DE CIENCIA CIUDADANA

La adquisición de datos es un problema frecuente cuando se trata del desarrollo de proyectos de ecología y conservación biológica. En los últimos años, se ha encontrado una fuente de datos importante en la ciencia ciudadana, práctica donde el público general provee registros de especies a nivel global por medio de distintas plataformas digitales. La ciencia ciudadana es una herramienta que proporciona cierto número de ventajas, entre ellas se encuentra que es más económico que un muestreo normal, la captura de datos puede ser a escalas geográficas y temporales más grandes que un estudio convencional y la presencia de más observadores en la toma de datos mejora las posibilidades de obtener registros de especies raras o nuevas en el área (McKinley et al., 2017).

Si bien, los datos tomados con ciencia ciudadana son versátiles, también vienen acompañados de un número de consideraciones para poder hacer un uso efectivo de ellos. Los datos obtenidos por proyectos de ciencia ciudadana tienden a mostrar patrones bastos y a gran escala (Bonney et al., 2009), por lo que es importante al considerar los filtros de calidad que utiliza la plataforma desde donde se adquieren para reducir el error en los resultados. Por ejemplo, eBird es una plataforma de ciencia ciudadana que recopila datos de observaciones de aves, la cual cuenta con una serie de requisitos que deben de ser completados por el usuario previo a que sus registros sean aceptados. En el caso de eBird, las anomalías en el listado de especies subido por el usuario son evaluadas por expertos en el tema, y de ser necesario, solicitan evidencia fotográfica de las especies, rechazando observaciones anormales que no pueden ser sustentadas (Kelling et al., 2015). Otra parte importante al trabajar con este tipo de datos es hacer un pre-tratamiento previo a los análisis pertinentes. Este pretratamiento implica eliminar los campos innecesarios, eliminar datos con georreferenciación incorrecta (localidades imposibles) o incompleta, eliminar registros con nombres científicos incorrectos y eliminar registros duplicados o del mismo punto geográfico exacto (Cobos et al., 2018).

Al trabajar con datos de aves, plataformas de ciencia ciudadana como eBird (Wood et al., 2011) permiten obtener información constantemente actualizada sobre las especies en un espacio geográfico determinado. eBird es una plataforma particularmente exitosa, puesto

que permite un sistema de obtención de datos que incorpora en su diseño las costumbres de avistamiento de aves que existían previamente a su creación (Wood et al., 2011).

Diversos tipos de estudios se han realizado utilizando datos de eBird. Para el 2014 existían al menos 90 publicaciones en revistas científicas que utilizaron datos de eBird para sus análisis (Sullivan et al., 2014), número que muy probablemente ha aumentado conforme se ha popularizado el uso de datos de ciencia ciudadana. El uso más común de estos datos está relacionado con estudios de la distribución de las especies (Sullivan et al., 2014), pero se han propuesto un gran número de usos que puede tener para estudios ecológicos y para la conservación de especies (Sullivan et al., 2017).

Plataformas como eBird que cuentan con un poder de muestreo tan grande (tanto temporal como geográficamente) son herramientas sumamente útiles en la ecología de invasiones. Los datos de eBird se han utilizado para predecir la expansión de especies invasoras (Ingenloff et al., 2017; Ivanova & Symes, 2018) y para evaluar las tendencias poblacionales de especies invasoras (Falcon & Tremblay, 2018). Otra ventaja de estas plataformas es que la intensidad y frecuencia de la obtención de observaciones hace posible la detección temprana de especies introducidas (Larson et al., 2020; Maistrello et al., 2016). Este monitoreo constante resulta ser sumamente útil para detectar y caracterizar expansiones del rango geográfico de las especies, como es el caso del capuchino Tricolor (*Lonchura malacca*) y el capuchino pecho escamoso (*Lonchura punctulata*) en México.

1.8 EL GÉNERO *LONGHURA*

El género *Lonchura* es un grupo de aves cuyos miembros son comúnmente denominados capuchinos. Los capuchinos son aves cuya distribución natural se extiende desde el oeste de África y la península arábiga, atravesando regiones de Asia como India y China. Hacia el sur, el género llega hasta Australia, Nueva Guinea y algunas islas del Pacífico (Restall, 1997).

Varias de las 35 especies de este género han sido introducidas fuera de su rango nativo, posiblemente por su atractivo como especies de ornato. Dentro de México existen registros

de dos especies: el capuchino tricolor (*Lonchura malacca*) y el capuchino escamoso (*Lonchura punctulata*).

1.8.1 *Lonchura malacca*

Lonchura malacca, conocida con el nombre común de capuchino tricolor, es una especie de pinzón nativa de Sri Lanka, China, Malasia, India e Indonesia (Restall, 1997). Su distribución como especie introducida incluye varios países, entre ellos Australia, Japón, las Islas Caribe, Venezuela, varios países de Centro América, y México (Álvarez-Romero et al., 2008). Dentro de México, la especie fue originalmente reportada en Chicxhulub, Yucatán en 1993 y con reportes posteriores en distintas partes de Yucatán y Quintana Roo (Álvarez-Romero et al., 2008). Reportes más recientes y avistamientos en eBird encuentran a la especie en Campeche, Chiapas, Tabasco, Veracruz y más recientemente Oaxaca (Degante-González et al., 2018; Fuentes-Moreno & Vásquez-Cruz, 2018; Olguín-hernández et al., 2011). Esta distribución se puede observar en la **figura 1.3**.

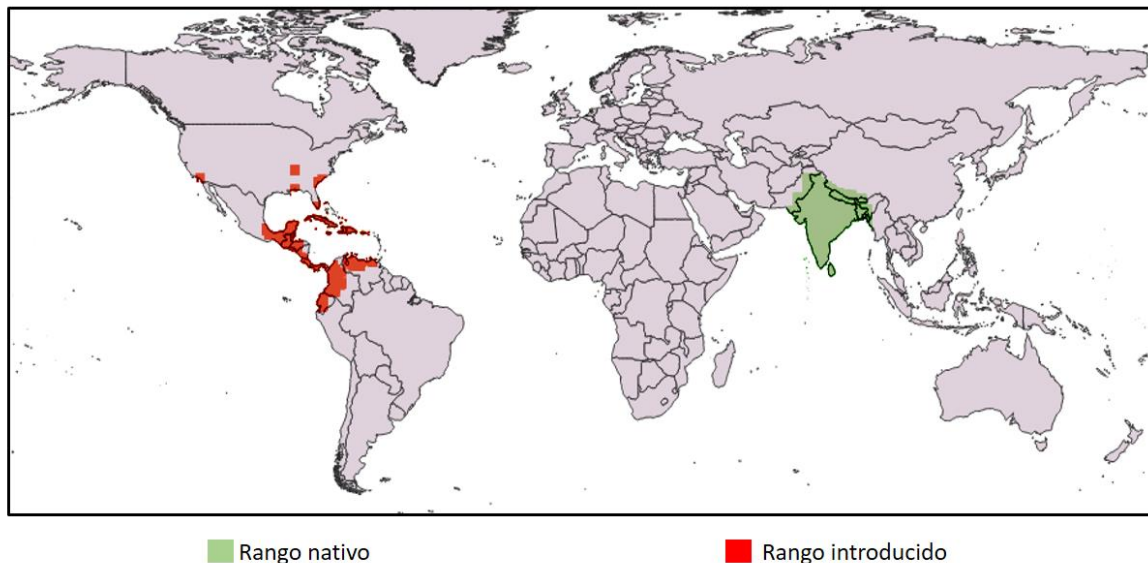


Figura 1.3 Distribución global de *L. malacca*, mostrando su rango nativo e introducido.

La especie ha sido considerada la misma especie que *Lonchura atricapilla* y en ocasiones que *Lonchura ferruginosa*, aunque actualmente se encuentran taxonómicamente separadas.

Se distinguen por detalles en la coloración del pecho, aunque en ciertas zonas existen avistamientos de posibles híbridos con *L. atricapilla* (R. Payne, 2019).

Climáticamente, la especie habita una zona de la península india dominada por climas tropicales secos, tropicales húmedos y húmedos subtropicales de acuerdo con el sistema de clasificación de Köppen-Geiger (Peel et. al, 2007).

L. malacca ocupa hábitats principalmente en zonas de pastizales y zonas de humedales, pero también se encuentra en zonas urbanas, zonas de cultivo y matorrales (Fuentes-Moreno & Vásquez-Cruz, 2018; Payne, 2019). Debido a su fuerte asociación a cultivos de arroz, frecuentemente se clasifica como especie invasora o como plaga en las zonas fuera de su rango nativo (Certuche-Cubillos et al., 2010).

La dieta de la especie dentro de su rango nativo se compone principalmente de pastos y de arroz (*Oryza sativa*). Aunque es escasa, existe información sobre la dieta de la especie en su rango introducido. Se ha caracterizado la dieta de la especie en el alto valle de Magdalena, Colombia, donde la especie es introducida. Congruente con lo que se sabe de la especie en su rango nativo, esta caracterización encontró que el Capuchino Tricolor se alimenta predominantemente de Arroz (*Oryza sativa*) y complementa su dieta con otros pastos, incluyendo el sorgo (Certuche-Cubillos et al., 2010). Se ha observado a la especie en El Salvador (Funes & Herrera, 2005) habitando y alimentándose de cultivos de sorgo (*Sorghum bicolor*).

La especie suele formar parvadas de entre 10-50 individuos, aunque pueden alcanzar números mayores (Fuentes-Moreno & Vásquez-Cruz, 2018). Se han observado compartiendo sitios de alimentación y percha con otras especies de capuchinos (Wells, 2010).

1.8.2 Lonchura punctulata

Lonchura punctulata es una especie de pinzón caracterizada por un patrón de escamas color marrón en el vientre (Brazil, 2009). La especie cuenta con 11 subespecies a lo largo de su rango nativo, las cuales pueden presentar una ligera variación en tamaño y coloración, sin

embargo, la taxonomía de algunas de estas subespecies se encuentra bajo debate (Payne, 2020).

L. punctulata es una especie nativa en Asia, principalmente la región de India, Sri Lanka, Indonesia, China, Java, Bali y Filipinas. Su rango introducido incluye Seychelles, Japón, Australia, Tahití, Los Estados Unidos (Florida y California); así como múltiples islas como Cuba, Guadalupe, Puerto Rico, Jamaica, La Española, Carolina, y las islas Hawaianas (R. B. Payne, 2020; Restall, 1997). Dentro de México ha sido reportada desde el 2013, y con registros hasta el año presente en la plataforma eBird dentro de Baja California (Ensenada, Tijuana, llegando tan al sur como el pueblo de El Rosario de Abajo), México, y en la Península de Yucatán (alrededores de Mérida, Cozumel, Cobá y Cancún). Esta distribución se ilustra en la **figura 1.4**.

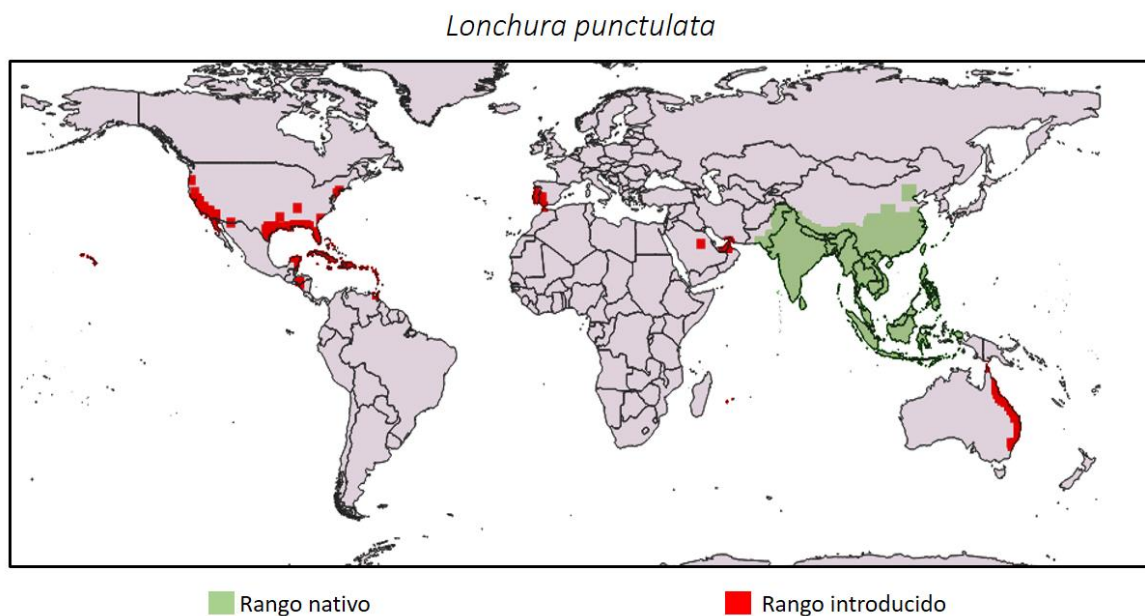


Figura 1.4 Distribución global de *L. punctulata*, mostrando su rango nativo e introducido.

Esta especie, como otros miembros del género *Lonchura* es frecuentemente introducida por su popularidad como especie de ornato (Brooks & Page, 2012) y aunque se estima que la mayoría de los especímenes introducidos pertenecen a la subespecie *topela* (R. B.

Payne, 2020), hacen falta estudios que corroboren esto en las distintas poblaciones introducidas.

Climáticamente, esta especie se encuentra en las mismas zonas climáticas que *L. malacca*, con la adición del clima ecuatorial lluvioso en las zonas de Singapur, Indonesia y Filipinas y climas semiáridos cálidos en la región oeste de la India.

Congruentes con las preferencias generales de hábitat del género *Lonchura*, *L. punctulata* prefiere campos abiertos, pastizales, zonas de cultivo y humedales (R. B. Payne, 2020; Restall, 1997; Wells, 2010). En su rango nativo se ha observado que se mueven y varían en densidad poblacional en asociación al cultivo de arroz y su etapa de maduración (Wells, 2010), en sitios donde la especie ha sido introducida se ha observado asociación a ríos, ambientes urbanos, parques y jardines (Garrett, 1998). Es frecuente encontrar a esta especie formando parvadas mixtas con otros pinzones del género *Lonchura*, llegando a formar grupos de hasta 100 individuos (Wells, 2010).

Esta especie tiene una dieta similar a *L. malacca*, con preferencia por las semillas de arroz (*Oryza sativa*), sin embargo, se ha reportado que se puede alimentar de semillas de otros generos de pastos como generos *Cynodon*, *Paspalum*, *Axonopus*, *Eleusine*; de hierbas de los generos *Amaranthus*, *Brassica*, *Stachytarpheta* así como de los conos producidos por las casuarinas (Wells, 2010). Se ha observado que son comunes en comederos para pájaros de zonas urbanas (Brooks & Page, 2012).

A pesar de que *L. malacca* y *L. punctulata* son denominadas como “invasores” en varios de los sitios donde han sido introducidos (Álvarez-Romero et al., 2008; Fuentes-Moreno & Vásquez-Cruz, 2018; Montes et al., 2015; Peh, 2010), no existe una valoración cuantitativa de su futura expansión y existe escasa información sobre los impactos ecológicos y económicos que ambas especies podrían tener en México. Por lo tanto, es importante predecir su propagación y monitorear el posible impacto que tendrá sobre los ecosistemas donde se establezcan.

1.9 SITUACIÓN DENTRO DE MÉXICO

Ambas especies tienen relativamente poco tiempo de haber sido introducidas en México. En el caso de *L. malacca*, la observación más temprana en eBird es del 2004, en Quintana Roo, mientras que se reporta en la literatura desde 1993 en Chixchulub, Yucatán (Álvarez Romero et al., 2008). La mayoría de los registros se encuentran concentrados en la península de Yucatán, mientras que los registros más recientes en eBird incluyen observaciones de Veracruz. De acuerdo con eBird existen poblaciones introducidas en Centroamérica y en el Caribe, por lo que es difícil determinar si la especie llegó a México por la expansión de alguna de estas poblaciones, o si se trata de una introducción independiente.

De acuerdo a los registros encontrados en eBird, la observación más temprana de *L. punctulata* es del 2003, en Quintana Roo, y la segunda observación en el país es del 2004, en Baja California. Es lógico asumir que se trata de dos eventos de introducción, ya que la población Baja California parece venir de una población que se extiende desde California (EUA) donde fueron introducidos a principios de los 90's (Garrett, 1998). En el sur, hay registros de eBird en distintos puntos de la península de Yucatán, principalmente en los alrededores de Mérida y en Cozumel. Similar al caso de *L. malacca*, determinar el origen de la población sureña es difícil, ya que puede tratarse de introducciones directas en el sitio o puede ser debido a la expansión de las poblaciones ubicadas en el Caribe (Montes Espín et al., 2015). Los registros de eBird son escasos, pero parece que la especie se encuentra limitada dentro de México a la península de Yucatán y Baja California.

Parte del plan de acción del gobierno mexicano para el manejo y estudio de las especies exóticas en el país es la producción de documentos utilizando el "Método de Evaluación Rápida de Invasividad (MERI) para especies exóticas en México". Este documento toma en consideración la literatura e información disponible de la especie para estimar un nivel de riesgo potencial de invasión y sus efectos. Considerando su potencial como plaga agrícola, como vector de patógenos y la posible competencia con otras especies de aves granívoras, este análisis clasifica a *L. malacca* y *L. punctulata* como especies de alto riesgo (CONABIO 2017).

1.10 MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICOS PREVIOS

En una revisión literaria sobre *L. malacca*, no se encontraron modelos de nicho ecológico que cubrieran la zona geográfica de México.

En el caso de *L. punctulata*, mientras no existe un MNE específico para México, existe en la literatura un trabajo que proyecta modelos de *L. punctulata* a nivel global (Stiels et al., 2015). Este trabajo toma una serie de decisiones metodológicas que no son idóneas para evaluar el nicho de la especie en México, como la inclusión de las observaciones en México en la calibración del modelo, o la decisión de no probar distintas parametrizaciones de Maxent.

JUSTIFICACIÓN

La introducción de especies no-nativas se ha mencionado como una de las causas más importantes de cambio global (Peter et al., 1997; Ricciardi, 2007). Se ha reportado que las especies no-nativas son capaces de causar impactos a los esfuerzos de conservación, así como impactos evolutivos, económicos y ecológicos que difieren del proceso de expansión natural de la distribución de las especies (Clavero & García-Berthou, 2005; Lockwood et al., 2013; Mooney & Cleland, 2001). Considerando el potencial que tienen las especies no-nativas de causar alteraciones en los sistemas biológicos, es importante implementar técnicas que permitan detectar zonas vulnerables a invasiones por determinadas especies, así como predecir futuras invasiones biológicas. La información generada por estos métodos puede ser utilizada para avanzar la comprensión del fenómeno de las invasiones biológicas y de distintos conceptos ecológicos (Guisan et al., 2014; Lockwood et al., 2013). En cuestiones prácticas, la creación de mapas de riesgo por MNE puede ayudar a generar estrategias de manejo, gestión y prevención (Brenton-Rule et al., 2016; A. Jiménez-Valverde et al., 2011; Kaplan et al., 2014).

Las introducciones y expansión de *L. malacca* y *L. punctulata* dentro del territorio mexicano presentan un caso interesante, puesto que existe poca información sobre los impactos y dinámicas de ambas especies dentro de México. Frecuentemente se le considera una especie invasora en los países donde se establece, principalmente por su asociación como plaga de cultivos de arroz y sorgo (Certuche-Cubillos et al., 2010) a pesar de que existe

poca información sobre el impacto económico de esta especie en particular. Es posible asumir que la escasez de información sobre los impactos ecológicos producidos por la presencia de ambas especies refleja poca magnitud, mas es importante tener en cuenta que es común que los impactos no-económicos de las especies no-nativas se vean sub-representados (Blackburn et al., 2009). Se ha demostrado que las especies de aves no-nativas pueden afectar las dinámicas e interacciones biológicas de las comunidades a donde se introducen (Blackburn et al., 2009). Sin embargo, la magnitud y características de estos impactos en aves es poco estudiada y por lo general se caracteriza de manera anecdótica (Strubbe et al., 2011).

Tomando en cuenta los puntos anteriores, el presente trabajo puede sentar las bases para caracterizar la posible propagación de dos especies no-nativas del género *Lonchura* dentro del territorio mexicano, bases que podrán ser útiles en conjunto con futura investigación para generar información acerca de los riesgos, impactos económicos de las especies, y más enfáticamente, su efecto sobre la biota nativa.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- 1.- ¿Cuáles son las zonas donde la futura expansión de *L. malacca* y *L. punctulata* son más probables?
- 2.- ¿Qué variables son las más determinantes en la idoneidad del hábitat de ambas especies?
- 3.- ¿Cuál es el grado de solapamiento entre los nichos de *L. malacca* y *L. punctulata*?

OBJETIVOS

Objetivo General

Utilizar la técnica del Modelado de Nicho Ecológico (MNE) para caracterizar la expansión de *Lonchura malacca* y *Lonchura punctulata* dentro de México.

Objetivos específicos

- 1.- Identificar las zonas de mayor probabilidad de expansión del rango de *L. malacca* y *L. punctulata* dentro de México
- 2.- Predecir y caracterizar la expansión de *L. malacca* y *L. punctulata* en México sobre el tiempo.
- 3.- Comparar la similitud de los nichos entre las dos especies.

CAPÍTULO II

MATERIALES Y METODOS

2.1 ORIGEN Y TRATAMIENTO DE LAS OBSERVACIONES

Los datos de ambas especies fueron obtenidos de la plataforma de ciencia ciudadana eBird. Las bases de datos obtenidas incluyen registros históricos y actuales sobre los puntos de observación de la especie a lo largo del mundo. Estas bases de datos fueron descargadas con observaciones históricas (a partir de 1900) hasta enero 2020.

El proceso de manejo y tratamiento de los datos fue realizado en su totalidad en R (R Development Core Team, 2011). Dentro de estas extensas bases de datos se eliminaron aquellos reportes anómalos (localidades fuera de la masa continental, especies híbridas). A la vez, se eliminaron todos los registros ubicados en las mismas coordenadas para reducir la cantidad de datos redundantes. Posteriormente, se eliminó toda la información adicional que no fueran el nombre común de la especie, el país de obtención del registro y coordenadas geográficas. A partir de estas bases de datos depuradas, se extrajeron todos los registros dentro del rango nativo de la especie (i.e., Asia) en conjunto con todos los registros ubicados en zonas donde la especie se considera como introducida, exceptuando México.

Para determinar los sitios donde la especie era nativa/introducida, se utilizó la literatura pertinente (Brazil, M., 2009; Payne, 2020; Wells, 2010). Este proceso resultó en dos bases de datos por especie: una de toda su distribución excepto México para usarse como datos de calibración, y una de México para usarse como datos de validación de los modelos en caso de ser requerido (**figura 2.1**). La calibración del modelo de nicho ecológico se refiere a los datos y geografía que se usarán para crear los modelos para posteriormente proyectarlos a México.

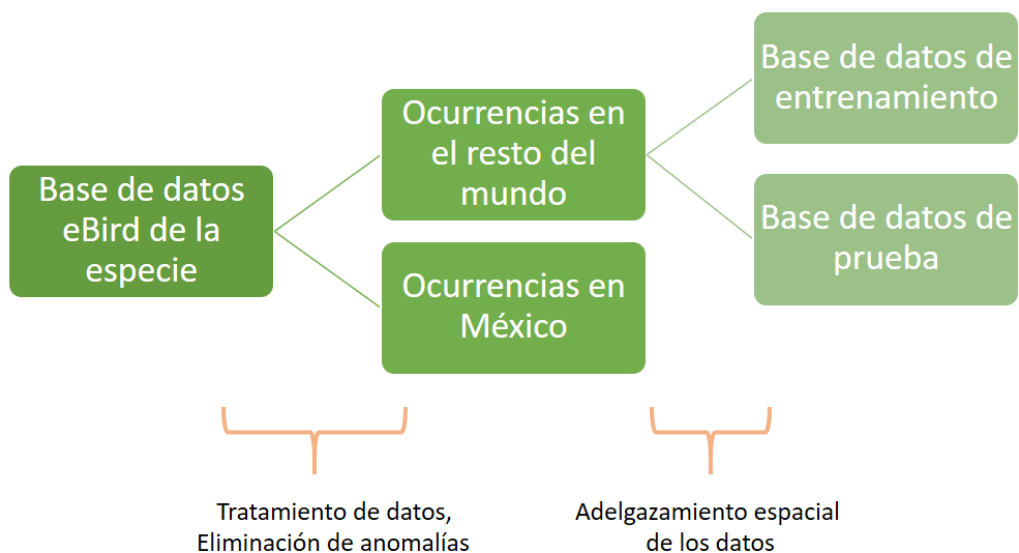


Figura 2.1 Diagrama de flujo del tratamiento de datos. El proceso se replicó para cada especie.

La base de datos obtenida por medio del proceso fue tratada para reducir la autocorrelación espacial de los datos. El adelgazamiento de los datos por medio de distancias geográficas ha sido documentado como una herramienta que reduce el sobreajuste y mejora la capacidad predictiva de los MNEs (Boria et al. , 2014). Considerando lo anterior, se adelgazaron los datos utilizando la paquetería spThin (Aiello-Lammens et al., 2015) a una distancia de 10 km, distancia que se eligió tomando en cuenta que 1) al ser datos de ciencia ciudadana, estos tienden a estar acumulados espacialmente en zonas populares para la observación de aves, 2) la resolución espacial de las variables climáticas es de ~9 km cerca del ecuador, por lo que adelgazar los datos a esta distancia deja aproximadamente 1 registro por pixel y 3) se hicieron ejercicios previos con los datos sin filtrar y se contrastaron con los modelos obtenidos después de adelgazar los datos, donde estos últimos tuvieron una mejor AUC.

Como paso final, las bases de datos obtenidas fueron divididas en bases de datos de entrenamiento y prueba utilizando partición aleatoria. El 50% de los datos corresponden a la base de entrenamiento y el 50% a la base de datos de prueba.

2.2 ORIGEN, SELECCIÓN Y TRATAMIENTO DE LAS VARIABLES AMBIENTALES

Dentro de este análisis se utilizaron las capas ambientales de WorldClim (Fick & Hijmans, 2017) que se presentan en el **cuadro 1.1**. Particularmente, se utilizó una resolución espacial de 5 minutos de arco (aproximadamente 9 km x 9 km a la altura del Ecuador). Esta resolución fue seleccionada debido a la gran extensión geográfica con la que se realizó el trabajo, puesto que con resoluciones más finas la demanda de poder computacional incrementa significativamente. Modelos de nicho a escalas globales frecuentemente utilizan esta o mayores resoluciones (Nyári et al., 2006; Thuiller et al., 2005). Dentro de las 19 capas de Worldclim se encuentran las capas 8, 9, 18 y 19 que presentan datos mixtos de temperatura y precipitación, las cuales frecuentemente son descartadas ya que pueden generar anomalías espaciales (Escobar et al., 2014).

El conocer la aportación de estas variables al modelo es útil para hacer inferencias sobre la biología de las especies, así como conocer las variables que limitan la distribución de la especie, sin embargo, se debe considerar que la variable limitante de una especie puede cambiar según el espacio geográfico que se esté analizando (Rödder & Lötters, 2010).

Cuadro 1.1 Variables de Worldclim y su descripción. Las variables marcadas con un asterisco son aquellas que fueron descartadas en este estudio. Con una cruz se muestran las variables utilizadas para el MNE de cada especie después eliminando variables correlacionados (ver abajo).

Nombre de la variable	Descripción	<i>L. malacca</i>	<i>L. punctulata</i>
Bioclim 1	Temperatura media anual (C°)	X	X
Bioclim 2	Rango medio de la temp. diurna (C°)		
Bioclim 3	Isotermalidad		
Bioclim 4	Estacionalidad de la temperatura	X	X
Bioclim 5	Temperatura máxima del mes más cálido		
Bioclim 6	Temperatura mínima del mes más frío		

CAPÍTULO II

Bioclim 7	Rango de temperatura anual		
Bioclim 8*	Temperatura media del cuartil más húmedo		
Bioclim 9*	Temperatura media del cuartil más seco		
Bioclim 10	Temperatura media del cuartil más cálido	X	X
Bioclim 11	Temperatura media del cuartil más frío		
Bioclim 12	Precipitación anual (mm)	X	X
Bioclim 13	Precipitación del mes más húmedo		
Bioclim 14	Precipitación del mes más seco		
Bioclim 15	Estacionalidad de la precipitación	X	X
Bioclim 16	Precipitación del cuartil más húmedo	X	
Bioclim 17	Precipitación del cuartil más seco	X	X
Bioclim 18*	Precipitación del mes más cálido		
Bioclim 19*	Precipitación del mes más frío		

Debido a esta gran extensión geográfica se buscó reducir la extensión del área de calibración mientras que se intentó perder la menor cantidad de información de relevante a la especie. Para recortar las variables de Worldclim se utilizaron las ecorregiones del mundo (Olson et al., 2001). Se mantuvo cada ecorregión donde existieran datos de cada especie, generando 2 juegos de capas (1 por especie). Por último, se recortaron estas mismas capas de Worldclim a la extensión geográfica completa del área de proyección, en este caso, México.

Comúnmente las variables ambientales cuentan con un nivel de correlación entre ellas. Para crear un mejor modelo y agilizar el análisis de los datos, se suele descartar aquellas variables que presentan un alto nivel de correlación. Para medir esta correlación se suelen usar distintas técnicas como son la matriz de correlación de Pearson (Guisan et al., 2017). El uso de variables seleccionadas por medio de matrices de correlación tiene la ventaja de permitirnos conocer la contribución de las variables al modelo y basado en esto, hacer inferencias ecológicas.

Considerando lo anterior, la correlación de las variables se redujo considerando los resultados de matrices de correlación de Pearson en conjunto con el conocimiento de la biología de la especie plasmado en la literatura. El nivel de correlación a partir del cual se descartan las variables es inconsistente en la literatura. Frecuentemente se utiliza un valor de correlación de Pearson de 0.7, el cual se ha encontrado como un umbral efectivo a partir del cual las variables empiezan a sufrir distorsión (Dormann et al., 2013), aunque distintos trabajos utilizan umbrales diferentes de correlación con la finalidad de conservar más variables.

Después de tomar esto a consideración, se crearon dos juegos de variables (por especie) seleccionadas por medio de la matriz de Pearson. El primer juego utiliza un umbral de 0.7 donde se conservaron 5 variables para cada especie. El segundo juego de variables retuvo aquellas variables con una correlación menor a 0.8, que resultó en 6 variables para *Lonchura malacca* y 7 variables para *Lonchura punctulata* (**Cuadro 1.1**).

Adicionalmente, se incorporó otro juego de variables reducido mediante el uso del análisis de componentes principales (PCA) (Janekovi & Novak, 2012). Esta técnica permite reducir la correlación de manera efectiva, pero se reduce la capacidad de conocer cual variable bioclimática está teniendo cuanta contribución al modelo a cambio de una reducción más efectiva de la correlación (Guisan et al., 2017; Janekovi & Novak, 2012).

Utilizando el PCA, se obtuvo un tercer juego de variables ambientales para contar con un juego de variables reducido por una técnica alternativa. Por medio del PCA se pueden seleccionar el número de variables a obtener, en este caso se optó por 6 como una aproximación a las obtenidas por medio de matriz de correlación (6 y 7). Esto resultó en 6 variables para el área de calibración de cada especie, con las mismas variables 6 variables

generadas en paralelo para México con el fin de poder realizar la transferencia con variables compuestas de la misma forma.

2.3 CONTRIBUCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES AL MODELO

Los resultados de salida de MaxEnt nos permiten interpretar la contribución de las variables al modelo. Uno de los resultados que permite hacer esto de manera ilustrativa es el análisis Jackknife, donde se generan múltiples modelos bajo la misma parametrización, pero excluyendo una variable cada vez. Posteriormente construye el modelo manteniendo solo una variable cada vez. Con estos datos se mide la ganancia de información que aporta cada variable al modelo, así como la pérdida de información al omitirla (Phillips, 2008). Los resultados de esta prueba Jackknife se presentan de manera gráfica para el modelo seleccionado para cada especie.

2.4 SUPUESTO DE EQUILIBRIO AMBIENTAL

Se realizó de manera meramente exploratoria una prueba que busca generar información sobre el supuesto de equilibrio ambiental. La prueba toma las dos variables más importantes para cada especie (de acuerdo con los resultados del modelo) y las grafica dentro de la nube de combinaciones ambientales que estas dos variables presentan en el área de calibración. Esta prueba está inspirada por la visualización de una especie virtual en el espacio ambiental presentada de manera ilustrativa en el trabajo de Owens et al. (2013).

Esta visualización permite crear una idea de cuánto del espacio ambiental está abarcado por nuestras observaciones y que tan cerca de los límites de la nube de combinaciones climáticas presentes se encuentra la especie.

2.5 REALIZACIÓN DEL MODELO

El modelo se realizó utilizando el algoritmo MaxEnt (Phillips et al., 2006), por medio de la paquetería Kuenm para R (Cobos et al., 2019). Se realizó un modelo para cada especie

utilizando su rango nativo e introducido, exceptuando México. Posteriormente, se proyectó el modelo seleccionado a México, como área geográfica de interés.

Como primer paso para la creación de los modelos mencionados anteriormente, se seleccionaron los tres juegos de variables ambientales por especie mencionados anteriormente (correlación de Pearson menor a 0.7, menor a 0.8 y PCA). Al mismo tiempo, se utilizaron los datos de entrenamiento, prueba y conjuntos de cada especie.

La calibración de los dos modelos consta de la creación de un gran número de modelos candidatos (en este caso, 540 por cada proceso de modelado). Dentro del proceso de calibración, un factor a considerar es que el parámetro del multiplicador de regularización puede ser modificado para evitar el sobreajuste del modelo. Considerando lo anterior, se seleccionó una secuencia de multiplicadores de regularización de 0.5, 1, 2, 4, 6, 8 y 10. Se utilizaron modelos con “clamping”, puesto que el riesgo de extrapolación fue bajo para la mayoría de la geografía (ver análisis MOP).

La selección de los mejores modelos se hace de manera automática en Kuenm a partir de 3 criterios, en orden: que el modelo tenga significancia estadística, que la tasa de omisión sea menor a la de un modelo al azar, y por último aquellos cuyo valor del criterio de Akaike (AIC) delta sea menor de 2 (Cobos et al., 2019). La selección final entre los mejores modelos es efectuada calculando la capacidad de predecir una base de datos de validación (en este caso, los datos de México), siempre y cuando el proceso de selección a 3 criterios previamente mencionada deje 2 o más modelos finales (de lo contrario, es innecesario).

Los modelos finales cuentan con diez réplicas creadas por remuestreo por medio del método bootstrap. Los resultados obtenidos vienen del promedio de estas 10 réplicas, lo cual permitió obtener mapas de idoneidad y a la vez mapas de incertidumbre (por medio de la desviación estándar por pixel) del modelo, detectando las áreas con mayor variabilidad entre las réplicas. Este proceso ayudó a la vez a obtener curvas de la “receiver operating characteristic” (ROC) que reflejan la capacidad predictiva del modelo, basándose en la media de las 10 réplicas y mostrando su desviación estándar.

Para cada uno de los modelos seleccionados en este trabajo se ejecutó un análisis “mobility oriented parity” (MOP) utilizando Kuenm para regiones donde las condiciones ambientales

no se encuentran representadas por el área de calibración, y por lo tanto son puramente extrapolatorias en las transferencias. El análisis tiene la ventaja de permitir evaluar el grado de novedad (es decir, que tan distantes son los valores de estos sitios comparados con los obtenidos a partir del área de calibración) de las áreas de transferencia (Owens et al., 2013). El grado de novedad derivado del MOP se tomó en cuenta para la interpretación de los resultados, tomando con cautela las zonas que requieren extrapolación estricta.

2.5.1 Curvas ROC y AUC

El uso del “Area Under the Curve” (AUC) derivado de las curvas ROC es una prueba estadística frecuentemente utilizada para evaluar los MNEs. La curva ROC describe la relación entre la proporción de presencias correctamente predichas y la proporción de ausencias incorrectamente predichas para el modelo, utilizando una base de datos de prueba (Pearson, 2010). El AUC muestra una medida de esta proporción, con valores que van del 0 al 1, donde el 1 reflejaría una capacidad predictiva perfecta y 0.5 una capacidad que no es mayor que una selección al azar entre presencias y ausencias (Pearson, 2010). En el contexto de Maxent, que puede operar sin datos de ausencia, la AUC se puede utilizar como una medida estadística por medio de la generación de pseudo-ausencias (Phillips et al., 2006).

A pesar de ser una de las medidas más comunes de la precisión del modelo, se ha discutido que el AUC derivado de una curva ROC no es un criterio tan robusto cuando se trata de MNEs. Una de las razones es que la curva ROC penaliza a los modelos de igual manera por los errores de omisión (falsas ausencias) que por los errores de comisión (falsas presencias) (Lobo et al., 2008; Peterson et al., 2008). Esto es un problema en los modelos de nicho, puesto que existen casos (como las transferencias en espacio geográfico) donde se busca encontrar áreas potenciales para la especie, por ende, el error de comisión es esperado. Adicionalmente, la curva ROC es sensible a la extensión geográfica considerada en el proceso de modelado (Lobo et al., 2008). Considerando lo anterior, se propuso la curva ROC parcial como un método de evaluación que no depende de ausencias, y por lo tanto, centra el peso de la evaluación en el error de omisión (Peterson et al., 2008).

La ROC parcial (pROC) es una modificación de la curva ROC que cambia 2 puntos principales: 1) la medida de la predicción exitosa/fallida de puntos de ausencia utilizada por la curva ROC cambia por proporción del área considerada que se predice como presente y 2) restringe el cálculo de la AUC a regiones donde el error de omisión es suficientemente bajo para ser relevante bajo un margen definido por el usuario, considerando solo la región de la curva con un rango de omisión “aceptable” (Peterson et al., 2008). Estos cambios eliminan la influencia del error de omisión (elimínándolo de la calculación) y mitigan el efecto de la extensión geográfica sobre la AUC.

Como consecuencia de los anteriores cambios, la medida del AUC en la curva pROC se obtiene como una razón del AUC del modelo contra la expectativa de el azar, medida que varía del 0 al 2. Un modelo obtenido al azar obtendría un valor entre 0 y 1, mientras que un valor cercano al 2 indicaría que no hay omisión (A. Townsend Peterson et al., 2008).

Las curvas pROC presentadas se obtuvieron por medio de NicheToolBox (Osorio-Olvera et al., 2020) utilizando una proporción de omisión de 0.05 (es decir, considerando la sección de la curva que admite hasta un máximo de 5% de error de omisión) y 1000 iteraciones por medio de remuestreo por Bootstrap utilizando selecciones al azar del 50% de los datos de prueba (explicación detallada del proceso en la **figura 2.2**). La distribución de las 1000 iteraciones se presenta en resultados contrastado contra la distribución esperada por una predicción al azar.

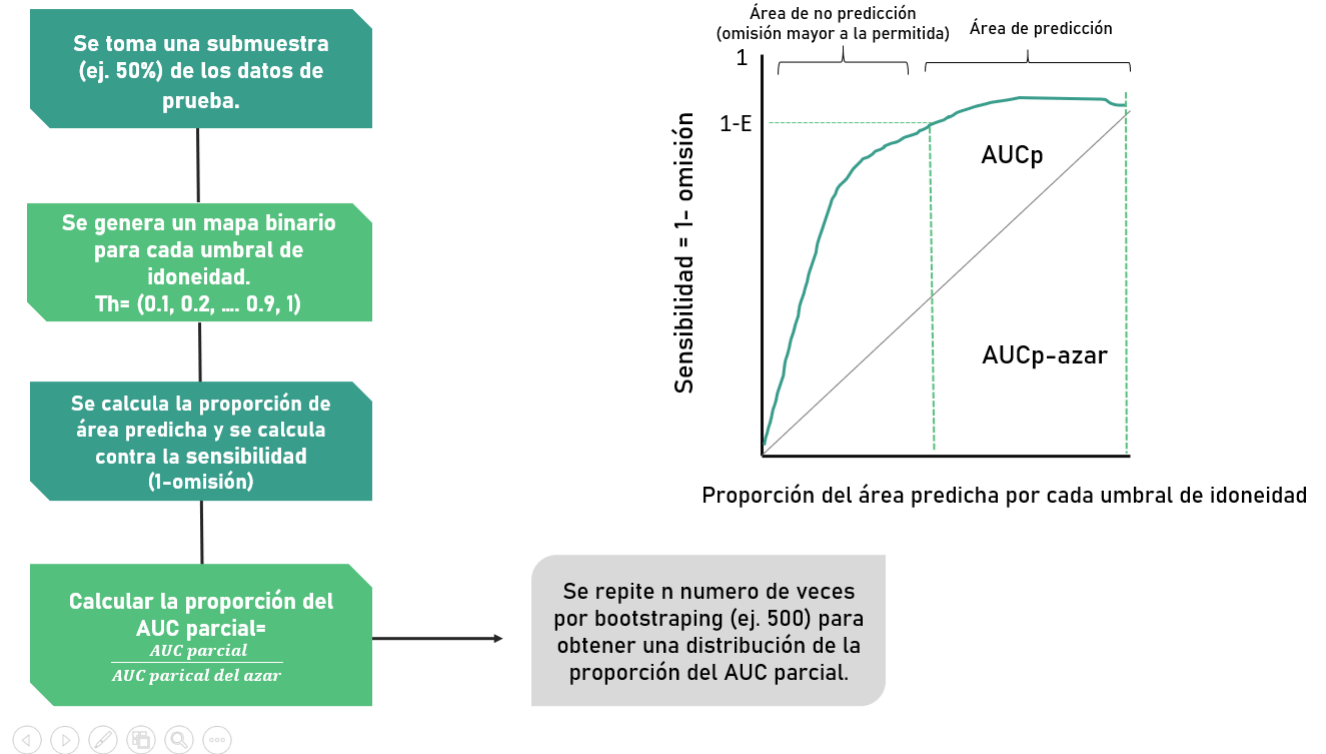


Figura 2.2 A la izquierda, los pasos para calcular el AUC de la curva ROC parcial. A la derecha, una visualización de cómo se calcula la proporción del AUC parcial y como el error de omisión permitido delimita el área de la curva a considerar.

Considerando que la AUC de la curva ROC es utilizado aún en estudios recientes, se incluye con la finalidad de maximizar la comparabilidad de los resultados aquí presentados, en conjunto con la pROC.

En conjunto a las curvas ROC y ROC parcial se presentan las curvas de tasa de omisión. Estas curvas son una función del umbral cumulativo (el conjunto de distintos umbrales en los que se prueba el modelo) de la especie, y funcionan como una manera de comprender como se comporta la tasa de omisión según aumenta la fracción del espacio geográfico incluido en el modelo. Las curvas de omisión muestran la omisión esperada y la contrastan con la omisión encontrada según se considera más territorio del área de calibración (Phillips, 2005).

2.6 REALIZACIÓN DE MAPAS DE IDONEIDAD Y POST-PROCESAMIENTO

Para acotar el error en los mapas de idoneidad obtenidos, se recurrió al “thresholding” del modelo. Este proceso convierte los modelos continuos obtenidos por Maxent en binarios y produce mapas que clasifican la cuadrícula como idónea o no idónea de acuerdo a un umbral predefinido. Los mapas obtenidos fueron umbralizados tomando una modificación de la Presencia de Entrenamiento Más Bajo (Least Training Presence) o LPT por sus siglas en inglés (Altamiranda-Saavedra et. al, 2020). Esto se hizo tomando todos los valores de idoneidad pertenecientes a las observaciones en el área de calibración que cayeran dentro del 90%, 95% y 99% de idoneidad más alto (generando tres mapas, donde cada uno coloca 10%, 5% y 1% como margen de error). Una vez eliminado el porcentaje más bajo correspondiente, el registro con el menor valor de idoneidad se considera el valor mínimo para clasificar como “idóneo”, y todos los valores de idoneidad debajo de esto se clasifican como “no idóneo”.

Se eligieron 3 umbrales de error distintos considerando que 1) la especie está en expansión dentro del continente americano, por lo que es probable que dentro de las observaciones usadas para calibrar el modelo existan poblaciones sumidero (es decir, en áreas de baja idoneidad sustentadas de la migración de poblaciones en áreas ambientalmente idóneas) y 2) los modelos preliminares mostraron que gran parte de México muestra valores de idoneidad relativamente altos, por lo que probar un umbral más restrictivo (10% de datos más bajos eliminados) podía ayudar a distinguir mejor las zonas de riesgo de expansión.

Posteriormente, se sobrepuso una capa de los hábitats citados en la literatura como preferidos por las especies a la capa de idoneidad climática. El propósito de esto es encontrar las zonas dentro de aquellas climáticamente idóneas donde será más probable encontrar a las especies. Trabajos anteriores han incluido el uso de suelo como una capa predictora, pero esto requiere ignorar evidencia de que la preferencia de hábitat es dependiente de la disponibilidad de este mismo en el paisaje (Beyer et al., 2010) y que por ende es posible que no se mantenga en las transferencias geográficas.

Como forma de mitigar el riesgo de asumir lo anterior, la capa de hábitat será un tercer nivel de idoneidad en lugar de integrarse al modelo y así evitar introducir ruido en las predicciones de idoneidad. Estos hábitats son los pastizales naturales e inducidos, los bosques de

galería, las zonas urbanas y las zonas de agricultura de riego. Si bien, no son los únicos hábitats donde el género *Lonchura* se puede encontrar, si son aquellos con más sustento en la literatura. Estas zonas de “hábitat idóneo” solo se muestran si también se encuentran en una zona climáticamente idónea. Por lo tanto, estos mapas de idoneidad acotados por el hábitat cuentan con 3 niveles de idoneidad:

- Nula o poca idoneidad, el cual no se representa en el mapa.
- Ambientalmente idóneo, representado en el mapa en naranja/rojo.
- Ambientalmente idóneo y hábitat idóneo, representado de color más oscuro en el mapa.

2.7 SIMILITUD DE NICHOS

Los modelos de especies distintas pueden compararse para encontrar el grado de similitud entre ellos. A este análisis se le denomina “análisis de similitud de nicho”. Este análisis complementario es útil para encontrar la similitud en la distribución de la idoneidad ambiental en el espacio geográfico entre dos modelos de nicho (Warren et al., 2010). Es importante recalcar que este análisis se enfoca en una comparativa en el espacio geográfico (delimitado por el usuario) y no en el espacio ambiental.

El resultado de este análisis comparativo son 2 índices de similitud. Estos índices son la D de Schoener (Schoener, 1968) y una medida derivada de la distancia de Hellinger, llamada I (Warren et al., 2008). Tanto I como D varían entre 0 (nula similitud) a 1 (máxima similitud), y ambos reflejan distancia (como concepto en probabilidad).

El cálculo de la D de Schoener es el siguiente (tomado de Warren et al., 2008), donde $p_{x,i}$ y $p_{y,i}$ corresponden al índice de idoneidad para las especies X y Y en una determinada celda i .

$$D(p_X, p_Y) = 1 - \frac{1}{2} \sum_i |p_{X,i} - p_{Y,i}|$$

El índice I se calcula como 1- la “distancia de Hellinger” de la teoría de probabilidad. La fórmula particular utilizada por el software utilizado en ENMTOOLS (Warren et al., 2010) se muestra a continuación (tomada de Warren et al. 2008).

$$I(p_X, p_Y) = 1 - \frac{1}{2} \sqrt{\sum_i (\sqrt{p_{X,i}} - \sqrt{p_{Y,i}})^2}$$

Al ser un análisis en el espacio geográfico, es requisito que los modelos se comparen en la misma extensión geográfica (Warren et al., 2010). Considerando lo anterior, Este análisis se obtuvo comparando los modelos transferidos al espacio geográfico de interés (México) ya que el área de calibración de los modelos es diferente en extensión y área cubierta. Los modelos fueron comparados utilizando ENMtools (Warren et al., 2010).

CAPÍTULO III

RESULTADOS

3.1 EQUILIBRIO AMBIENTAL

Los resultados obtenidos para la prueba del supuesto del equilibrio ambiental se presentan a continuación (**figura 3.1**). Se seleccionó las dos variables más relevantes para cada especie de acuerdo con los resultados de la contribución de las variables (presentadas más adelante). En ambos casos, el eje X es la estacionalidad de la temperatura (bio 4). Para *L. malacca* el eje Y es la estacionalidad de la precipitación (bio 15), mientras que para *L. punctulata* es la precipitación anual (bio 12).

Podemos observar que en ambos casos las observaciones de la especie se encuentran distribuidas alrededor de la mayoría de la nube ambiental, con pocas observaciones agrupándose en los bordes de esta nube. Parece ser que ambas especies disminuyen sus ocurrencias conforme incrementa la estacionalidad de la temperatura, particularmente cuando la estacionalidad de la precipitación / precipitación anual es baja.

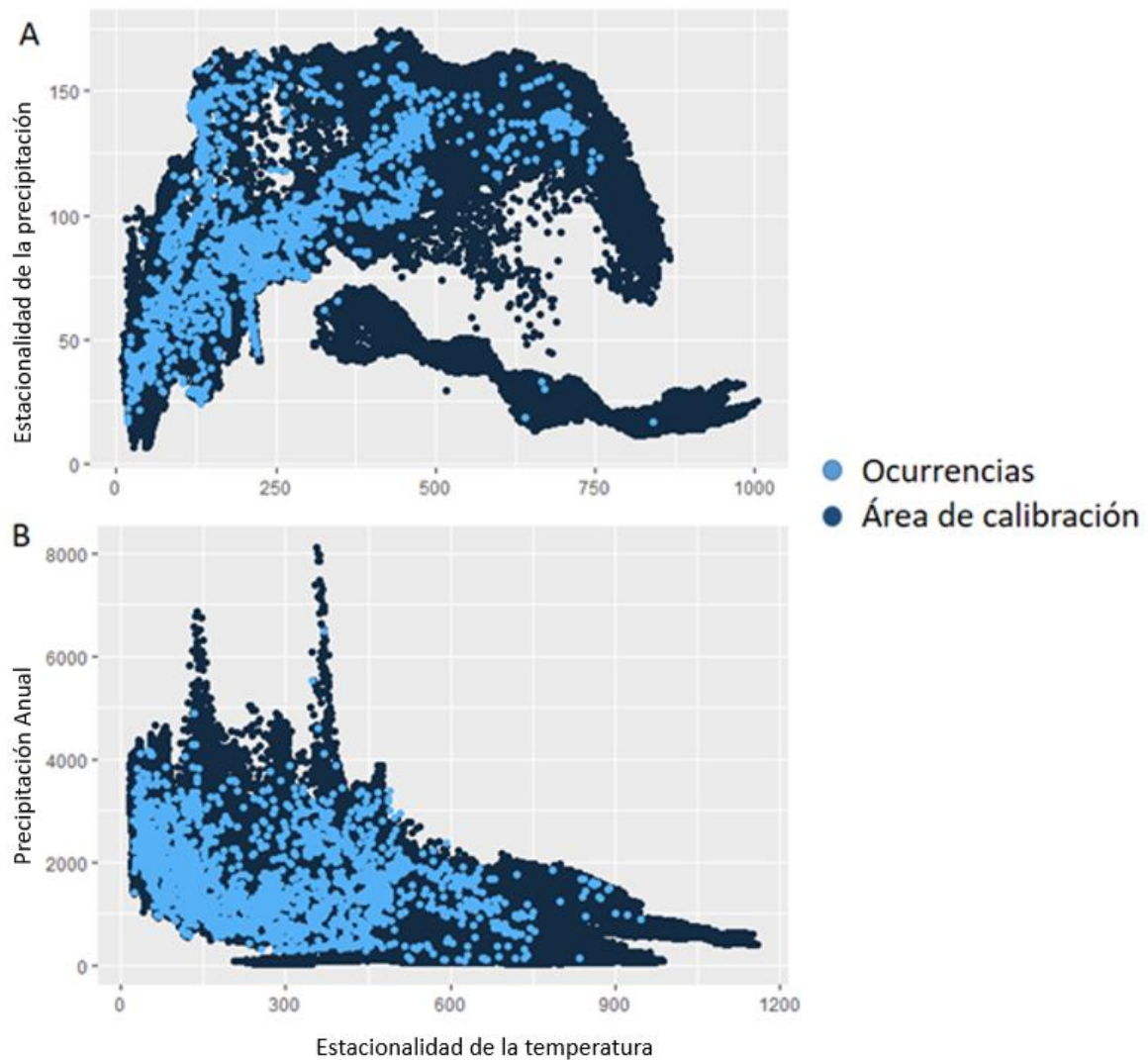


Figura 3.1 Pruebas del supuesto de equilibrio ambiental para *L. malacca* (A) y *L. punctulata* (B). En la gráfica de cada especie se observan los puntos de background global (azul oscuro) y las presencias de la especie (azul claro).

3.2 SELECCIÓN DE MODELOS

3.2.1 Selección preliminar

Preliminarmente se evaluaron los resultados obtenidos por kuenm obtenidos por cada técnica de selección de variables (Matriz de correlaciones Pearson al 0.7, 0.8 y PCA). Los

modelos obtenidos por medio de PCA no pasaron los criterios de selección de kuenm (significancia estadística de la ROC parcial, tasa de omisión, y complejidad). En el caso de los modelos con variables seleccionadas al 0.7 de correlación contra aquellas al 0.8, ambos juegos obtuvieron valores similares de ROC parcial promedio (**Cuadro 3.1**), pero en el caso de *L. malacca* la tasa de omisión fue menor para el modelo con más variables (0.8), por lo cual se procedió a trabajar con este juego de variables. En el caso de *L. punctulata* hubo escasa diferencia entre la tasa de omisión de los modelos producidos con los dos criterios de correlación Pearson. Se procedió a continuar el proceso de modelado con las variables seleccionadas con un valor de correlación de 0.8 como en el caso de *L. malacca*, con la finalidad de ser constantes.

Cuadro 3.1 Diferencias entre el modelo final (de prueba) de cada especie según el juego de variables utilizado. Los modelos aquí presentados cumplieron con una pROC estadísticamente mejor que el azar (0= significativo) y una tasa de omisión menor a 0.05 cuando el umbral es del 5%. Notese que los modelos obtenidos con el juego de variables al 0.7 de correlación Pearson (r) cuentan con una proporción del AUC promedio marginalmente mejor, mientras que la omisión se ve reducida con el modelo de variables de $r = 0.8$ en *L. malacca*.

Lonchura malacca

Modelo	Proporcion AUC promedio	Significancia pROC	Omisión al 5%	AICc
Modelo seleccionado ($r = 0.7$)	1.197	0	0.048	35690.86
Modelo seleccionado ($r = 0.8$)	1.195	0	0.043	35638.28

Lonchura punctulata

Modelo	Proporcion AUC promedio	Significancia pROC	Omisión al 5%	AICc
Modelo seleccionado ($r = 0.7$)	1.227	0	0.038	49264.95

Modelo seleccionado (r = 0.8)	1.223	0	0.038	49264.92
--	-------	---	-------	----------

3.1 SELECCIÓN DE MODELOS

En el caso de ambas especies, el proceso de modelado con las variables seleccionadas con una correlación de Pearson menor al 0.8 encontraron solamente un modelo que cumplió con todos los criterios de selección a partir de 270 modelos generados con distinta parametrización (**cuadro 3.2**). Considerando lo anterior, no hubo necesidad de correr un proceso de selección final entre los mejores modelos (el cual utilizaría la base de datos correspondiente a México).

Cuadro 3.2 Numero de modelos generados para cada especie con el juego de variables seleccionado en el proceso de selección preliminar. Se puede observar cuantos modelos lograron pasar cada filtro de selección.

<i>Lonchura malacca</i>	Numero de modelos
Total de modelos candidatos	270
Modelos estadísticamente significativos (pROC)	270
Modelos que cumplen con criterio de tasa de omisión	65
Modelos que cumplen con criterio de complejidad (AICc)	4
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron criterio de omisión	65
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron criterio de complejidad	4
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con omisión y complejidad	1

<i>Lonchura punctulata</i>	
Total de modelos candidatos	270
Modelos estadísticamente significativos (pROC)	262
Modelos que cumplen con criterio de tasa de omisión	19
Modelos que cumplen con criterio de complejidad (AICc)	1
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron criterio de omisión	18
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron criterio de complejidad	1
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con omisión y complejidad	1

3.3 MAPAS DE IDONEIDAD E INCERTIDUMBRE

Los modelos seleccionados para ambas especies fueron aquellos generados con el juego de variables seleccionadas por matriz de correlación de Pearson. Los mapas (**figura 3.2 y 3.3**) se muestran las predicciones de la ocurrencia de la especie en México (adelgazadas a 10 km para mejorar su visibilidad).

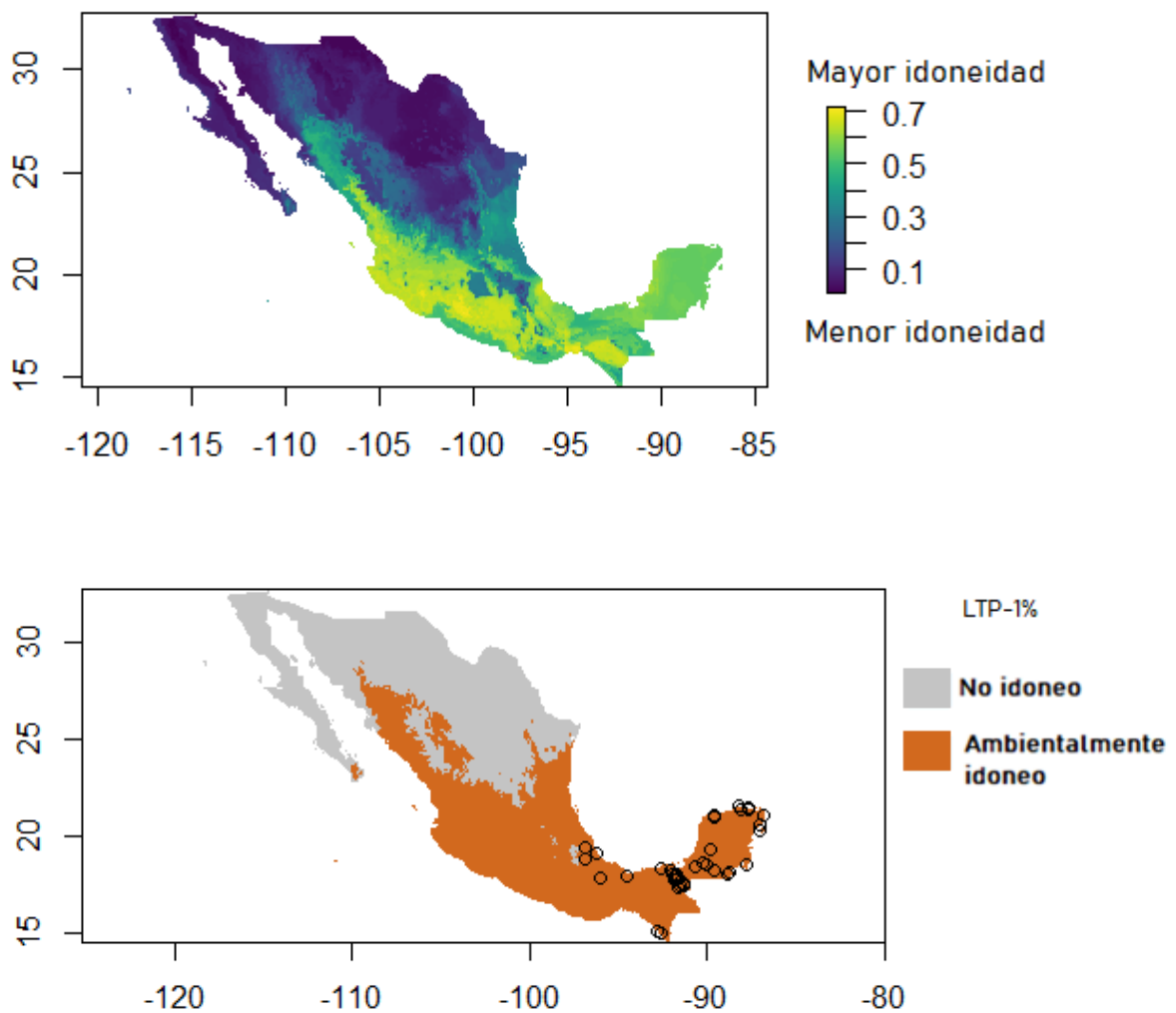
Para *L. malacca* (**figura 3.2**) se encuentran un patrón general de zonas ambientalmente idóneas a lo largo de las costas pacífico y golfo, con mayor idoneidad ambiental en el sur del país, lo cual reafirma la predictibilidad del modelo, ya que es congruente con la localidad de las observaciones. La incorporación del mapa binario nos permite resaltar que la zona occidente de México presenta una extensión ambientalmente idónea considerable, así como la mayor parte de la península de Yucatán la cual es un punto de interés debido a la presencia de poblaciones establecidas.

En el caso de *L. punctulata* (**figura 3.3**), las extensiones de territorio predicho con alta idoneidad abarcan una mayor área en el centro del país, así como una mayor extensión al

CAPÍTULO III

norte que en el caso de *L. malacca*. De nuevo, el modelo basado en el rango nativo predice como idóneas las zonas donde la especie ya está presente. En este mapa continuo también podemos observar una agrupación de valores altos de idoneidad partiendo desde Chiapas y extendiéndose por el golfo de México.

Los resultados de los mapas binarios muestran que ambas especies pueden encontrar zonas idóneas en regiones similares, sin embargo, es importante notar que *L. punctulata* puede abarcar una extensión territorial considerable dentro del país, aun bajo el umbral más restrictivo. La mayor diferencia se encuentra en la cantidad de territorio ubicado en zonas áridas del país que puede abarcar *L. punctulata* comparado con *L. malacca*.



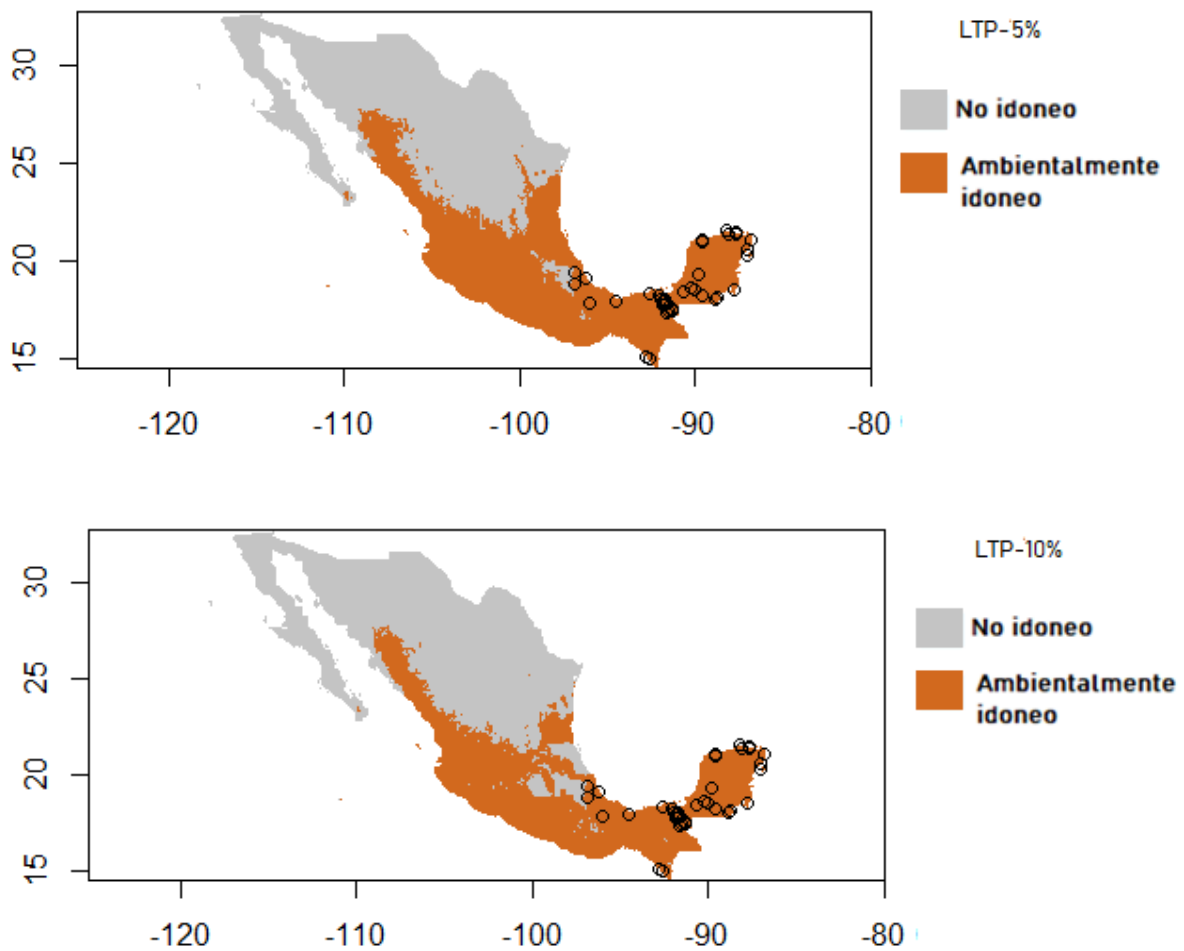
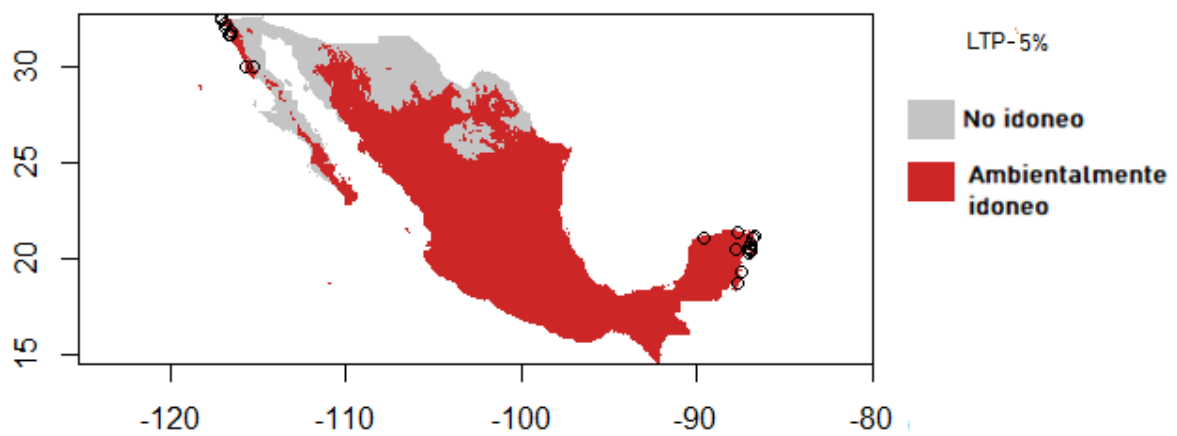
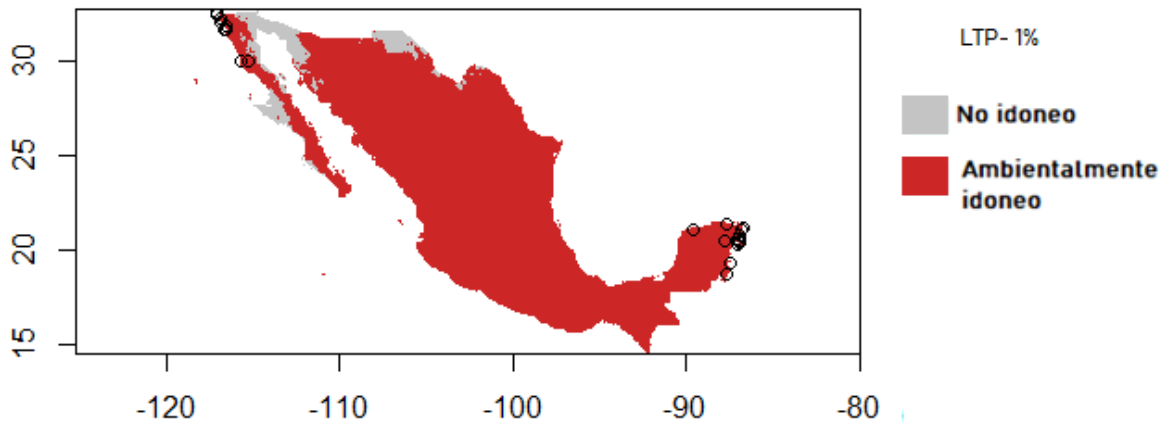
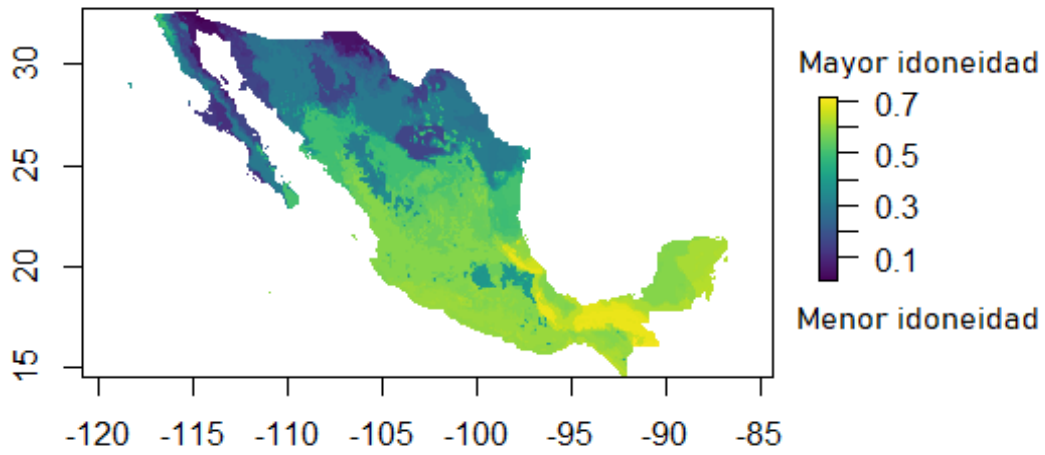


Figura 3.2 Mapa de idoneidad continuo (superior) y binarios (presencia mínima -1%, 5% y 10% de registros más bajos) para *Lonchura malacca* (capuchino tricolor) en México resultante del proceso de modelado de su nicho basado en observaciones externas a México. El mapa continuo refleja los valores promedio obtenidos a partir de 10 réplicas. En los mapas binarios, los círculos representan las ocurrencias de la especie dentro del país.



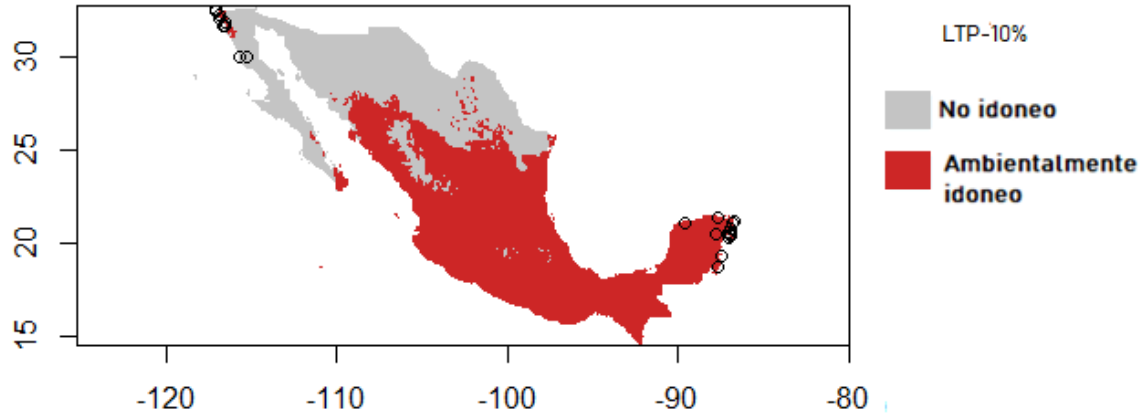


Figura 3.3 Mapa de idoneidad continuo (superior) y binarios (presencia mínima -1%, 5% y 10% de registros más bajos) para *Lonchura punctulata* (capuchino pecho-escamoso) en México resultante del proceso de modelado de su nicho basado en observaciones externas a México. El mapa continuo refleja los valores promedio obtenidos a partir de 10 réplicas. En los mapas binarios, los círculos representan las ocurrencias de la especie dentro del país.

Los mapas resultantes del uso de superposición de capas de cobertura del suelo sobre los mapas binarios (**figuras 3.4 y 3.5**) muestran zonas que presentan un mayor riesgo de expansión de la especie, puesto que son ambientalmente idóneas (de acuerdo al modelo) y a la vez cuentan con la cobertura del suelo que ambas aves prefieren (de acuerdo con la literatura). Estos mapas se presentan utilizando el umbral intermedio (umbral de presencia de entrenamiento mínima menos el 5% de ocurrencias con idoneidad más baja), de aquellos obtenidos.

En ambos casos, es considerable el número de píxeles idóneos bajo ambos criterios que se agrupan a lo largo del golfo de México y Chiapas.

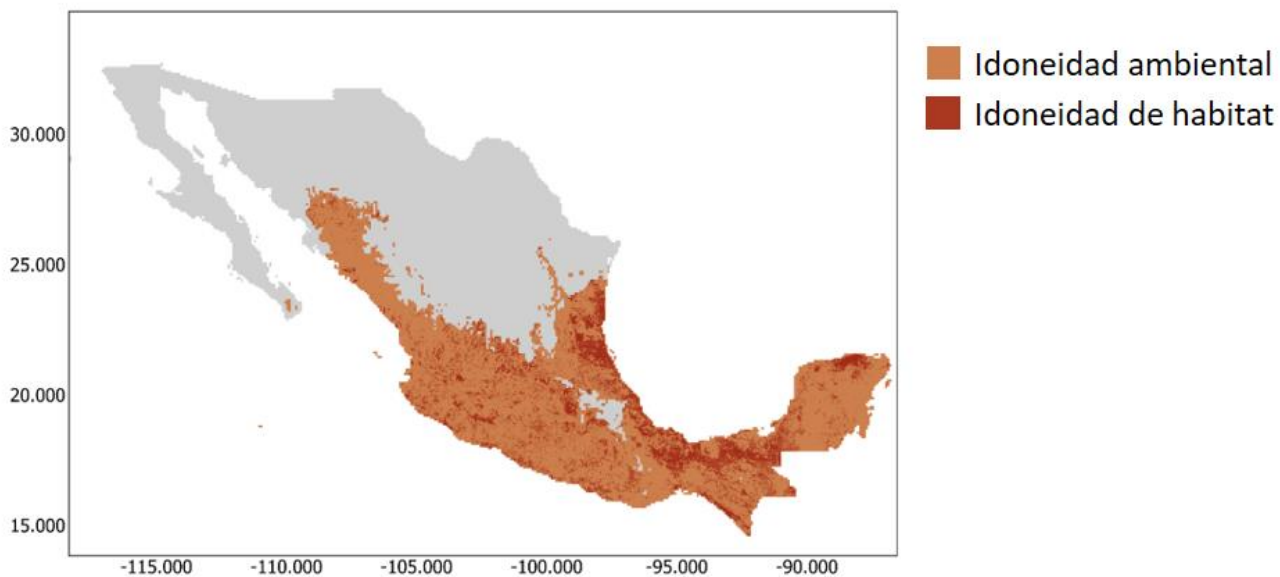


Figura 3.4 Mapa para *L. malacca*. En color naranja claro se encuentran aquellos pixeles que son ambientalmente idóneos obtenidos del proceso de modelado. En color oscuro, las áreas ambientalmente idóneas que adicionalmente presentan hábitats que la especie prefiere.

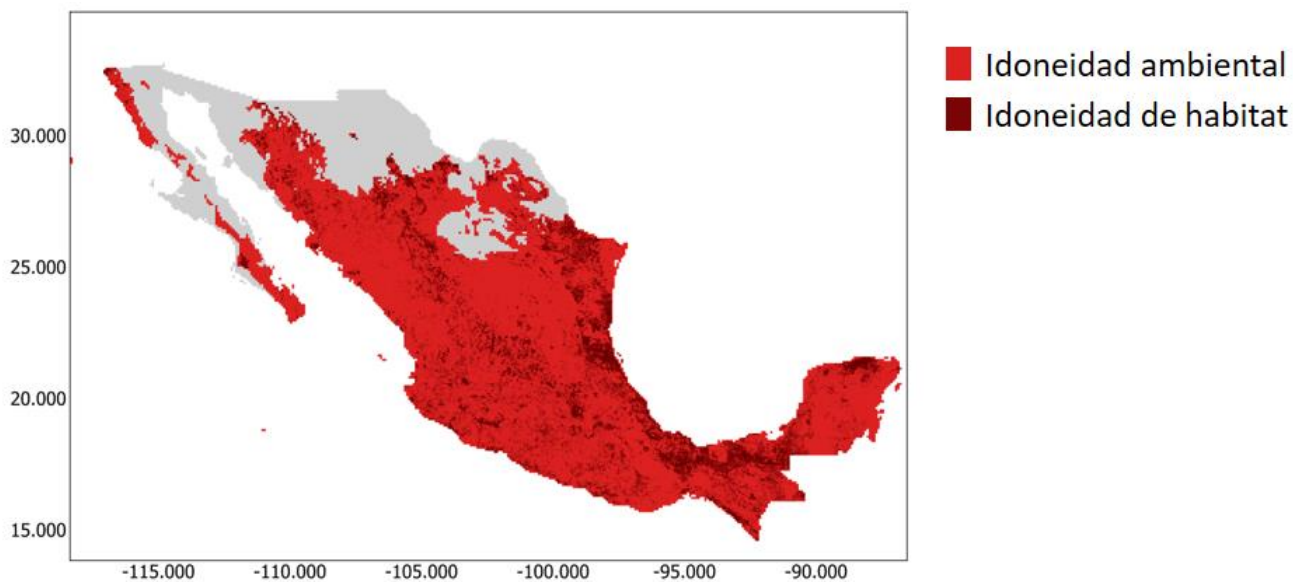


Figura 3.5 Mapa para *L. punctulata*. En color rojo claro se encuentran aquellos pixeles que son ambientalmente idóneos obtenidos del proceso de modelado. En color oscuro, las áreas ambientalmente idóneas que adicionalmente presentan hábitats que la especie prefiere.

las áreas ambientalmente idóneas que adicionalmente presentan hábitats que la especie prefiere.

Respecto a los mapas de incertidumbre en la idoneidad predicha, en el caso de *L. malacca* esta incertidumbre se ve concentrada en la zona centro-sur del país (**figura 3.6**). En el caso de *L. punctulata* las zonas de mayor incertidumbre se encuentran en la península de Baja California (**figura 3.7**), lo cual es importante a considerar teniendo en cuenta que existen múltiples observaciones en la región.

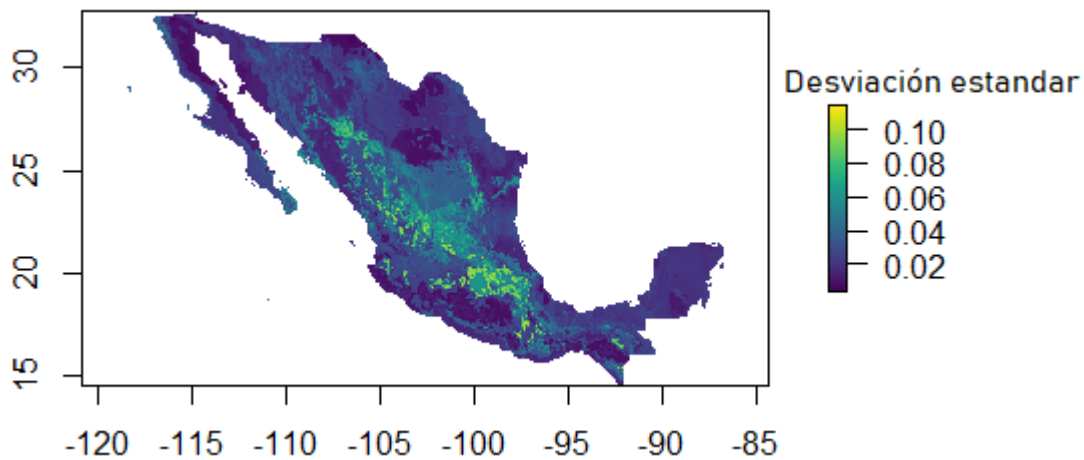


Figura 3.6 Mapas de incertidumbre para *L. malacca* (capuchino tricolor). Las zonas oscuras muestran una menor desviación estándar promedio de las 10 réplicas del modelo.

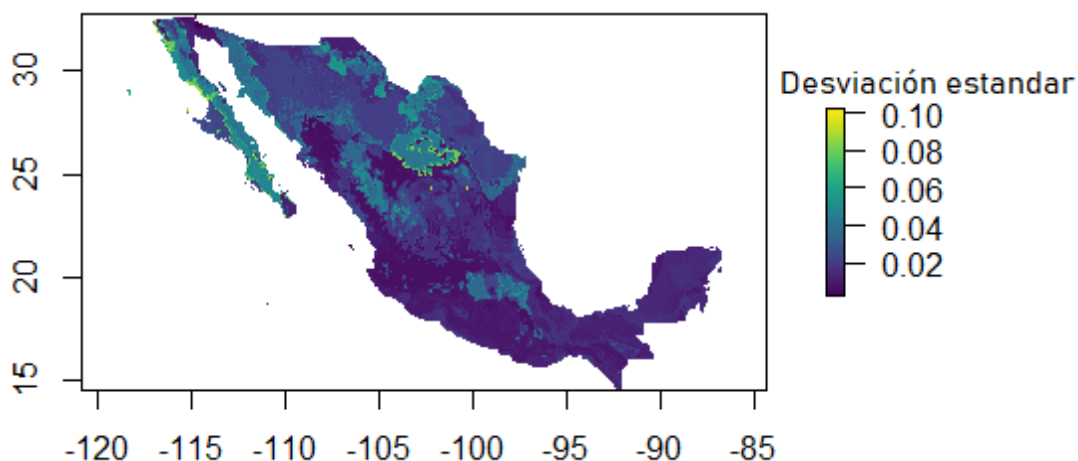


Figura 3.7 Mapas de incertidumbre para *L. punctulata* (capuchino pecho-escamoso). Las zonas oscuras muestran una menor desviación estándar promedio de las 10 réplicas del modelo.

3.3.1 Detalles y precisión de los mapas binarios

En el caso de *L. punctulata*, los umbrales con 1% y 5% de datos erróneos predicen el 100% de los puntos, lo cual es de esperar considerando que cubren la mayoría del área de interés. El umbral más restrictivo omite aproximadamente el 19% de los puntos. Cabe mencionar que estos puntos omitidos se encuentran todos en la zona de la península de baja california (la población norte en el país).

Cuadro 3.3 Valores de probabilidad de ocurrencia cumulativos utilizados como umbrales para cada modelo binario. Se incluye también la presencia de entrenamiento mínima (LTP) como referencia, ya que los umbrales utilizados parten de esta.

	LTP	LTP-1%	LTP-5%	LTP-10%
<i>Lonchura malacca</i>	0.020124	0.219502	0.280331	0.34928
<i>Lonchura punctulata</i>	0.05633	0.136659	0.275288	0.352793

Cuadro 3.4 proporción de puntos de ocurrencia correctamente predichos por los distintos modelos binarios según el porcentaje de datos con más baja idoneidad tomados como error.

	LTP-1%	LTP-5%	LTP-10%
<i>Lonchura malacca</i>	100%	100%	100%
<i>Lonchura punctulata</i>	100%	100%	80.95%

3.4 CURVAS ROC Y ROC PARCIAL

Las curvas ROC aquí presentadas (**figuras 3.8 y 3.9**) muestran el valor promedio y la desviación estándar del área bajo la curva (AUC) producidas por las 10 réplicas del modelo, con la intención de representar la incertidumbre entre estas repeticiones. En el caso de *L. malacca*, el AUC promedio es de 0.770, mientras que el AUC de *L. punctulata* es de 0.755. Estos valores se encuentran sobre una predicción al azar de 0.5.

La distribución de la proporción del AUC obtenida de las réplicas de la ROC parcial que se calculó para cada modelo se presenta en las **figuras 3.10 y 3.11**. Cabe resaltar que ambas distribuciones cuentan con una significancia estadística de $P < 0.001$, reflejando que aún bajo la ROC parcial nuestros modelos tienen un desempeño mayor al esperado por el azar.

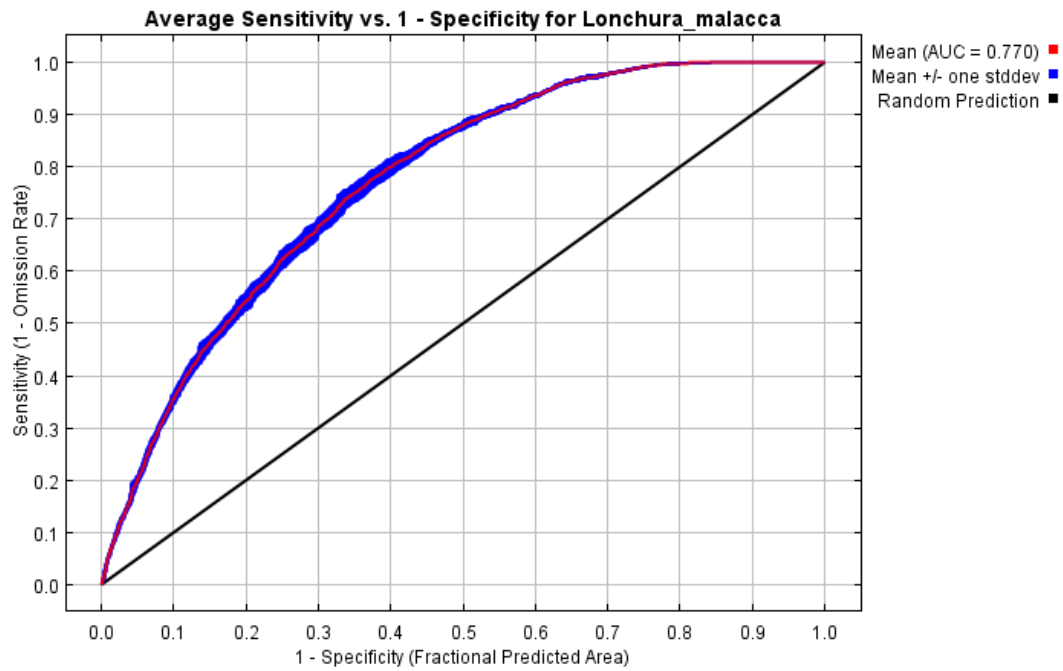


Figura 3.8 Curva ROC para el modelo de *L. malacca*. La curva (línea roja) basada en el rango nativo cuenta con un AUC promedio =0.770, en azul se muestra la desviación estándar. La curva es mayor a una predicción aleatoria (línea negra).

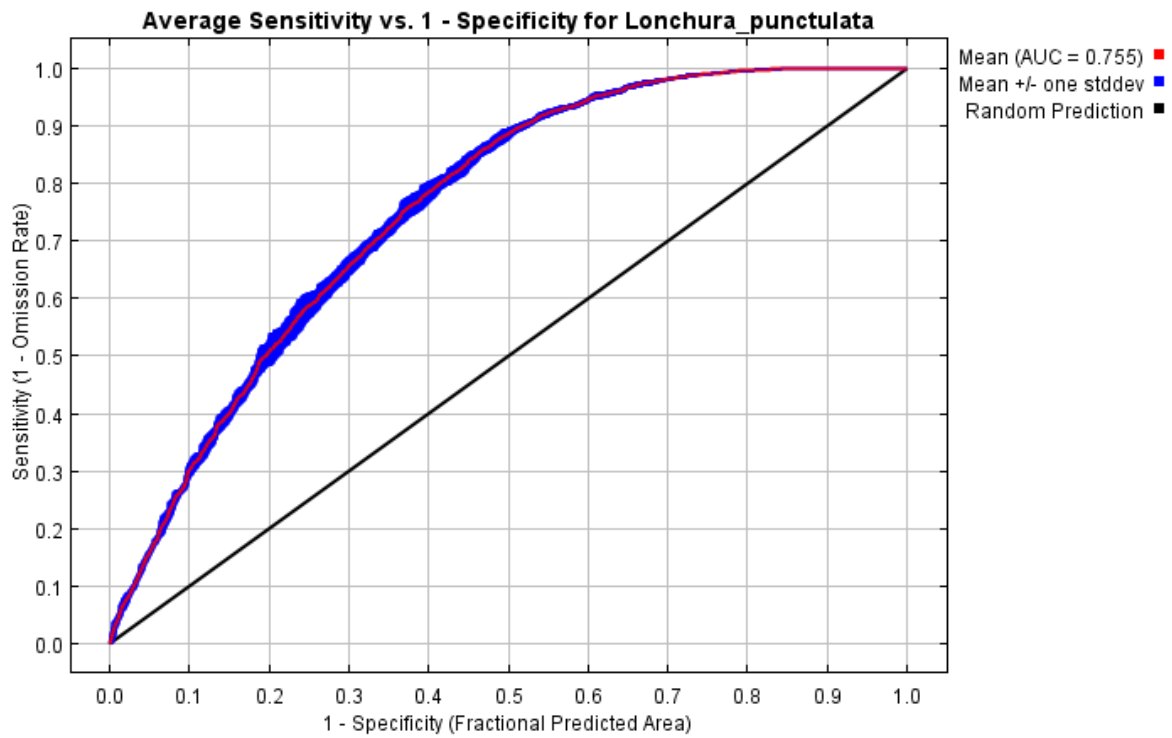


Figura 3.9 Curva ROC para el modelo de *L. punctulata*. La curva (línea roja) basada en el rango nativo cuenta con un AUC promedio =0.755, en azul se muestra la desviación estándar. La curva es mayor a una predicción aleatoria (línea negra).

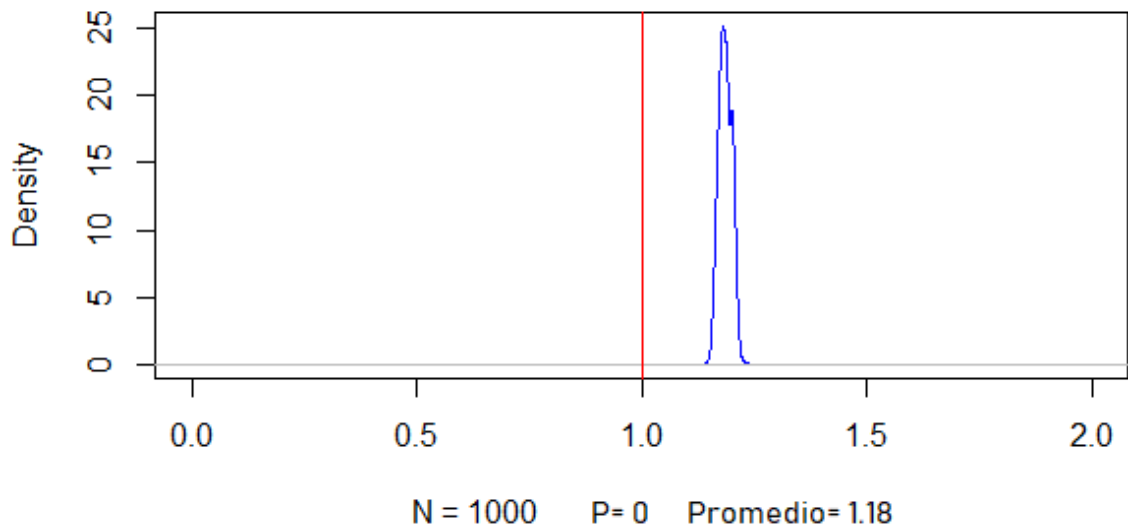


Figura 3.10 Calculo de la ROC parcial y su valor de p para *L. malacca*. La línea roja denota la predictibilidad de un modelo nulo, y la azul la densidad de las proporciones obtenidas. N denota la cantidad de replicas que forman la distribución, P muestra la significancia estadística y a la vez se muestra la proporción de AUC promedio obtenida.

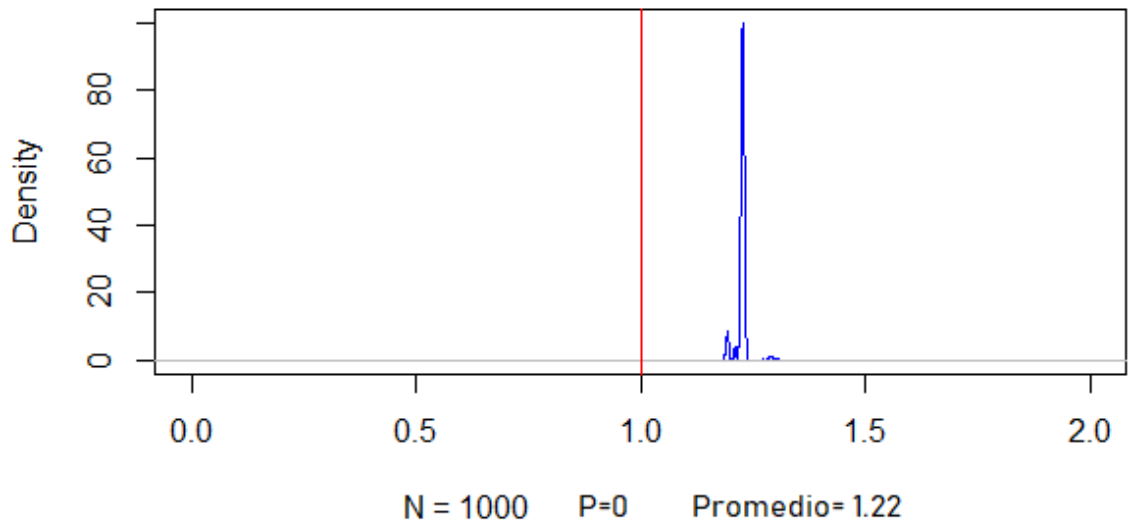


Figura 3.11 Calculo de la ROC parcial y su valor de p para *L. punctulata*. La línea roja denota la predictibilidad de un modelo nulo, y la azul la densidad de las proporciones

obtenidas. N denota la cantidad de replicas que forman la distribución, P muestra la significancia estadística y a la vez se muestra la proporción de AUC promedio obtenida.

3.5 CURVAS DE TASA DE OMISIÓN

Las curvas de tasa de omisión (color cian) para *L. malacca* (Figura 3.12) y *L. punctulata* (Figura 3.13) siguen la tendencia general de la omisión predicha y esto permite cierto nivel de confianza en la capacidad predictiva de nuestros modelos.

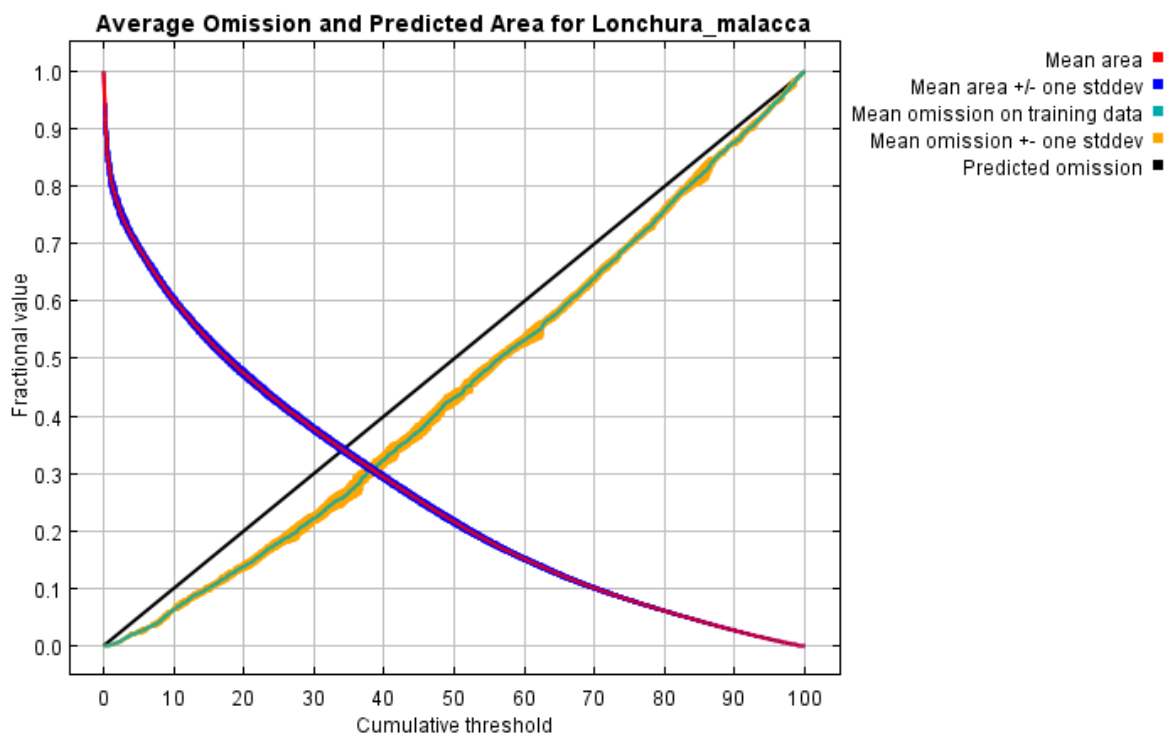


Figura 3.12 Curvas de tasa de omisión para *L. malacca*. La omisión de la muestra de los datos de entrenamiento (línea cian), su desviación estándar (dorado) y su cercanía a la omisión predicha (línea negra). La fracción del “background” predicho se muestra con la línea roja, su desviación estándar en azul. El modelo muestra una tendencia similar a la omisión predicha.

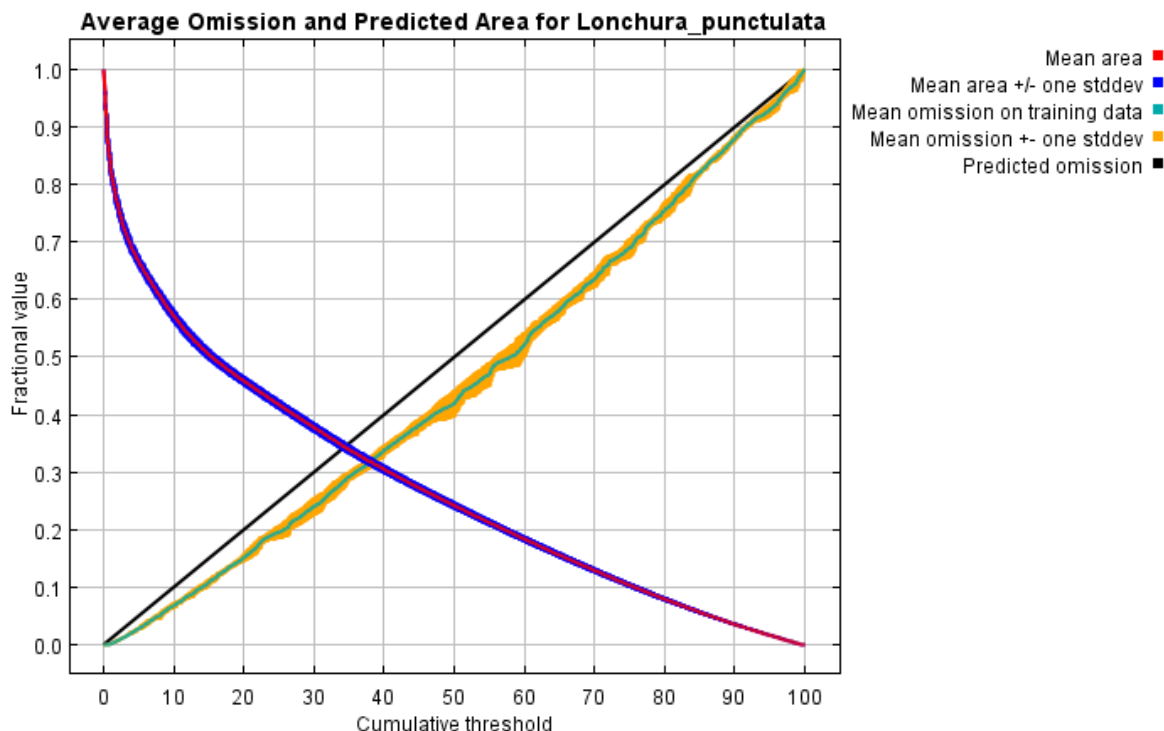


Figura 3.13 Curvas de tasa de omisión para *L. punctulata*. La omisión de la muestra de los datos de entrenamiento (línea cian), su desviación estandar (dorado) y su cercanía a la omisión predicha (línea negra). La fracción del “background” predicho se muestra con la línea roja, su desviación estándar en azul. El modelo muestra una tendencia similar a la omisión predicha.

3.6 CONTRIBUCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES AL MODELO

La importancia de las variables en el modelo de acuerdo con la prueba Jackknife (**Figura 3.14**) mostró que la variable de la estacionalidad de la temperatura (bio_4) fue la más importante para ambas especies. Esta variable fue la que más explicó por sí misma, mientras que su ausencia resulta en la mayor pérdida de información única.

En el caso de *Lonchura malacca*, la segunda variable más importante (tanto por ganancia aportada al modelo como pérdida cuando se ausenta) fue la estacionalidad de la precipitación (bio_15). Esto contrasta con el caso de *L. punctulata*, donde esta variable fue

la que aporta menos información al modelo. En el caso de *Lonchura punctulata*, la segunda variable con mayor importancia según su aportación/perdida es la precipitación anual (bio_12).

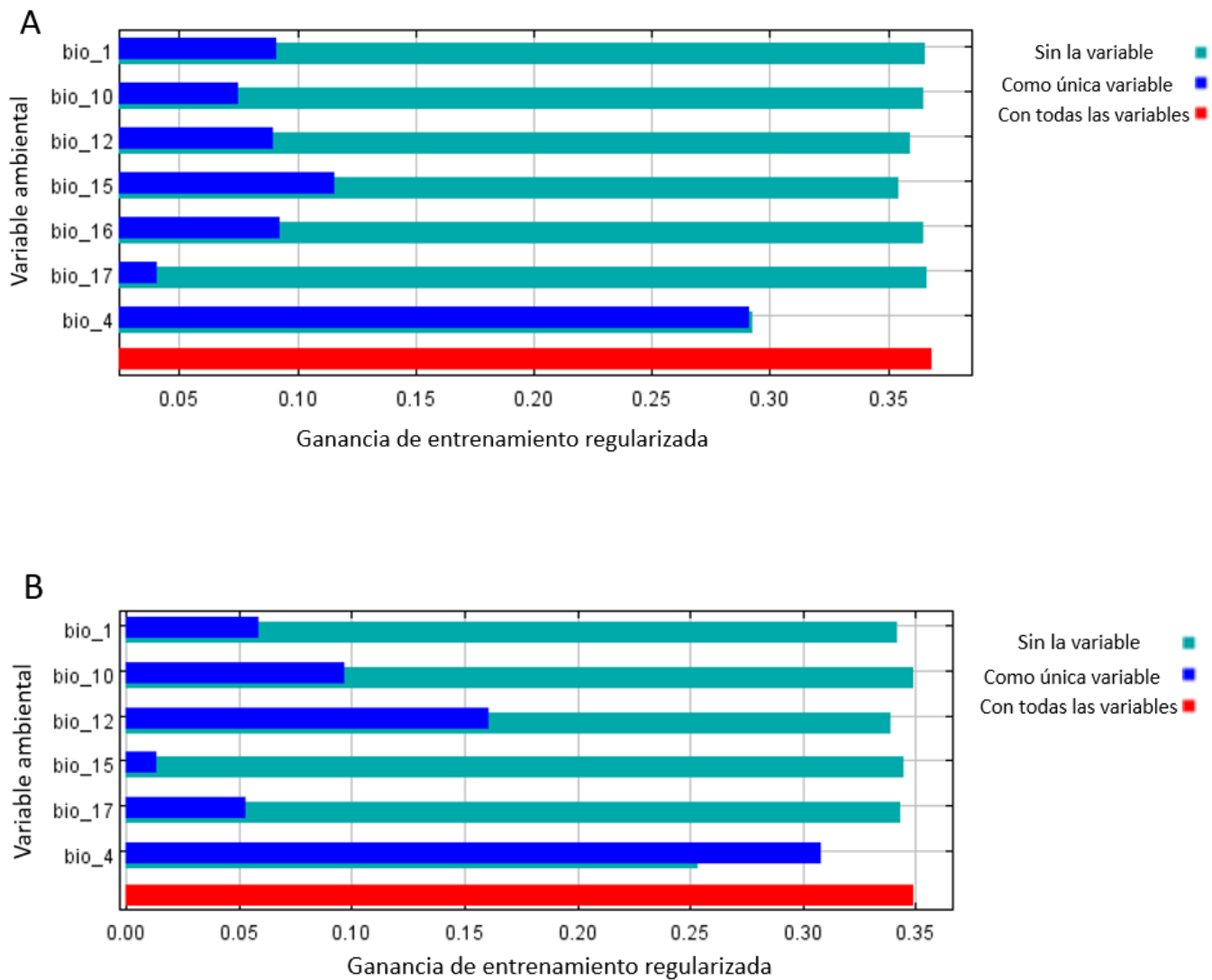


Figura 3.14 Prueba Jackknife que muestra la aportación de las variables al modelo de *L. malacca* (A) y *L. punctulata* (B). Se muestran los resultados de la ganancia que aporta la variable individual al modelo en azul. En turquesa se muestra la pérdida a la ganancia en el modelo si se ausenta esa variable.

3.7 ANÁLISIS MOP

El análisis MOP permite evaluar el riesgo de extrapolación en el área de proyección, marcando con colores más oscuros aquellas áreas donde hay una menor similitud entre las variables climáticas del área de extrapolación y de proyección (y negro donde la similitud es cero). Cada análisis MOP aquí presentado (**figuras 3.15 y 3.16**) está basado en el juego de variables que utiliza el modelo seleccionado para la especie.

Por lo general, en ambos casos podemos observar valores de la similitud con el área de calibración considerablemente altos (mayores a 0.7).

En el caso de *L. malacca* (**figura 3.15**) podemos observar regiones donde los valores de las variables son completamente novedosos, saliéndose de los límites observados en el área de calibración del modelo. Estas zonas aparecen con un valor de cero, de color negro. Dado este caso, para *L. malacca* la región de la península de Baja California debe interpretarse con cautela.

Para *L. punctulata* (**figura 3.16**) no se observan zonas extrapolación estricta, con la disimilitud más fuerte concentrada al sur del país, entre Chiapas y Tabasco.

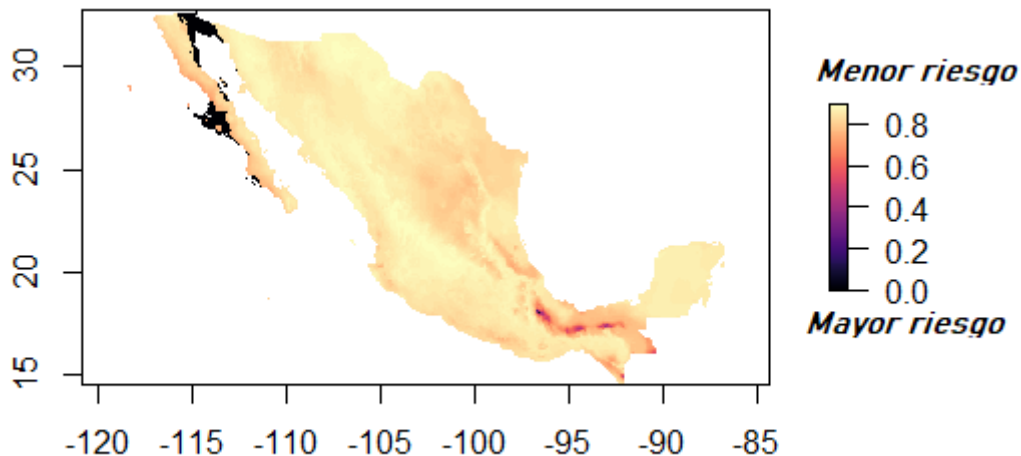


Figura 3.15 El análisis MOP presenta el riesgo de extrapolación para *L. malacca*. Las zonas con combinaciones ambientales que requieren extrapolación se concentran en el golfo de Cortés y parte de la península de baja california.

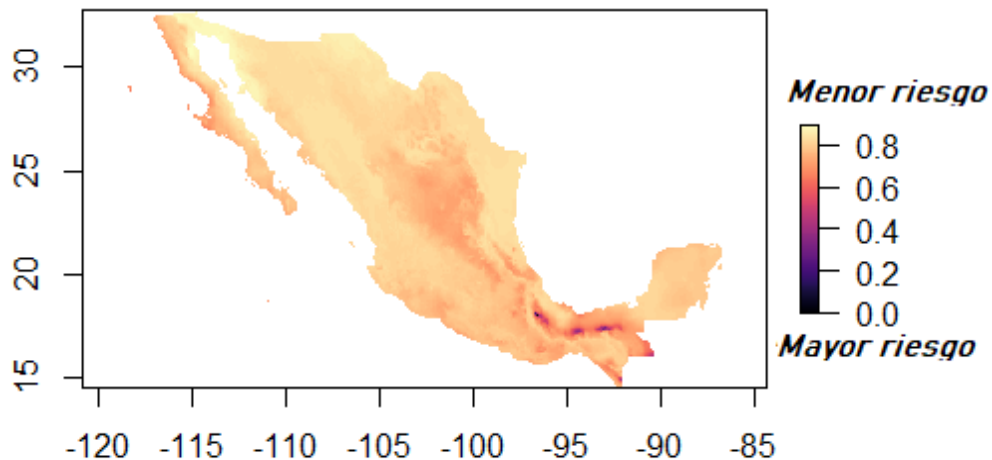


Figura 3.16 El análisis MOP presenta el riesgo de extrapolación para *L. punctulata*. En general, existen pocas combinaciones ambientales altamente novedosas, aunque parte de la sierra madre oriental presenta valores de novedad relativamente más altos.

3.8 ANÁLISIS DE SIMILITUD DE NICHOS

Las dos métricas de superposición de nicho utilizadas (*I* y *D*) muestran que los modelos transferidos a México cuentan con valores cercanos al 1, por ende, tienen alta similitud (**cuadro 3.5**). A pesar de que la extensión geográfica que predicen ambos modelos como idónea es distinta, la distribución de las idoneidades en el territorio muestra un comportamiento similar.

Cuadro 3.5 Valores de similitud entre los MNEs para *L. malacca* y *L. punctulata* proyectados a México.

	I	D
Similitud entre los modelos de <i>L. malacca</i> / <i>L. punctulata</i>	0.9663589	0.799026

CAPÍTULO IV

DICUSIÓN

Las aves son un grupo biológico subrepresentado en la ecología de invasiones. A pesar de que en México se ha considerado a algunas aves como invasores de alta importancia y se han creado MNEs para evaluar el riesgo de su expansión (Martínez Meyer et al., 2016), otras especies de aves introducidas en el país no cuentan con trabajos que evalúen su potencial de distribución en el país. En particular, este trabajo encuentra que ambas especies del género *Lonchura* introducidas en México cuentan con amplio potencial para expandir su distribución de acuerdo con la idoneidad ambiental aquí caracterizada.

4.1 CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA

Los resultados de explorar la ocurrencia en el espacio ambiental sugieren que estas aves no ocupan zonas de alta estacionalidad en la temperatura y baja precipitación y estacionalidad de la precipitación. Esto se ve respaldado por el hecho de que la variable de estacionalidad de la temperatura fue por mucho la más importante para explicar los modelos aquí obtenidos. Esto puede explicar la reducción de áreas idóneas conforme nos dirigimos al norte de México, así como los escasos de áreas idóneas en la península de baja california. Este patrón de poca variabilidad en la temperatura también se debería encontrar en las zonas de selva húmeda del país, sin embargo, estas zonas fueron encontradas como idóneas, quizá por el hecho de que la precipitación es abundante en estas regiones.

4.2 COEXISTENCIA

Mientras que los resultados para *L. punctulata* sugieren una mayor extensión de área como idónea, el sur del país y las costas golfo/pacífico son ambientalmente idóneas para ambas. Sumado a esto, el análisis de similitud de nicho sugiere una alta similitud del nicho de las especies en México. Esto coincide con lo esperado considerando que dentro de la península de Yucatán los registros de las especies son cercanos, son especies ecológicamente similares y que se ha documentado que los capuchinos suelen compartir sitios de descanso (Wells, 2010). Mientras que la superposición de nicho en el rango nativo

de las especies no fue calculada con la presente metodología debido a la discrepancia en la extensión geográfica, es posible especular que el índice de superposición de nicho se mantiene relativamente alto en el rango nativo de las especies, particularmente considerando su coocurrencia en gran parte de la península indica.

Una línea de investigación interesante para futuros trabajos con estas especies es indagar en los mecanismos detrás de su coexistencia. Mientras que este trabajo muestra una similitud en los nichos ambientales de las especies, existen más dimensiones a considerar en la diferenciación de nicho de las especies, que abarca aspectos sobre partición de recursos, competencia interespecífica, selección de microhábitats, y diferencias conductuales (Carnicer et al., 2008; Holt, 2017; Martin, 1996). Ambos capuchinos exhiben plasticidad ambiental, donde se ha documentado que pueden ocupar distintas coberturas vegetales, áreas urbanas y agrícolas (Wells, 2010).

Interesantemente, la similitud ecológica, la superposición geográfica y la similitud morfológica entre los picos de *L. punctulata* y *Lonchura atricapilla* (que originalmente se consideraba subespecie de *L. malacca*) en islas Hawaianas llevaron a Moulton (1985) a inferir que estas especies probablemente competían. El mecanismo de la coexistencia de *L. punctulata* y *L. atricapilla* en este sitio fue explorado a mayor detalle por Moulton et al. (1992) donde los resultados, aunque poco conclusivos, sugieren que la coexistencia de ambas especies en su sitio de estudio no está regulada por selección de hábitat denso-dependiente. Si bien, los trabajos previamente mencionados tratan de una especie diferente a *L. malacca*, son valiosos como un inicio a desenmarañar el misterio de la coexistencia de *L. malacca* y *L. punctulata*. Considerando que son especies ecológicamente similares y frecuentemente introducidos en los mismos sitios, sería interesante explorar si existe un uso diferencial del hábitat a una escala más fina que la considerada en este trabajo y/o alguna diferencia marcada en los recursos consumidos.

4.3 DESEMPEÑO DE LOS MODELOS

Las curvas AUC y AUC del ROC parcial de los modelos obtenidos en este trabajo demostraron ser mejores de lo esperado por el azar. Mientras que los valores obtenidos para el AUC suelen caer dentro de lo que tradicionalmente se considera un “buen” desempeño del modelo (Zhang et al., 2015), la AUC del ROC parcial está relativamente menos distanciada de lo esperado por el azar. Parte de la dificultad de obtener modelos con mejores evaluaciones puede ser explicada por la dificultad de modelar el nicho de especies generalistas de hábitat cuando se compara con aquellas especialistas (Connor et al., 2018; Jarnevich et al., 2015). Se ha sugerido una explicación parcial a este patrón, donde gracias a que las especies especialistas de hábitat suelen encontrarse en extensiones más restringidas en el área total de estudio, las pseudoausencias generadas podrán ser más fácilmente discriminadas de los sitios de presencia, y por ende, obtener mejores métricas de evaluación (Jarnevich et al., 2015).

Otro aspecto que puede afectar el desempeño de los MNEs es que las variables incluidas en este análisis no son necesariamente las que mejor determinan la idoneidad ambiental para estas aves. Las variables climáticas generalmente muestran valores promedio e ignoran eventos climáticos y fluctuaciones fuertes que pueden ser importantes para algunas especies (Gardner et al., 2019). Adicionalmente, incorporar información sobre aquellos factores antropogénicos relevantes a la especie podría mejorar los modelos (Cardador & Blackburn, 2020), otros trabajos donde se busca predecir invasiones por medio de MNEs han integrado factores como densidad poblacional humana o la distancia a asentamientos humanos (Kamilar & Tecot, 2016; Zhu et al., 2017). Aunque desafortunadamente la información sobre la relación entre la especie y el humano es escasa, la literatura sugiere que sería valioso incorporar la agricultura de sorgo y arroz al modelo de nicho. Lamentablemente, no existen capas globales de plantaciones de sorgo y arroz. Futuros trabajos con estas especies harían bien en generar estas capas y explorar otras variables que podrían ayudar a caracterizar el nicho de las especies de mejor manera.

Aun considerando lo anterior, los modelos de idoneidad binarios presentados en este trabajo nos permiten tener confianza en que reflejan áreas potenciales para la especie ya que aun ajustando a un 10% de error (el umbral más restrictivo) los modelos predicen las presencias en el país con relativamente poca omisión (0% de omisión para *L. malacca* y

~19% para *L. punctulata*). A pesar de esto, se debe tener cuidado en no confundir las áreas ambientalmente idóneas con aseveraciones de futura expansión de la especie.

4.4 LIMITANTES DE LOS MNE Y LA IDONEIDAD AMBIENTAL

La idoneidad ambiental parece ser un factor efectivo para predecir invasiones biológicas (Mothes et al., 2019; Roura-Pascual et al., 2011), a pesar de esto los modelos de nicho ecológico cuentan con una serie de limitantes en su capacidad de predecir la expansión geográfica de las especies introducidas. Los MNEs transferidos en el espacio requieren suponer que la fuerza, complejidad y dirección de la relación especie-hábitat en el área de calibración es análoga a esta relación en el área de transferencia (Yates et al., 2018).

Más notablemente, las transferencias de nicho ecológico requieren asumir que todas las observaciones usadas para calibrar el modelo representan poblaciones en equilibrio con su ambiente (Guisan & Thuiller, 2005). Este supuesto es particularmente relevante a las especies invasoras, pues al ser introducidas mediante el efecto antrópico es difícil que todas las poblaciones nuevas se encuentren en equilibrio con su ambiente (Elith & Leathwick, 2009; Guisan & Thuiller, 2005). Aunque en este trabajo se tomaron medidas para considerar este supuesto (con la prueba exploratoria de equilibrio ecológico y por medio de solo utilizar datos de países donde se reporta la especie como “invasora” o “establecida”), la revisión de literatura no permitió identificar algún consenso metodológico de como probar este supuesto.

Otra limitante importante de los modelos correlativos aquí presentados es que la idoneidad ambiental que muestran no necesariamente tiene una relación con la abundancia de las especies. Mientras que podría parecer intuitivo que mayor idoneidad de nicho resulte en mayor abundancia potencial de las especies, esta idea es debatida. Mientras que existen estudios de meta-análisis (ej. Weber et al., 2017) y estudios validados en campo (ej. Lunghi et al., 2018) que encuentran una relación entre la densidad poblacional de las especies y el grado de idoneidad, otros estudios (ej. Dallas & Hastings, 2018; Mothes et al., 2019) han fracasado en encontrar sustento para dicha relación.

Considerando lo anterior, las zonas de idoneidad ambiental presentadas en este trabajo no necesariamente reflejan zonas donde existirán poblaciones estables de la especie. Incluso, es de esperarse que una porción de las áreas predichas como idóneas no presenten

presencia de la especie en absoluto. La razón de esto es que la idoneidad ambiental no es el único factor que determina el éxito de una invasión biológica en sus distintas etapas. Un factor importante en el proceso de invasión es el número de individuos introducidos y el número de eventos de introducción. En la etapa de establecimiento de la especie, se ha encontrado que la "presión de propágulo" tiene una correlación fuerte con el éxito en el establecimiento de la especie introducida (Lockwood et al., 2005). Existe evidencia de que en el caso de las aves la idoneidad ambiental tiene más influencia en determinar la tasa de expansión de las aves introducidas que en el establecimiento de las mismas (Abellán et al., 2017), aunque el rol de la idoneidad ambiental en el éxito de establecimiento parece incrementar cuando la presión de propágulo sobrepasa un cierto nivel (Duncan et al., 2014).

Teniendo en cuenta la importancia de la presión de propágulo, futuras investigaciones para predecir la expansión de ambas especies de *Lonchura* en México se verían beneficiadas de obtener datos demográficos y (de ser posible) de obtener la historia de introducciones de ambas especies. Estos factores demográficos podrían ayudar a mejorar las predicciones sobre el éxito de establecimiento de futuras poblaciones de ambas especies, pero también se debe considerar el rol de los factores bióticos.

4.5 FACTORES BIÓTICOS Y ANTROPOGÉNICOS

Los factores bióticos tienen un papel importante en el éxito de una invasión biológica. Entre estos factores se encuentran las interacciones bióticas, cuyo efecto es difícil de acotar en predicciones pues es dependiente del contexto biológico. Por ejemplo, estudios han observado que la presencia de depredadores nativos reduce la abundancia de una especie introducida (Juliano et al., 2010; Wanger et al., 2011) sin embargo la presencia de depredadores no siempre impacta la abundancia de la especie introducida (Hackerott et al., 2013). En el caso particular de las aves, se ha encontrado la cantidad y cercanía filogenética de las especies presentes tiende a impactar de menor manera el éxito de invasión cuando se compara con otros aspectos como la idoneidad ambiental o la influencia antrópica (Redding et al., 2019).

Se ha encontrado que la presencia del humano y las modificaciones que este genera al hábitat favorecen el establecimiento de aves introducidas (Sol et al., 2017). El mecanismo

detrás de este patrón no está claro, pero se ha propuesto como explicación el hecho de que la presencia humana trae nuevos recursos y estructuras al área que las especies nativas no suelen aprovechar (Sol et al., 2012). Alternativamente, se ha encontrado que la mayoría de aves que tienen éxito en ambientes urbanizados ya estaban asociadas al disturbio humano en su área nativa y por ende, presentan pre-adaptación al factor humano (Cardador & Blackburn, 2019). Particularmente para las especies sujeto de este estudio, la asociación al factor antrópico es importante, teniendo en cuenta que ambas explicaciones parecen aplicar a las dos aves del género *Lonchura* aquí estudiadas. Ambas especies se encuentran asociadas al disturbio humano en su área nativa y se ha documentado la tendencia de *L. punctulata* a anidar cerca de calles concurridas (Zhou et al., 2020). La inclusión de las zonas agrícolas y urbanas como zonas idoneidad de hábitat en este trabajo tiene como objetivo incluir este factor en las predicciones aquí presentadas, sin embargo, se requiere más investigación de como utilizan ambas especies los espacios humanos para discriminar los elementos del factor antrópico que, como se mencionaba anteriormente, podrían utilizarse como predictores de la expansión de la especie.

4.6 ALTERNATIVAS PREDICTIVAS

En las secciones anteriores se discutió el gran número de consideraciones que los MNEs aquí presentados no toman en cuenta para predecir una invasión biológica. Lo anterior no quiere decir que no existan esfuerzos de integrar estos factores en la predicción de las invasiones biológicas, y futuros proyectos trabajando con *L. malacca* y *L. punctulata* se verían beneficiados de considerar la obtención de datos que permitan estos acercamientos.

Una alternativa derivada de los MNEs son los MNEs híbridos (Zurell, 2017). Estos modelos integran datos demográficos de la especie para crear predicciones que integran dinámicas poblacionales de las especies y su capacidad de dispersión con los MNEs (Brotens et al., 2012; Franklin, 2010), así estimando la probabilidad de expansión basados en modelos de crecimiento poblacional. Este tipo de modelos, suponiendo la disponibilidad de los datos demográficos mencionada anteriormente, podría mejorar las predicciones sobre ambos capuchinos en México al permitir plantear la ruta de expansión de las especies a lo largo de las zonas ambientalmente idóneas.

Otros esfuerzos interesantes han experimentado con integrar la probabilidad de nuevos eventos de introducción en las predicciones. Estos trabajos han logrado integrar la presencia de comercio de sus especies de interés (Banha et al., 2017) o han incluido un post-procesamiento que toma en cuenta las zonas de probables eventos de re-introducción de la especie (Dong et al., 2020). Considerando que las aves del género *Lonchura* son frecuentemente utilizadas como mascotas, es factible que la expansión de ambas en el país se vea agraviada por subsecuentes eventos de introducción. Por lo tanto, otro punto de interés para futuros trabajos sería obtener información sobre el comercio de estas especies para obtener no solo zonas de idoneidad, si no zonas de probabilidad de reintroducción.

4.7 POSIBLES IMPACTOS

El presente trabajo no evaluó los posibles impactos de la especie en el país, sin embargo, la consulta de literatura realizada, así como la información sobre la idoneidad ambiental en el país nos permite especular sobre los posibles impactos a monitorear en ambas especies.

El impacto que parece más factible de ambas especies es como peste agrícola. Ambas especies son aves granívoras, que frecuentemente se han considerado un peligro a los cultivos de arroz y sorgo. Esta característica es compartida por varios otros miembros del género *Lonchura*. En México, el cultivo de arroz en el 2016 abarcaba alrededor de 41,455 hectareas, mientras que el cultivo de sorgo utilizaba 1.5 millones de hectáreas (SAGARPA, 2017). Ambos cultivos son de importancia para el consumo local y la exportación (SAGARPA, 2017), por lo que es importante monitorear la presencia y expansión de ambas especies de *Lonchura* hacia zonas de este cultivo por su potencial impacto económico.

Respecto a los impactos ecológicos, es importante considerar los efectos que pueden tener ambas especies sobre las especies residentes y migratorias en el área de introducción. Una de las consecuencias hipotéticas que puede tener la presencia de ambas especies es la competencia por alimento con las especies nativas. El hecho de que ambas especies sean granívoras con alta plasticidad alimenticia sugiere que su principal impacto recaiga en otras aves asociadas a este tipo de hábitat. De manera general, existe escasa evidencia de que especies de aves ecológicamente similares compitan directamente de manera significativa con especies nativas (Blackburn et al., 2009; Bonter et al., 2010; Cole et al., 1995;

Kawakami & Higuchi, 2003). Sin embargo, estudios más recientes han encontrado que las especies de aves introducidas pueden ser las “ganadoras” al competir por alimento y sitios de anidamiento (Charter et al., 2016; Deguines et al., 2020). Hay que mencionar, de nuevo, que las aves como especies introducidas están subrepresentadas en estudios de ecología de invasiones (Pyšek et al., 2008) y por ende sus impactos a nivel de comunidad probablemente también estén subestimados . En el caso de los capuchinos, se debe monitorear principalmente como su presencia afecta a las aves nativas asociadas con la agricultura y urbanización, ya que las especies introducidas pueden resultar mejores competidores en ambientes urbanos e impactar las abundancias de especies nativas que son especialistas urbanas (Colléony & Shwartz, 2020).

Los posibles efectos de la introducción de los capuchinos no se reducen solo a competencia por alimento o sitios de anidación. Es posible que los capuchinos funcionen como vectores de enfermedades, ya que se ha demostrado que miembros del género *Lonchura* pueden ser portadores de parásitos como *Toxoplasma gondii* o varias especies de *Haemoproteus* en altas concentraciones (Huang et al., 2019; Prompiram et al., 2015). Es importante intentar descifrar si estos parásitos están presentes en las poblaciones introducidas en México.

CAPÍTULO V

CONCLUSIÓN

El presente trabajo presenta los primeros modelos de nicho ecológico de *L. malacca* y *L. punctulata* específicamente para México. Los modelos aquí presentados también analizan la similitud ambiental entre México y el resto de la distribución de ambas especies, así como la similitud entre sus nichos en el área de proyección. Los resultados aquí obtenidos sugieren que ambas especies cuentan con una gran extensión de ambientes compatibles tanto en clima como hábitat para colonizar nuevas áreas en el país.

En vista del potencial de ambas especies a esparcirse dentro de México, será importante implementar monitoreo del género *Lonchura* y su distribución. Lo anterior debe considerarse como una precaución, pues es importante recalcar que a pesar de lo que sugiere la literatura, no existe actualmente literatura que demuestre impactos ecológicos o económicos en el país. Esta ausencia de evidencia probablemente se origina de una carencia de información y no de una carencia de impactos. Particularmente, trabajos futuros se beneficiarían de datos demográficos, de introducción y de uso de hábitat dentro de México para mejores predicciones.

PERSPECTIVAS

El uso de técnicas correlativas como los MNEs nos permite conocer mejor el riesgo involucrado con la presencia de especies no-nativas en áreas geográficas nuevas. Es importante considerar las limitaciones de estos modelos, así como sus supuestos metodológicos, sin embargo, son una de las mejores herramientas predictivas que existen actualmente para predecir invasiones biológicas. Este tipo de análisis es aplicable en la toma de decisiones sobre las especies introducidas, e incorporar MNEs al análisis de riesgo de invasión podría ser enriquecedor a la hora de priorizar estudios sobre invasiones biológicas en nuestro país.

A pesar de que el principio precautorio (que consta de la idea de controlar y/o erradicar a las especies introducidas antes de conocer su posible expansión e impactos) tiene buen sustento argumentativo, es más aplicable a países con áreas naturales limitadas, extensión geográfica reducida y que presupuestan efectivamente para el control y manejo de especies introducidas. En el caso de países donde estas condiciones no se cumplen y el factor económico es limitado, es importante aprovechar técnicas predictivas (como el uso de MNEs) y métodos de recopilación de información de bajo costo. La implementación de modelos de este tipo (cuando son posibles) así como el uso de información de ciencia ciudadana nos permite mitigar parcialmente la ausencia de recursos en la búsqueda de soluciones al problema de las especies no-nativas.

BIBLIOGRAFÍA

- Abellán, P., Tella, J. L., Carrete, M., Cardador, L., & Anadón, J. D. (2017). Climate matching drives spread rate but not establishment success in recent unintentional bird introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *114*(35), 9385–9390. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704815114>
- Adelino, J. R. P., Anjos, L. dos, & Lima, M. R. (2017). Invasive potential of the pied crow (*Corvus albus*) in eastern Brazil: best to eradicate before it spreads. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *15*(3), 227–233. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.07.001>
- Aguirre-Gutiérrez, J., Carvalheiro, L. G., Polce, C., van Loon, E. E., Raes, N., Reemer, M., & Biesmeijer, J. C. (2013). Fit-for-Purpose: Species Distribution Model Performance Depends on Evaluation Criteria - Dutch Hoverflies as a Case Study. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063708>
- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Alpert, P., Bone, E., & Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>
- Altamiranda-Saavedra, M., Osorio-Olvera, L., Yáñez-Arenas, C., Marín-Ortiz, J. C., & Parra-Henao, G. (2020). Geographic abundance patterns explained by niche centrality hypothesis in two Chagas disease vectors in Latin America. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0241710>

- Álvarez-Romero, J. G., Medellín, R. A., Oliveras de Ita, A., Gomez de Silva, H., & Sanchez, O. (2008). *Animales exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad* (Issue August).
- Banha, F., Gama, M., & Anastácio, P. M. (2017). The effect of reproductive occurrences and human descriptors on invasive pet distribution modelling: *Trachemys scripta elegans* in the Iberian Peninsula. *Ecological Modelling*, 360, 45–52. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.06.026>
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J., & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Beaury, E. M., Finn, J. T., Corbin, J. D., Barr, V., & Bradley, B. A. (2020). Biotic resistance to invasion is ubiquitous across ecosystems of the United States. In *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13446>
- Beck, J., Böller, M., Erhardt, A., & Schwanghart, W. (2014). Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species' geographic distributions. *Ecological Informatics*, 19, 10–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2013.11.002>
- Beyer, H. L., Haydon, D. T., Morales, J. M., Frair, J. L., Hebblewhite, M., Mitchell, M., & Matthiopoulos, J. (2010). The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 365, Issue 1550, pp. 2245–2254). Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0083>
- Blackburn, T. M., Dyer, E., Su, S., & Cassey, P. (2015). Long after the event, or four things we (should) know about bird invasions. *Journal of Ornithology*, 156(1), 15–25. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1155-z>

-
- Blackburn, T. M., Lockwood, J. L., & Cassey, P. (2009). Avian Invasions: The Ecology and Evolution of Exotic Birds. In *Avian Invasions: The Ecology and Evolution of Exotic Birds*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199232543.001.0001>
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, *26*(7), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Bonney, R., Cooper, C. B., Dickinson, J., Kelling, S., Phillips, T., Rosenberg, K. V., & Shirk, J. (2009). Citizen Science: A Developing Tool for Expanding Science Knowledge and Scientific Literacy. *BioScience*, *59*(11), 977–984. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.9>
- Bonter, D. N., Zuckerberg, B., & Dickinson, J. L. (2010). Invasive birds in a novel landscape: Habitat associations and effects on established species. *Ecography*, *33*(3), 494–502. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06017.x>
- Boria, R. A., Olson, L. E., Goodman, S. M., & Anderson, R. P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012>
- Brazil, M. (2009). Birds of East Asia: eastern China, Taiwan, Korea, Japan, eastern Russia. In *Christopher Helm*.
- Brenton-Rule, E., Frankel, S., & Lester, P. (2016). Improving management of invasive species: New Zealand's approach to pre- and post-border pests. *Policy Quarterly*, *12*(1), 17–25. <https://doi.org/10.26686/pq.v12i1.4582>
- Broennimann, O., & Guisan, A. (2008). Predicting current and future biological invasions: Both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0254>
-

- Brooks, D. M., & Page, G. (2012). High diversity of invasive Passerids at a park in southeast Texas. *Bulletin of the Texas Ornithology*, 45(1–2), 23–29.
- Brotons, L., De Cáceres, M., Fall, A., & Fortin, M. J. (2012). Modeling bird species distribution change in fire prone Mediterranean landscapes: Incorporating species dispersal and landscape dynamics. *Ecography*, 35(5), 458–467. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06878.x>
- Brotons, L., Thuiller, W., Araújo, M. B., & Hirzel, A. H. (2004). Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27(4), 437–448. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03764.x>
- Buckley, Y. M., & Catford, J. (2016). *Does the biogeographic origin of species matter? Ecological effects of native and non-native species and the use of origin to guide management*. 4–17. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12501>
- Bucklin, D. N., Basille, M., Benschoter, A. M., Brandt, L. A., Mazzotti, F. J., Romañach, S. S., Speroterra, C., & Watling, J. I. (2015). Comparing species distribution models constructed with different subsets of environmental predictors. *Diversity and Distributions*. <https://doi.org/10.1111/ddi.12247>
- Cadotte, M. W., Yasui, S. L. E., Livingstone, S., & MacIvor, J. S. (2017). Are urban systems beneficial, detrimental, or indifferent for biological invasion? *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1586-y>
- CANEI (Comité Asesor sobre Especies Invasoras). 2010. *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México: prevención, control y erradicación*. CONABIO, CONANP, SEMARNAT. México, DF.
- Cardador, L., & Blackburn, T. M. (2019). Human-habitat associations in the native distributions of alien bird species. *Journal of Applied Ecology*, 56(5), 1189–1199. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13351>

- Cardador, L., & Blackburn, T. M. (2020). A global assessment of human influence on niche shifts and risk predictions of bird invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 29(11), 1956–1966. <https://doi.org/10.1111/geb.13166>
- Cardador, L., Carrete, M., Gallardo, B., & Tella, J. L. (2016). Combining trade data and niche modelling improves predictions of the origin and distribution of non-native European populations of a globally invasive species. *Journal of Biogeography*, 43(5), 967–978. <https://doi.org/10.1111/jbi.12694>
- Carnicer, J., Abrams, P. A., & Jordano, P. (2008). Switching behavior, coexistence and diversification: Comparing empirical community-wide evidence with theoretical predictions. *Ecology Letters*, 11(8), 802–808. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01195.x>
- Certuche-Cubillos, K., Carantón-Ayala, D., Parra-Hernández, R. M., Moreno-Palacios, M., Díaz-Jaramillo, C., & Sanabria-Mejía, J. (2010). Biología alimentaria del capuchino de cabeza negra (*Lonchura malacca*, estrildidae) en el alto valle del Magdalena, Colombia. *Ornitología Colombiana*, 9(February 2015), 25–30.
- Charter, M., Izhaki, I., Ben Mocha, Y., & Kark, S. (2016). Nest-site competition between invasive and native cavity nesting birds and its implication for conservation. *Journal of Environmental Management*, 181, 129–134. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.06.021>
- Clavero, M., & García-Berthou, E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(3), 110. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003>
- Cobos, M. E., Jiménez, L., Nuñez-Penichet, C., Romero-Alvarez, D., & Simoes, M. (2018). Sample data and training modules for cleaning biodiversity information. *Biodiversity Informatics*. <https://doi.org/10.17161/bi.v13i0.7600>
- Cobos, M. E., Townsend Peterson, A., Barve, N., & Osorio-Olvera, L. (2019).

- Kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- Cohen, T. M., McKinney, M., Kark, S., & Dor, R. (2019). Global invasion in progress: modeling the past, current and potential global distribution of the common myna. *Biological Invasions*, 21(4), 1295–1309. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1900-3>
- Colautti, R. I., & Macisaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define ‘invasive’ species. 135–141.
- Cole, F. R., Loope, L. L., Medeiros, A. C., Raikes, J. A., & Wood, C. S. (1995). Las consecuencias conservacionistas de aves de caza introducidas en las áreas arbustivas de gran altura de Hawaii. *Conservation Biology*, 9(2), 306–313. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.9020306.x>
- Colléony, A., & Schwartz, A. (2020). When the winners are the losers: Invasive alien bird species outcompete the native winners in the biotic homogenization process. *Biological Conservation*, 241, 108314. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108314>
- CONABIO. 2017. Análisis de riesgo rápido de *Lonchura malacca*. Sistema de información sobre especies invasoras en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México DF.
- CONABIO. 2017. Análisis de riesgo rápido de *Lonchura punctulata*. Sistema de información sobre especies invasoras en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México DF.
- Conn, A., L. Lazenby & D.M. Brooks. 2017. Ecology, behavior and reproduction of an invasive population of Scaly-breasted Munias (*Lonchura punctulata*) in Houston, Texas. Pp. 42-55 In: *Half a Century of Ornithology in Texas: the Legacy of Dr. Keith Arnold (D.M. Brooks, Ed.)*. Misc. Publ. Houston Mus. Nat. Sci., 7, Houston, TX.

- Connor, T., Hull, V., Viña, A., Shortridge, A., Tang, Y., Zhang, J., Wang, F., & Liu, J. (2018). Effects of grain size and niche breadth on species distribution modeling. *Ecography*, 41(8), 1270–1282. <https://doi.org/10.1111/ecog.03416>
- Dallas, T. A., & Hastings, A. (2018). Habitat suitability estimated by niche models is largely unrelated to species abundance. *Global Ecology and Biogeography*, 27(12), 1448–1456. <https://doi.org/10.1111/geb.12820>
- Dawson, W., Moser, D., Van Kleunen, M., Kreft, H., Pergl, J., Pyšek, P., Weigelt, P., Winter, M., Lenzner, B., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Cassey, P., Scrivens, S. L., Economo, E. P., Guénard, B., Capinha, C., Seebens, H., García-Díaz, P., Nentwig, W., ... Essl, F. (2017). Global hotspots and correlates of alien species richness across taxonomic groups. *Nature Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0186>
- De Marco, P., & Nóbrega, C. C. (2018). Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202403>
- Degante-González, A. P., Tepatlán-Vargas, R., Ramírez-Utrera, A. L., Mora-Heredia, E., & Villegas-Patracá, R. (2018). Registro del capuchino tricolor (*Lonchura malacca*) en el istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.2.2036>
- Deguines, N., Lorrilliere, R., Dozières, A., Bessa-Gomes, C., & Chiron, F. (2020). Any despot at my table? Competition among native and introduced bird species at garden birdfeeders in winter. *Science of the Total Environment*, 734, 139263. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139263>
- Dong, X., Ju, T., Grenouillet, G., Laffaille, P., Lek, S., & Liu, J. (2020). Spatial pattern and determinants of global invasion risk of an invasive species,

- sharpbelly Hemiculter leucisculus (Basilesky, 1855). *Science of the Total Environment*, 711. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134661>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Rossinelli, S., & Bacher, S. (2014). Quantifying invasion risk: The relationship between establishment probability and founding population size. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1255–1263. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12288>
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., ... E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Escobar, L. E., Lira-Noriega, A., Medina-Vogel, G., & Townsend Peterson, A. (2014). Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: Use of Maxent and NicheA to assure strict

- model transference. *Geospatial Health*, 9(1), 221–229. <https://doi.org/10.4081/gh.2014.19>
- Falcon, W., & Tremblay, R. L. (2018). From the cage to the wild: Introductions of Psittaciformes to Puerto Rico with emphasis on the invasive ecology of the white-winged parakeet. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/264937>
- Falk-Petersen, J., Bøhn, T., & Sandlund, O. T. (2006). On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions*, 8(6), 1409–1424. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0710-6>
- Feng, X., Park, D. S., Liang, Y., Pandey, R., & Papeş, M. (2019). Collinearity in ecological niche modeling: Confusions and challenges. *Ecology and Evolution*, 9(18), 10365–10376. <https://doi.org/10.1002/ece3.5555>
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fitzpatrick, M. C., & Hargrove, W. W. (2009). The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9584-8>
- Franklin, J. (2010). Moving beyond static species distribution models in support of conservation biogeography. In *Diversity and Distributions* (Vol. 16, Issue 3, pp. 321–330). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00641.x>
- Fuentes-Moreno, A., & Vásquez-Cruz, V. (2018). Ampliación de la distribución del capuchino tricolor en México: nuevo registro en el centro-occidente de Veracruz. *Huitzil, Revista Mexicana de Ornitología*, 19(2), 205–209. <https://doi.org/10.28947/hrmo.2018.19.2.344>
- Fuller, T., Sánchez-Cordero, V., Illoldi-Rangel, P., Linaje, M., & Sarkar, S. (2007). The cost of postponing biodiversity conservation in Mexico. *Biological*

Conservation. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.08.028>

- Funes, C., & Herrera, N. (2005). Primer registro del capuchino de cabeza negra (*Lonchura malacca*, Estrildidae) en el Salvador. *Boletín SAO*, 15(December 2005), 37–41.
- Gardner, A. S., Maclean, I. M. D., & Gaston, K. J. (2019). Climatic predictors of species distributions neglect biophysiological meaningful variables. *Diversity and Distributions*, 25(8), 1318–1333. <https://doi.org/10.1111/ddi.12939>
- Garrett, K. L. (1998). Population trends and ecological attributes of introduced parrots, doves and finches in California. *Proceedings of the Vertebrate Pest Conference*, 18(18).
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C., & Kueffer, C. (2014). Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 29(5), 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. In *Ecology Letters* (Vol. 8, Issue 9, pp. 993–1009). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2017). Habitat suitability and distribution models: With applications in R. In *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>
- Hackerott, S., Valdivia, A., Green, S. J., Côté, I. M., Cox, C. E., Akins, L., Layman, C. A., Precht, W. F., & Bruno, J. F. (2013). Native Predators Do Not Influence Invasion Success of Pacific Lionfish on Caribbean Reefs. *PLoS ONE*, 8(7), 68259. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068259>

-
- Harvey, R. G., & Mazzotti, F. J. (2018). The Invasion Curve: A Tool for Understanding Invasive Species Management in South Florida. *Ufl Edis*, 1–4.
- Hernandez, P. A., Franke, I., Herzog, S. K., Pacheco, V., Paniagua, L., Quintana, H. L., Soto, A., Swenson, J. J., Tovar, C., Valqui, T. H., Vargas, J., & Young, B. E. (2008). Predicting species distributions in poorly-studied landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 17(6), 1353–1366. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9314-z>
- Holt, R.D. (2017). Species Coexistence ☆. In *Reference Module in Life Sciences*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-809633-8.02352-9>
- Holt, Robert D. (2003). On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research*, 5(2), 159–178.
- Huang, S. Y., Fan, Y. M., Chen, K., Yao, Q. X., & Yang, B. (2019). Seroprevalence and risk assessment of *Toxoplasma gondii* in Java sparrows (*Lonchura oryzivora*) in China. *BMC Veterinary Research*, 15(1), 1–4. <https://doi.org/10.1186/s12917-019-1888-7>
- Ingenloff, K., Hensz, C. M., Anamza, T., Barve, V., Campbell, L. P., Cooper, J. C., Komp, E., Jimenez, L., Olson, K. V., Osorio-Olvera, L., Owens, H. L., Peterson, A. T., Samy, A. M., Simões, M., & Soberón, J. (2017). Predictable invasion dynamics in North American populations of the Eurasian collared dove *Streptopelia decaocto*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1862), 7–9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1157>
- Ivanova, I. M., & Symes, C. T. (2018). Common Starling *Sturnus vulgaris* expansion in South Africa. *Biodiversity Observations*. <https://doi.org/10.15641/bo.v9i0.502>
- Jackson, S. T., & Overpeck, J. T. (2000a). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary.
-

- Paleobiology*, 26(sp4), 194–220. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)26\[194:roppac\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)26[194:roppac]2.0.co;2)
- Jackson, S. T., & Overpeck, J. T. (2000b). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*. <https://doi.org/10.1017/s0094837300026932>
- Janekovi, F., & Novak, T. (2012). PCA – A Powerful Method for Analyze Ecological Niches. *Principal Component Analysis - Multidisciplinary Applications*, May. <https://doi.org/10.5772/38538>
- Jarić, I., & Cvijanovic, G. (2012). The tens rule in invasion biology: Measure of a true impact or our lack of knowledge and understanding? In *Environmental Management* (Vol. 50, Issue 6, pp. 979–981). <https://doi.org/10.1007/s00267-012-9951-1>
- Jarnevich, C. S., Stohlgren, T. J., Kumar, S., Morissette, J. T., & Holcombe, T. R. (2015). Caveats for correlative species distribution modeling. *Ecological Informatics*, 29(P1), 6–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2015.06.007>
- Jeschke, J. M., DeBille, S., & Lortie, C. J. (2018). Biotic resistance and island susceptibility hypotheses. In *Invasion biology: hypotheses and evidence*. <https://doi.org/10.1079/9781780647647.0060>
- Jeschke, Jonathan M., & Strayer, D. L. (2005). Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501271102>
- Jeschke, Jonathan M. (2008). Across islands and continents, mammals are more successful invaders than birds. *Diversity and Distributions*, 14(6), 913–916. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00488.x>
- Jiménez-Valverde, A., Peterson, A. T., Soberón, J., Overton, J. M., Aragón, P., & Lobo, J. M. (2011). Use of niche models in invasive species risk

- assessments. *Biological Invasions*, 13(12), 2785–2797.
<https://doi.org/10.1007/s10530-011-9963-4>
- Jiménez-Valverde, Alberto, Lobo, J. M., & Hortal, J. (2008). Not as good as they seem: The importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14(6), 885–890. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00496.x>
- Juliano, S. A., Lounibos, L. P., Nishimura, N., & Greene, K. (2010). Your worst enemy could be your best friend: Predator contributions to invasion resistance and persistence of natives. *Oecologia*, 162(3), 709–718. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1475-x>
- Kamilar, J. M., & Tecot, S. R. (2016). Anthropogenic and Climatic Effects on the Distribution of Eulemur Species: An Ecological Niche Modeling Approach. *International Journal of Primatology*, 37(1), 47–68. <https://doi.org/10.1007/s10764-015-9875-8>
- Kaplan, H., van Niekerk, A., Le Roux, J. J., Richardson, D. M., & Wilson, J. R. U. (2014). Incorporating risk mapping at multiple spatial scales into eradication management plans. *Biological Invasions*, 16(3), 691–703. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0611-z>
- Kawakami, K., & Higuchi, H. (2003). Interspecific interactions between the native and introduced White-eyes in the Bonin Islands. *Ibis*, 145(4), 583–592. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2003.00197.x>
- Kearney, M. (2006). Habitat, environment and niche: What are we modelling? In *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14908.x>
- Kelling, S., Fink, D., La Sorte, F. A., Johnston, A., Bruns, N. E., & Hochachka, W. M. (2015). Taking a ‘Big Data’ approach to data quality in a citizen science project. *Ambio*. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0710-4>
- Kigen, C., Okoth, P., Konje, M., Shivoga, W., Ochieno, D., Wanjala, S., Agevi, H.,

- Onyando, Z., Soy, B., Kisoyan, P., & Makindi, S. (2013). Remote sensing Modeling the Spatial Impact of Climate Change on Grevy's Zebra (*Equus grevyi*) niche in Kenya. *Elixir Remote Sensing*, 62(September), 17608–17611.
- Kolar, C. S., Lodge, D. M., & Lodge, D. M. (2001). *Progress in invasion biology: predicting invaders*. 16(4), 199–204.
- Lahoz-Monfort, J. J., Guillera-Arroita, G., & Wintle, B. A. (2014). Imperfect detection impacts the performance of species distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 23(4), 504–515. <https://doi.org/10.1111/geb.12138>
- Larson, B. M. H. (2005). *The war of the roses: demilitarizing invasion biology*.
- Larson, E. R., Graham, B. M., Achury, R., Coon, J. J., Daniels, M. K., Gambrell, D. K., Jonasen, K. L., King, G. D., LaRacuente, N., Perrin-Stowe, T. I. N., Reed, E. M., Rice, C. J., Ruzi, S. A., Thairu, M. W., Wilson, J. C., & Suarez, A. V. (2020). From eDNA to citizen science: emerging tools for the early detection of invasive species. In *Frontiers in Ecology and the Environment*. <https://doi.org/10.1002/fee.2162>
- Lechuga-Lago, Y., Novoa, A., Le Roux, J. J., & González, L. (2017). Understanding the influence of urbanization on invasibility: *Carpobrotus edulis* as an exemplar. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1593-z>
- Liu, C., Wolter, C., Xian, W., & Jeschke, J. M. (2020a). Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004289117>
- Liu, C., Wolter, C., Xian, W., & Jeschke, J. M. (2020b). Species distribution models have limited spatial transferability for invasive species. In *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13577>

- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., & Hortal, J. (2010). The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, 33(1), 103–114. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>
- Lobo, J. M., Jiménez-valverde, A., & Real, R. (2008). AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. In *Global Ecology and Biogeography* (Vol. 17, Issue 2, pp. 145–151). <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., & Marchetti, M. P. (2013). *Invasion Ecology*. John Wiley & Sons.
- Lunghi, E., Manenti, R., Mulargia, M., Veith, M., Corti, C., & Ficetola, G. F. (2018). Environmental suitability models predict population density, performance and body condition for microendemic salamanders. *Scientific Reports*, 8(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25704-1>
- MacGregor-Fors, I., Calderón-Parra, R., Meléndez-Herrada, A., López-López, S., & Jorge, E. S. (2011). Pretty , but dangerous ! Records of non-native Monk Parakeets (*Myiopsitta monachus*) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 1053–1056.
- Maistrello, L., Dioli, P., Bariselli, M., Mazzoli, G. L., & Giacalone-Forini, I. (2016). Citizen science and early detection of invasive species: phenology of first occurrences of *Halyomorpha halys* in Southern Europe. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1217-z>
- Martin-Albarracin, V. L., Amico, G. C., Simberloff, D., & Nuñez, M. A. (2015). Impact of non-native birds on native ecosystems: A global analysis. *PLoS ONE*, 10(11), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143070>

- Martin, T. E. (1996). Fitness costs of resource overlap among coexisting bird species. *Nature*, *380*(6572), 338–340. <https://doi.org/10.1038/380338a0>
- Martínez Meyer, E., Cuervo-Robayo, Á., Haro Ortiz, A., & Osorio-Olvera, L. A. (2016). *Servicios de consultoría para la modelación de la distribución potencial actual y futura de las especies invasoras de mayor riesgo para México REPORTE FINAL*.
- McGeoch, M. A., Butchart, S. H. M., Spear, D., Marais, E., Kleynhans, E. J., Symes, A., Chanson, J., & Hoffmann, M. (2010). Global indicators of biological invasion: Species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions*, *16*(1), 95–108. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x>
- McKinley, D. C., Miller-Rushing, A. J., Ballard, H. L., Bonney, R., Brown, H., Cook-Patton, S. C., Evans, D. M., French, R. A., Parrish, J. K., Phillips, T. B., Ryan, S. F., Shanley, L. A., Shirk, J. L., Stepenuck, K. F., Weltzin, J. F., Wiggins, A., Boyle, O. D., Briggs, R. D., Chapin, S. F., ... Soukup, M. A. (2017). Citizen science can improve conservation science, natural resource management, and environmental protection. *Biological Conservation*, *208*, 15–28. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.05.015>
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, *36*(10), 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Montes Espín, R., Rodríguez Cabrera, T., López Silveiro, R., & Cañizares Morera, M. (2015). Nidificación del Damero (*Lonchura punctulata*) (Aves: Estrildidae) en el Jardín Botánico de Cienfuegos, y notas sobre su distribución en Cuba. *Poeyana*, *0*(501), 74–75.
- Mooney, H. A., & Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*(10), 5446–5451.

<https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>

Mothes, C. C., Stroud, J. T., Clements, S. L., & Searcy, C. A. (2019). Evaluating ecological niche model accuracy in predicting biotic invasions using South Florida's exotic lizard community. *Journal of Biogeography*, 46(2), 432–441. <https://doi.org/10.1111/jbi.13511>

Moulton, M. P. (1985) "Morphological similarity and coexistence of congeners: an experimental test with introduced Hawaiian birds." *Oikos*: 301-305.

Moulton, M. P., Allen L. & Ferris D. K. (1992) "Competition, resource use and habitat selection in two introduced Hawaiian Mannikins." *Biotropica*: 77-85.

Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12261>

Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, A. T., Berlanga-García, H., & Sánchez-González, L. A. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(SUPPL.), 476–495. <https://doi.org/10.7550/rmb.41882>

Nyári, Á., Ryall, C., & Townsend Peterson, A. (2006). Global invasive potential of the house crow *Corvus splendens* based on ecological niche modelling. *Journal of Avian Biology*, 37(4), 306–311. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0908-8857.03686.x>

Olguín-hernández, L., Pozo-montuy, G., González-garcía, F., Téllez-torres, G., Integral, B., Sa, A., Diagonal, D. C. V, No, C., & Dorado, C. V. (2011). Registro del capuchino tricolor (*Lonchura malacca*) en Huixtla, Chiapas,

- México. *Huitzil*, 12(1), 15–18.
<https://doi.org/10.28947/hrmo.2011.12.1.125>
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*.
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:teotwa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:teotwa]2.0.co;2)
- Osorio-Olvera, L., Lira-Noriega, A., Soberón, J., Peterson, A. T., Falconi, M., Contreras-Díaz, R. G., Martínez-Meyer, E., Barve, V., & Barve, N. (2020). ntbbox: An r package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(10), 1199–1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
- Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C. M., Myers, C. E., & Peterson, A. T. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011>
- Padalia, H., Srivastava, V., & Kushwaha, S. P. S. (2014). Modeling potential invasion range of alien invasive species, *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. in India: Comparison of MaxEnt and GARP. *Ecological Informatics*.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2014.04.002>
- Payne, R. (2019). *Tricoloured Munia (Lonchura malacca)*. Handbook of Birds of the World Alive.
- Payne, R. B. (2020). Scaly-breasted Munia (*Lonchura punctulata*). *Birds of the World*. <https://doi.org/10.2173/bow.nutman.01>
- Peacock, D., & Abbott, I. (2010). The mongoose in Australia: failed introduction of a biological control agent. *Australian Journal of Zoology*, 58(4), 205.

<https://doi.org/10.1071/ZO10043>

- Pearson, D. E., Ortega, Y. K., Eren, Ö., & Hierro, J. L. (2018). Community Assembly Theory as a Framework for Biological Invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 33(5), 313–325. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.03.002>
- Pearson, R. G. (2010). Species's distribution modelling for conservation educators and practitioners. *Lesson in Conservation*. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(10\)61462-6](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(10)61462-6)
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Peh, K. S. H. (2010). Invasive species in Southeast Asia: The knowledge so far. *Biodiversity and Conservation*, 19(4), 1083–1099. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9755-7>
- Perkins, L. B., Leger, E. A., & Nowak, R. S. (2011). Invasion triangle: An organizational framework for species invasion. *Ecology and Evolution*, 1(4), 610–625. <https://doi.org/10.1002/ece3.47>
- Peter, V. M., D'antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M., & Westbrooks, R. (1997). INTRODUCED SPECIES: A SIGNIFICANT COMPONENT OF HUMAN-CAUSED GLOBAL CHANGE. *New Zealand Journal of Ecology*, 21(1), 1–16.
- Peterson, A. T., Soberón, J., & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.285.5431.1265>
- Peterson, A. Townsend. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. In *Quarterly Review of Biology*. <https://doi.org/10.1086/378926>
- Peterson, A. Townsend. (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured

- review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817–827.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- Peterson, A. Townsend, Papeş, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- Peterson, A. Townsend, Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araujo, M. (2011). *Ecological Niches and Geographical Distributions*. Princeton University Press.
- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., & Guisan, A. (2012). Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Phillips, S. (2008). A Brief Tutorial on Maxent. AT&T Research. In *AT&T Research*.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pineda-lópez, R., Rubio, A. M., Arce, I., & Orranti, O. (2013). Detección de aves exóticas en parques urbanos del centro de México. *Huitzil*, 14(1), 56–67.
<https://doi.org/10.28947/hrmo.2013.14.1.174>
- Prompiram, P., Kaewviyudth, S., Sukthana, Y., & Rattanakorn, P. (2015). Study of morphological characteristic and prevalence of Haemoproteus blood parasite in passerines in bung boraphet. *Thai Journal of Veterinary Medicine*, 45(3), 399–409.
<https://www.researchgate.net/publication/289247475>
- Pyšek, P., Richardson, D. M., Pergl, J., Jarošík, V., Sixtová, Z., & Weber, E. (2008). Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(5), 237–244.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.002>

-
- Qiao, H., Feng, X., Escobar, L. E., Peterson, A. T., Soberón, J., Zhu, G., & Papeş, M. (2019). An evaluation of transferability of ecological niche models. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.03986>
- R Development Core Team, R. (2011). R: A Language and Environment for Statistical Computing. In *R Foundation for Statistical Computing*. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-74686-7>
- Ramírez-Bastida, P., Ruiz-Rodríguez, A., Navarro-Sigüenza, A. G., Vargas-Gómez, M., & García-Valencia, U. D. (2015). Aves Exóticas en el AICA “Humedales De Alvarado”, Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)*, 31(3), 480–485.
- Redding, D. W., Pigot, A. L., Dyer, E. E., Şekercioğlu, Ç. H., Kark, S., & Blackburn, T. M. (2019). Location-level processes drive the establishment of alien bird populations worldwide. *Nature*, 571(7763), 103–106. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1292-2>
- Renault, D., Laparie, M., McCauley, S. J., & Bonte, D. (2018). Environmental Adaptations, Ecological Filtering, and Dispersal Central to Insect Invasions. *Annual Review of Entomology*, 63(1), 345–368. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043315>
- Restall, R. (1997). Munias and mannikins. In *Yale University Press*. <https://doi.org/10.5860/choice.34-6274>
- Rhoden, C. M., Peterman, W. E., & Taylor, C. A. (2017). Maxent-directed field surveys identify new populations of narrowly endemic habitat specialists. *PeerJ*. <https://doi.org/10.7717/peerj.3632>
- Ricciardi, A. (2007). Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology*, 21(2), 329–336. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00615.x>
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Dane Panetta, F., &

- West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Rödger, D., & Lötters, S. (2010). Explanative power of variables used in species distribution modelling: An issue of general model transferability or niche shift in the invasive Greenhouse frog (*Eleutherodactylus planirostris*). *Naturwissenschaften*, 97(9), 781–796. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0694-7>
- Roura-Pascual, N., Hui, C., Ikeda, T., Leday, G., Richardson, D. M., Carpintero, S., Espadaler, X., Gómez, C., Guénard, B., Hartley, S., Krushelnycky, P., Lester, P. J., McGeoch, M. A., Menke, S. B., Pedersen, J. S., Pitt, J. P. W., Reyes, J., Sanders, N. J., Suarez, A. V., ... Worner, S. P. (2011). Relative roles of climatic suitability and anthropogenic influence in determining the pattern of spread in a global invader. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(1), 220–225. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011723108>
- Santana Marques, P., Resende Manna, L., Clara Frauendorf, T., Zandonà, E., Mazzoni, R., & El-Sabaawi, R. (2020). Urbanization can increase the invasive potential of alien species. *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13293>
- Sarukhan, J., Urquiza-Haas, T., Koleff, P., Carabias, J., Dirzo, R., Ezcurra, E., Cerdeira-Estrada, S., & Soberon, J. (2015). Strategic actions to value, conserve, and restore the natural capital of megadiversity countries: The case of Mexico. In *BioScience*. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu195>
- Schoener, T. W. (1968). The Anolis Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology*, 49(4), 704–726. <https://doi.org/10.2307/1935534>
- Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SAGARPA). (2017). Planeación Agrícola Nacional . El portal único del gobierno.

<https://www.gob.mx/agricultura/documentos/planeacion-agricola-nacional-2017-2030?state=published>.

Semarnat (2015). *Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. Compendio de Estadísticas Ambientales. Indicadores Clave, de Desempeño Ambiental y de Crecimiento Verde. Edición 2015*. Semarnat. México.

Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., & Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(1), 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>

Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>

Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>

Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>

Soberón, J., & Townsend Peterson, A. (2011). Ecological niche shifts and environmental space anisotropy: A cautionary note. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.4.761>

Sol, D., Bartomeus, I., & Griffin, A. S. (2012). The paradox of invasion in birds: Competitive superiority or ecological opportunism? *Oecologia*, 169(2), 553–564. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2203-x>

- Sol, D., González-Lagos, C., Lapiedra, O., & Díaz, M. (2017). Why are exotic birds so successful in urbanized environments? In *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments* (pp. 75–89). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-43314-1_5
- Stachowicz, J. J., & Byrnes, J. E. (2006). Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: Disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps311251>
- Steele, K., & Werndl, C. (2013). Climate models, calibration, and confirmation. *British Journal for the Philosophy of Science*. <https://doi.org/10.1093/bjps/axs036>
- Stiels, D., Gaißer, B., Schidelko, K., Engler, J. O., & Rödder, D. (2015). Niche shift in four non-native estrildid finches and implications for species distribution models. *Ibis*, *157*(1), 75–90. <https://doi.org/10.1111/ibi.12194>
- Strubbe, D., Shwartz, A., & Chiron, F. (2011). Concerns regarding the scientific evidence informing impact risk assessment and management recommendations for invasive birds. *Biological Conservation*, *144*(8), 2112–2118. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.05.001>
- Sullivan, B. L., Aycrigg, J. L., Barry, J. H., Bonney, R. E., Bruns, N., Cooper, C. B., Damoulas, T., Dhondt, A. A., Dietterich, T., Farnsworth, A., Fink, D., Fitzpatrick, J. W., Fredericks, T., Gerbracht, J., Gomes, C., Hochachka, W. M., Iliff, M. J., Lagoze, C., La Sorte, F. A., ... Kelling, S. (2014). The eBird enterprise: An integrated approach to development and application of citizen science. *Biological Conservation*, *169*, 31–40. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.003>
- Sullivan, B. L., Phillips, T., Dayer, A. A., Wood, C. L., Farnsworth, A., Iliff, M. J., Davies, I. J., Wiggins, A., Fink, D., Hochachka, W. M., Rodewald, A. D., Rosenberg, K. V., Bonney, R., & Kelling, S. (2017). Using open access observational data for conservation action: A case study for birds.

-
- Biological Conservation*, 208, 5–14.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.04.031>
- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pyssek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O., & Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001018.x>
- Tingley, R., Vallinoto, M., Sequeira, F., & Kearney, M. R. (2014). Realized niche shift during a global biological invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1405766111>
- Varela, S., Rodríguez, J., & Lobo, J. M. (2009). Is current climatic equilibrium a guarantee for the transferability of distribution model predictions? A case study of the spotted hyena. *Journal of Biogeography*.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02125.x>
- Vaz, A. S., Kueffer, C., Kull, C. A., Richardson, D. M., Schindler, S., Muñoz-Pajares, A. J., Vicente, J. R., Martins, J., Hui, C., Kühn, I., & Honrado, J. P. (2017). The progress of interdisciplinarity in invasion science. *Ambio*, 46(4), 428–442. <https://doi.org/10.1007/s13280-017-0897-7>
- Wanger, T. C., Wielgoss, A. C., Motzke, I., Clough, Y., Brook, B. W., Sodhi, N. S., & Tschamtké, T. (2011). Endemic predators, invasive prey and native diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1706), 690–694. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1512>
- Warren, D. L. (2012). In defense of “niche modeling.” *Trends in Ecology and Evolution*, 27(9), 497–500. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.03.010>
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). ENVIRONMENTAL NICHE EQUIVALENCY VERSUS CONSERVATISM: QUANTITATIVE APPROACHES TO NICHE EVOLUTION. *Evolution*, 62(11), 2868–2883.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
-

- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3), 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Weber, M. M., Stevens, R. D., Diniz-Filho, J. A. F., & Grelle, C. E. V. (2017). Is there a correlation between abundance and environmental suitability derived from ecological niche modelling? A meta-analysis. *Ecography*, 40(7), 817–828. <https://doi.org/10.1111/ecog.02125>
- Wells, D. R. (2010). *The Birds of the Thai-Malay Peninsula* (Issue v. 2). Bloomsbury Publishing.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- Williamson, M., & Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, 77(6), 1661–1666. <https://doi.org/10.2307/2265769>
- Wilson, J. R. U., García-díaz, P., Cassey, P., Richardson, D. M., Pyšek, P., & Blackburn, T. M. (2016). *NeoBiota Biological invasions and natural colonisations are different – the need for invasion science*. 98, 87–98. <https://doi.org/10.3897/neobiota.31.9185>
- Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., Guisan, A., Elith, J., Dudík, M., Ferrier, S., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Lohmann, L., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M. C., ... Zimmermann, N. E. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00482.x>
- Wood, C., Sullivan, B., Iliff, M., Fink, D., & Kelling, S. (2011). eBird: Engaging birders in science and conservation. *PLoS Biology*, 9(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001220>

-
- Yates, K. L., Bouchet, P. J., Caley, M. J., Mengersen, K., Randin, C. F., Parnell, S., Fielding, A. H., Bamford, A. J., Ban, S., Barbosa, A. M., Dormann, C. F., Elith, J., Embling, C. B., Ervin, G. N., Fisher, R., Gould, S., Graf, R. F., Gregr, E. J., Halpin, P. N., ... Sequeira, A. M. M. (2018). Outstanding Challenges in the Transferability of Ecological Models. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 33, Issue 10, pp. 790–802). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.08.001>
- Young, N., Carter, L., & Evangelista, P. (2011). A MaxEnt Model v3.3.3e Tutorial (ArcGIS v10). *Analyst The*.
- Zhang, L., Liu, S., Sun, P., Wang, T., Wang, G., Zhang, X., & Wang, L. (2015). Consensus forecasting of species distributions: The effects of niche model performance and niche properties. *PLoS ONE*, *10*(3), e0120056. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120056>
- Zhou, B., Liu, J., & Liang, W. (2020). Breeding in a noisy world: Attraction to urban arterial roads and preference for nest-sites by the scaly-breasted munia (*Lonchura punctulata*). *Global Ecology and Conservation*, *22*, e00987. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00987>
- Zhu, G., Li, H., & Zhao, L. (2017). Incorporating anthropogenic variables into ecological niche modeling to predict areas of invasion of *Popillia japonica*. *Journal of Pest Science*, *90*(1), 151–160. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0780-5>
- Zhu, G. P., Rédei, D., Kment, P., & Bu, W. J. (2014). Effect of geographic background and equilibrium state on niche model transferability: Predicting areas of invasion of *Leptoglossus occidentalis*. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0559-z>
- Zurell, D. (2017). Integrating demography, dispersal and interspecific interactions into bird distribution models. In *Journal of Avian Biology* (Vol. 48, Issue 12, pp. 1505–1516). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/jav.01225>
-

BIBLIOGRAFÍA

Zurell, D., Elith, J., & Schröder, B. (2012). Predicting to new environments: Tools for visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions. In *Diversity and Distributions*. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00887.x>

Zurell, D., Engler, J. O., Zurell, D., & Engler, J. O. (2019). Ecological niche modelling. In *Effects of Climate Change on Birds*. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198824268.003.0006>