FACULTAD DE CIENCIAS
UDELAR fcien.edu.uy

UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA
URUGUAY

Tesina para optar por el grado de Licenciado en Ciencias Biológicas

"Modelos de distribución de la acacia invasora *Gleditsia triacanthos* como herramientas para su manejo"

Br. Andrés Carvajales Astapenco

Orientador: Dr. José Carlos Guerrero
Coorientadora: M. Sc. Ana Laura Mello

Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio
Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales

abril 2013

Resumen

La dispersión y el establecimiento de especies invasoras se encuentra entre las causas más importantes de pérdida de biodiversidad a escala global. En Uruguay, la invasión de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra) es una de las principales amenazas sobre los bosques nativos pero el conocimiento acerca de su distribución geográfica y proceso de invasión es escaso. El objetivo de este trabajo fue generar los primeros modelos de distribución potencial de *G. triacanthos* a escala local y nacional, y contribuir a la generación de pautas para su control y manejo. Se estimó, a partir de más de 400 registros de presencia e información ambiental, mediante la utilización de técnicas de envoltura climática, la distribución potencial de esta especie invasora utilizando el programa MAXENT. Los modelos presentados para Uruguay y para la cuenca que abarca al Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay buscaron relacionar la presencia de *G. triacanthos* con variables ambientales de naturaleza climática, biológica y edáfica. Los resultados confirman la existencia de importantes extensiones que podrían albergar esta especie invasora, así como lo significativo de la amenaza que éstas ejerce sobre el bosque nativo a nivel nacional. Las consecuencias que esto representa respecto del manejo de la invasión incluyen la necesidad de regionalizar las estrategias abordándolo diferencialmente en función de la magnitud de la invasión y sus posibilidades de consolidarse. Se sugiere, en consecuencia, profundizar estos estudios prestando especial atención a la relación de las variables biológicas y edáficas con la presencia de la especie, así como a la validación de los modelos realizados de manera de poder poner en efectividad las estrategias de manejo sugeridas.

Agradecimientos

A la Universidad, por darme la oportunidad de estudiar algo útil y que disfruto

A mis orientadores, por sus aportes y apoyo

A mi familia, que me inculcó el gusto por la biología

A mis amigos, que siempre han estado ahí para mí

A mi compañera, Valentina, por ser (siempre) lo más importante

Introducción

"Los seres humanos están modificando fundamental, y hasta determinado punto irreversiblemente, la diversidad de la vida en la Tierra. Además, la mayoría de estas modificaciones involucran pérdidas en uno u otro sentido para esa biodiversidad".

Así describe la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (*Millenium Ecosystem Assessment*) la situación de la diversidad en el planeta en una auditoría acerca del estado de conservación de los ecosistemas del planeta y el uso de los servicios que estos brindan a la sociedad (Montes & Sala 2007). De entre las determinantes que condicionan esta situación se pueden destacar la fragmentación de hábitat (por cambios en el uso del suelo o modificación física de los paisajes), las invasiones biológicas, el cambio climático, la sobreexplotación de algunas poblaciones de especies de interés comercial (significativo en el caso de la pesca) y la contaminación que en general producen los asentamientos humanos (Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

Es importante considerar el alto grado de interrelación entre la conservación de un ambiente (en el sentido de una utilización apropiada de sus recursos) y las posibilidades que éste tiene de generar niveles crecientes de bienestar para las personas y comunidades que en él se desarrollan. Dicho de otra manera, y prestando atención a una de las dimensiones de la sustentabilidad, podría afirmarse que la consolidación de diferentes avances en el campo de la conservación puede comportar mejoras en el bienestar de las personas, incluyendo el alivio de algunas situaciones de acusada vulnerabilidad (Díaz *et al*. 2006).

Esto, sin embargo, demanda de la construcción de estrategias de respuesta que se diseñen con el uso sustentable de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos como meta principal. Lamentablemente, el escenario actual parece determinar la insuficiencia de estas estrategias en la medida en que no aborden las problemáticas

que de manera más relevante contribuyen a la pérdida de la diversidad y no se generen las condiciones afines a una implementación integral de las mismas.

Como ha sido señalado con anterioridad el manejo prudente de la biodiversidad, en tanto elemento constituyente del capital natural de un país (como Uruguay) que depende en gran medida de los recursos naturales para sostener su crecimiento y desarrollo económico, resulta de vital importancia. Las capacidades nacionales en torno a las problemáticas más apremiantes respecto a la conservación de la biodiversidad combinan un grado importante de conocimiento de algunos grupos taxonómicos con dificultades para integrar conocimientos de distintas disciplinas que las estudian (DINAMA, 2010). Este trabajo se centrará en una de esas problemáticas: las invasiones biológicas.

El Convenio de la Diversidad Biológica (CDB) define a las especies exóticas como especies fuera de su área de distribución natural. El término de especie exótica invasora (EEI) se adjudica a toda especie exótica cuya introducción y/o dispersión amenazan la biodiversidad. Asimismo, en su artículo 8 el CDB señala que "*debe impedirse la introducción de las EEI, así como controlarse y erradicar aquellas que ya se encuentren amenazando ecosistemas, hábitats o especies*".

El fenómeno de las invasiones biológicas y las consecuencias que éstas acarrean para la diversidad, la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas se reconoce desde los estudios pioneros de Elton (1958). En los últimos años, y sumado a su condición de segunda causa de pérdida de la diversidad (Sanders *et al.* 2003, Clavero & García– Berthou 2005), las especies invasoras se han transformado en una cuestión de enorme relevancia en campos tan diversos como la agricultura, la salud pública o la economía (Peterson 2003).

En nuestro país, las invasiones fueron consideradas por primera vez en el marco de la "Propuesta de estrategia nacional para la conservación y uso sostenible de la diversidad biológica del Uruguay" realizada por la Dirección Nacional de Medio Ambiente (DINAMA) en el año 1999. En el documento se destacan tanto la falta de

un marco normativo actualizado que establezca lineamientos de gestión para los organismos y actores competentes, como la de información acerca de la introducción de especies, su liberación en algunos ambientes con distintos fines y los perjuicios que ésta puede provocar en los mismos.

Recientemente, se ha avanzado en la generación de una base de datos electrónica con registros georreferenciados de la presencia de las EEI, y una publicación a cargo de un comité que buscó analizar aspectos clave en la definición de lineamientos para el desarrollo de una estrategia de alcance nacional (CNEEI 2010). Este informe sistematiza el conocimiento general que tenemos acerca de las invasiones y las principales líneas de acción en relación al diseño e implementación de una estrategia para manejarlas, destacando la necesidad de profundizar nuestra comprensión de estos procesos y sus impactos a través de iniciativas de investigación.

En los 40 años que van desde 1940 hasta 1980, nuestros bosques nativos experimentaron una fuerte reducción en superficie (se perdieron unas 80.000 hectáreas que representan aproximadamente el 11% de la superficie original). Si bien en el último período esta tendencia parece haberse revertido, se han constatado modificaciones en la estructura y función de los mismos debidas principalmente a la tala indiscriminada y a las invasiones biológicas (Carrere 2001). Las invasiones protagonizadas por las especies exóticas constituyen un factor de significativa presión sobre estos ecosistemas, además del impacto que generan al sustituir a la vegetación nativa, se le añade los perjuicios que provocan las perturbaciones generadas como resultado de su *entrada* en los sistemas, alterando tanto procesos biológicos como la dinámica física y química de los mismos (Vitousek *et al.* 1997).

El impacto de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra o espina de Cristo) sobre los bosques nativos asociados a cursos fluviales en Uruguay ha sido reconocido en varios informes y diversas publicaciones en nuestro país (Nebel & Porcile 2006, DINAMA 2008, Brugnoli *et al.* 2009, Piaggio & Delfino 2009). Esta preocupación

ha suscitado la aparición de proyectos que buscan la evaluación de varios aspectos de la invasión de esta especie, así como intentos de control y/o erradicación de la misma, particularmente en el Parque Nacional Esteros de Farrapos en donde ya se ha detectado la necesidad de una política específica (Martino 2006, PPD 2008, Sosa *et al.* 2011) por el grado de avance que presenta el proceso de invasión de esta especie en los Esteros de Farrapos.

G. triacanthos es una especie arbórea de la familia de las Fabáceas, subfamilia Caesalpinioidae. Originaria del sudeste norteamericano, *G. triacanthos* suele desarrollarse en los suelos húmedos asociados a cursos fluviales adoptando un patrón de dispersión de galería. Se trata de una especie de rápido crecimiento, con ejemplares que alcanzan los 30 metros de altura en su adultez y que raramente superan la edad de 120 años. Su fruto consiste de una vaina aplanada que madura en otoño y es forrajeada por el ganado que posiblemente esté colaborando en su dispersión en un ejemplo de endo-zoocoría (Blair 1990, Leggieri 2010). Los animales contribuyen así a consolidar el proceso de invasión abriendo nuevos frentes mediante el traslado de las semillas así como incrementando la viabilidad de los propágulos por la facilitación de la germinación vía el proceso de escarificación (Colombo Speroni & de Viana 1998).

En función de lo antes mencionado respecto a su capacidad para invadir y la amplitud de su distribución en los márgenes de numerosos cursos de nuestro territorio puede afirmarse que el control de esta especie resulta prioritario, y que pueden entenderse como estratégicos los aportes a la comprensión de los principales rasgos de su ciclo de vida, modo de dispersión, patrón de distribución geográfica y variables relacionados con su presencia y posibilidades de consolidar nuevos focos de invasión. Colmar estos "vacíos de información" resulta de una fundamental importancia y debe necesariamente formar parte de las estrategias locales, nacionales y regionales de conservación de la diversidad biológica.

La dilucidación de los rangos de distribución geográficos de las especies (i.e. dónde éstas ocurren) constituye un clásico e importante desafío para la Ecología (Brown

et al. 1996, Gaston 2003). La misma ha figurado por largo tiempo en las agendas de investigación, pero es a raíz del cambio global, y la correspondiente necesidad de predecir las modificaciones que este pudiera provocar en los rangos, que ha empezado a recibir mayor atención. Estas líneas de trabajo tienen aplicación inmediata tanto en la determinación del destino de una especie amenazada como en la estimación del curso actual y futuro de una invasión biológica.

En el seguimiento y comprensión de los patrones de distribución de las especies se han destacado en el último período un conjunto de técnicas de diversa índole que suelen identificarse en la literatura como de "modelado de distribución de especies" (SDM, del inglés *Species Distribution Modeling*). Estos métodos extrapolan información relativa a la distribución de las especies en el espacio y en el tiempo, basándose comúnmente en un modelo estadístico (Franklin 2009). Lo realmente valioso de estas herramientas es que, cumplidas ciertas condiciones de ajuste, nos permiten profundizar nuestro conocimiento de las preferencias de hábitat de las especies e incluso realizar predicciones espaciales (i.e. señalar dónde esperamos encontrar a la especie, dadas ciertas condiciones y con la información con la que se cuenta) (Franklin 1995).

En el marco de este trabajo, y con el objetivo puesto en realizar aportes para la consolidación de estrategias de manejo para la invasión que protagoniza *G. triacanthos*, se entendió que esta clase de recursos metodológicos podrían aportar elementos en torno a dos cuestiones: la identificación de áreas en las que i) la especie esté y no haya sido detectada y ii) zonas a las que pueda dispersarse en el futuro, siendo esta última de vital importancia para la planificación y priorización de sectores a ser monitoreados (Ward 2007).

De esta manera, el objetivo general del trabajo fue contribuir con lineamientos al diseño de estrategias de manejo para la especie invasora *Gleditsia triacanthos* a partir de la generación de información espacial.

Asimismo, los objetivos específicos fueron los siguientes:

- Elaborar un modelo que estime la distribución potencial de *Gleditsia triacanthos* a escala nacional e identificar cuáles son los principales factores que se encuentran determinando dicha distribución a esa escala.
- Elaborar un modelo que estime la distribución potencial de *Gleditsia triacanthos* en la cuenca del Parque Nacional "Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay" e identificar cuáles son los principales factores que se encuentran determinando dicha distribución a esta escala.
- Analizar los patrones de distribución de *Gleditsia triacanthos* en las diferentes escalas de trabajo.

Las preguntas a responder son las siguientes:

¿Qué factores se encuentran determinando la distribución de *Gleditsia triacanthos* en el territorio uruguayo? ¿Dónde se encuentran las principales zonas a ser impactadas si continúa consolidándose la invasión de esta especie?

¿Cuáles son los principales factores que se encuentran favoreciendo el proceso de invasión de *Gleditsia triacanthos* en la cuenca que ocupa el Parque Nacional "Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay"? ¿Son los mismos que determinan su distribución a escala nacional? En base a esto ¿en qué zonas deberían priorizarse las acciones de manejo para frenar el proceso de invasión dentro del Parque?

Metodología

Áreas de estudio

El presente trabajo se ha realizado en dos áreas según dos escalas espaciales: la República Oriental del Uruguay en toda su extensión y la cuenca asociada al sistema fluvial que drena los humedales que conforman el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay.

La República Oriental del Uruguay está ubicada entre los paralelos 30° y 35° de latitud Sur y los meridianos 53° y 58° de longitud Oeste. Posee una superficie terrestre de 176.215 km², islas y aguas jurisdiccionales que ocupan 633 km² además de las aguas jurisdiccionales de la Laguna Merín, Río de la Plata y mar territorial que alcanzan a 125.057 km². Limita al Norte y Este con la República Federativa del Brasil y al Oeste con la República Argentina. (Achkar *et al.* 2011)

La temperatura media global en el Uruguay es de 17.5 °C. Las temperaturas diarias decrecen de noroeste a sudeste y las amplitudes térmicas se ven incrementadas conforme nos alejamos de la costa. Las precipitaciones decrecen de noreste a sudoeste, presentan una media anual acumulada de 1.300 milímetros con una isoyeta máxima de 1.600 (departamento de Rivera) y una mínima de 1.100 (en la costa del Rio de la Plata) (DINAME, 2011).

A pesar de que en términos biogeográficos, la totalidad del territorio uruguayo se ubicaba tradicionalmente dentro del distrito Uruguayense (correspondiente a la provincia Pampeana), el cual se extiende hacia el oeste en la provincia argentina de Entre Ríos y hacia el este en el estado de Río Grande del Sur, en Brasil (Cabrera & Willink 1973), recientes aportes (Morrone 2001, Grela 2004, Brazeiro *et al.* 2007) sugieren la existencia de una mayor diversidad ecorregional determinada por la influencia de las provincias Paranaense y Chaqueña. Amén de lo anterior, la región puede caracterizarse como una matriz de pastizales subtropicales (ocupan el 70 %

de la superficie del territorio continental) aunque fuertemente modificada por actividades agro-forestales y en mayor extensión territorial por actividades ganaderas. Además, Uruguay cuenta con varios tipos de bosque (galería, serrano, quebrada y costeros) y bosque parque (palmares, espinillares y algarrobales) que cubren aproximadamente un 4,2 % del territorio (DINAMA 2010).

La cuenca de los Esteros de Farrapos se ubica en el departamento de Río Negro (Figura 1), en el litoral oeste de Uruguay, y ocupa una superficie de 44.635 ha y alberga los principales suelos agrícolas del país. Se ha puesto en evidencia un incremento (en ritmo y magnitud) de la presión de origen antrópico a la que los ambientes de la región están sometidos fruto de un nuevo escenario agrícola que tiene como paradigmas de negocio el monocultivo y la forestación con especies exóticas (Díaz & Achkar 2010). Reseñan que el 46 % de la superficie que drena a los Esteros de Farrapos se encuentra ocupada por cultivos y un 14 % por forestación con especies no nativas. Sin embargo, y a pesar de presentar grados elevados de antropización, aún queda un remanente de monte nativo, 6.000 hectáreas de la superficie de la cuenca (13,4 %)

Por otra parte, dentro de esta cuenca se localiza el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay, con una superficie de 6.327 hectáreas, comprende principalmente bañados costeros del Río Uruguay, de baja presencia en el resto de nuestro territorio, a causa de poseer monte nativo de galería de características particulares y constituir el hábitat de especies de fauna y flora autóctonas. Asimismo, esta zona fue declarada en el año 2004 sitio Ramsar en el marco del Convenio para la Protección de los Humedales de Importancia Internacional. Sin embargo, el área del Parque se encuentra hoy en día invadida por varias especies introducidas que incluyen, entre otras, a *Ligustrum lucidum* (ligustro), *Morus alba* (morera) y *Gleditsia triacanthos* (acacia negra) (Martino 2006).

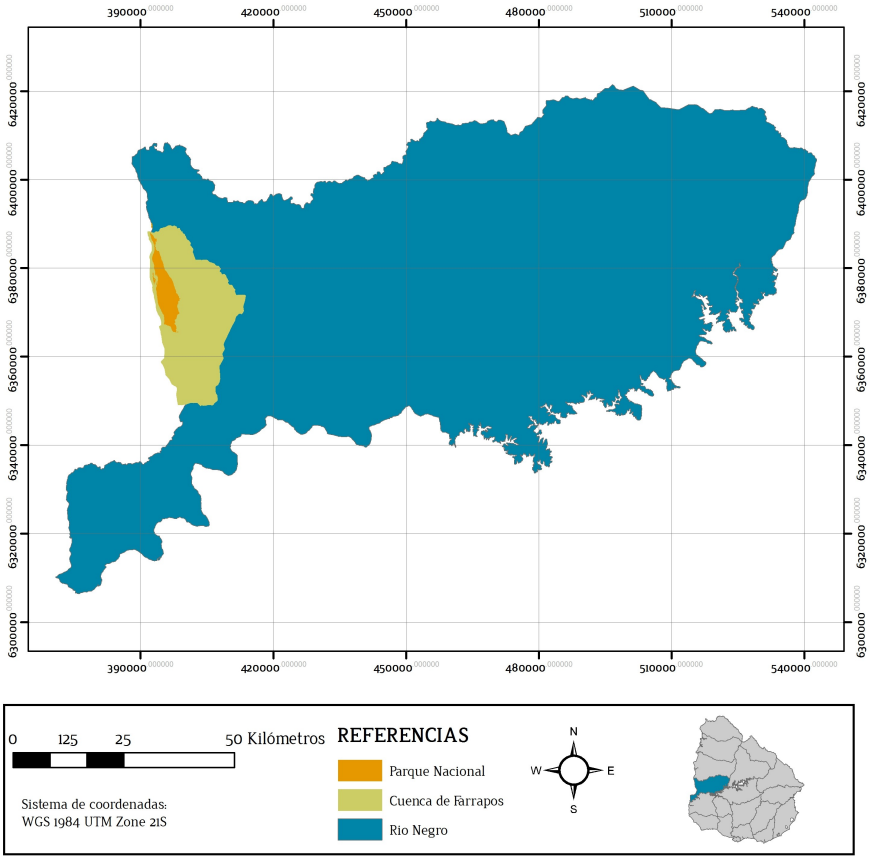

Figura 1: Ubicación de la cuenca de los Esteros de Farrapos y el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay.

Bases de datos

Registros de la especie

Los registros de *Gleditsia triacanthos* se obtuvieron de dos fuentes. Por un lado, la base de datos de Invasiones Biológicas para Uruguay (InBUy) y, por otro, de la realización de salidas de campo, desarrolladas entre los años 2011 y 2012 por integrantes del Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio (Facultad de Ciencias, Udelar), en que se registraba y georreferenciaba su presencia. En total se reunieron 447 registros en 14 de los 19 departamentos del país, siendo Artigas, Rivera, Cerro Largo, Lavalleja y Maldonado los departamentos en los cuales no se contó con registros al momento de realizar este trabajo (Figura 2).

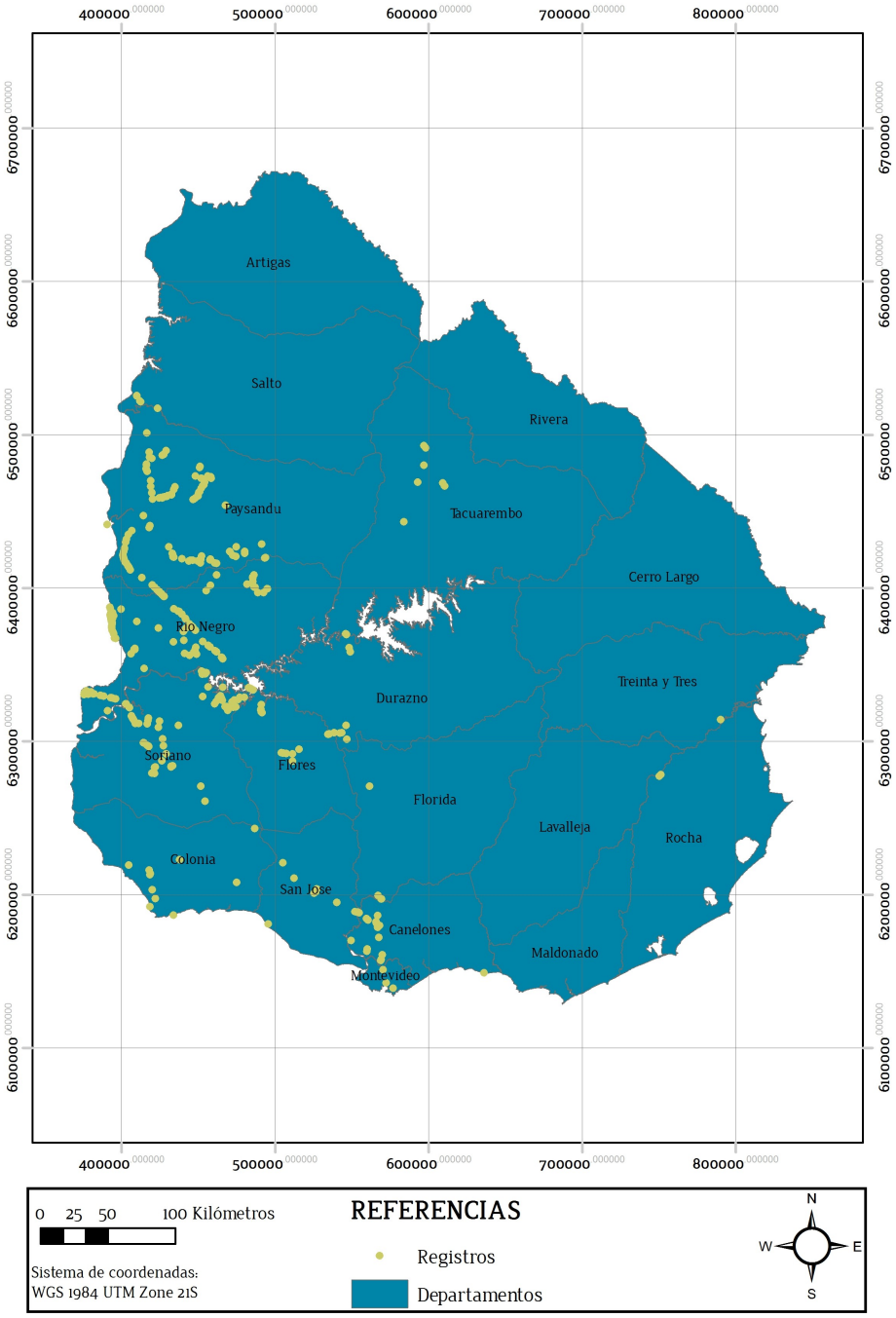

Figura 2: Ubicación de los registros que componen la base de presencias de *Gleditsia triacanthos* utilizada en la modelación.

Información ambiental

Para estimar la distribución potencial de la especie se utilizaron 59 variables ambientales referidas a 4 conjuntos de factores: 19 de ellas de carácter climático, 27 edáficas y del paisaje, 12 biológicas y 1 espacial (ver lista en el Anexo I). La resolución espacial a la que se trabajó fue de 1 kilómetro.

Las 19 variables bioclimáticas fueron elaboradas en formato vectorial a partir de datos proporcionados por la Dirección Nacional de Meteorología y respetando las pautas de elaboración disponibles en el sitio de la base de datos Worldclim (http://www.worldclim.org/bioclim). Resultan fundamentalmente de diversas combinaciones y transformaciones de información climática elemental interpolada a partir de lo que registran la estaciones meteorológicas para Uruguay en los últimos 30 años. Posteriormente cada variable fue transformada a formato ráster con una resolución de 1 km x 1 km.

Las variables edafológicas y biológicas se obtuvieron a partir de la cartografía de suelos CONEAT (MGAP 1979). Se generaron coberturas en formato ráster, a partir de las capas vectoriales elaboradas para estas variables en el marco del Proyecto "Bases para la ecorregionalización del Uruguay" (Panario *et al.* 2011). Estas coberturas representaron la superficie ocupada por cada variable en celdas de 1 km x 1 km de resolución. La variable distancia al curso fluvial más próximo se generó a partir de la cobertura de hidrografía del MTOP, donde para cada celda se calculó la distancia del centroide al curso más cercano. Se trabajó, de esta manera, exclusivamente con variables continuas.

Cabe destacar que para el caso del modelo a escala nacional se utilizó la totalidad de las variables mientras que para el modelo a escala de cuenca no se consideraron las de carácter climático.

Modelación

La aproximación metodológica adoptada en este trabajo consistió en la elaboración de modelos de envoltura climática (del inglés, *climate envelope models*) mediante el uso de la versión 3.3.3 del programa *Maxent*. A través de un algoritmo (Dudik *et al.* 2004), el programa estima la distribución de probabilidades que maximiza la entropía (de ahí su nombre) dadas ciertas restricciones que representan la información disponible sobre el fenómeno en estudio. Así, *Maxent* modela la distribución geográfica potencial de las especies utilizando como datos sólo los sitios de presencia y la información ambiental asociada a ellos. Entre ésta y los registros de la especie se establecen distintos tipos de relaciones buscando modelar la distribución de mayor entropía.

Maxent, su criterio orientador y técnica asociada, presentada por investigadores de la Universidad de Princeton en el año 2004 (Phillips *et al.* 2006), han sido considerados robustos al ser estudiados en comparación a otras metodologías de estimación de la distribución potencial (Elith *et al.* 2006). Más aún, éste cuenta con ciertas ventajas que ameritan su uso a pesar de ser discutida su utilización para estimar la distribución de especies invasoras (Peterson 2003): i) sólo requiere de datos de presencia, ii) utiliza predictores de naturaleza continua y categórica y iii) el resultado (*output)* del modelo es continuo, lo que permite que pueda ser categorizado mediante la aplicación de un umbral (*threshold*) determinado con el fin de realizar una predicción espacial.

El programa se utilizó modificando algunas características que aplica por defecto. Se realizaron quince corridas que luego se promediaron, se fijó el máximo de iteraciones en 5.000, y un 25 % de los registros se asignaron aleatoriamente al conjunto de *prueba*, con el restante 75 % constituyendo el conjunto de *entrenamiento* del modelo (*Young et al.* 2011). Esta separación se realiza con el objetivo de contar con un grupo cuasi-independiente de datos que permita comprobar la capacidad predictiva del modelo. La opción “eliminar registros de presencia duplicados”, que implica contar con un registro por cuadrícula, se

escogió para disminuir los efectos de la concentración en el esfuerzo de muestreo (Pawar *et al.* 2007). Por defecto, *Maxent* intenta establecer relaciones lineales, cuadráticas y de producto entre las variables ambientales y los registros de presencia. En este trabajo se utilizó la técnica '*jackknife*' para valorar la contribución de cada una de las variables a la distribución final y el formato de salida logístico para representar las probabilidades de presencia de la invasora en relación a las restricciones que impone el ambiente (Pearson 2009).

Como ya se ha señalado, la salida de los modelos realizados en Maxent es continua. Con el objetivo de contar con predicciones espaciales de ausencia-presencia de *Gleditsia* (insumos fundamentales en vista de los objetivos de manejo), se discretizó la información aplicando una regla de asignación umbral que convierte el mapa de probabilidades resultante del modelo en un mapa binario. Dado que las reglas de asignación de umbral han sido criticadas por "arbitrarias" en este trabajo se optó por representar los extremos (Liu et al. 2005). Es decir aproximaciones conservadoras y liberales a la realidad que el modelo es capaz de construir con la información que le introducimos. De esta manera, se utilizaron las reglas de asignación de umbral de "*Equal sensitivity and specificity*" (que minimiza la diferencia entre especificidad y sensibilidad) y "*Minimum training presence*" (que minimiza los errores de omisión) respectivamente para lograr los mapas de presencia/ausencia de la invasora.

Para cumplir con el tercer objetivo, se compararon cualitativamente los modelos y mapas de distribución potencial obtenidos superponiéndolos con la información ambiental espacial, disponible en capas de formato vectorial, generada en el marco de otros proyectos de investigación. Las capas utilizadas fueron: cobertura del suelo a escala nacional (Cal et al. 2011), clasificación de ambientes (Panario *et al.* 2011), clasificación de suelos y geoformas (MGAP 1979) y clasificación de usos del suelo para la cuenca de Farrapos (Vida Silvestre, 2008). A partir de esta comparación se determinaron para cada tipo de información los porcentajes de superficie con probabilidad de presencia. Esto permitió analizar las principales características biofísicas que facilitan el proceso de invasión de esta especie.

Por otro lado, y para organizar la elaboración de pautas de manejo, se optó por superponer los modelos a nivel nacional con las ecorregiones definidas para el país (Brazeiro *et al.* 2012). El enfoque de las ecorregiones es una herramienta de gestión ambiental que tiene como fin la protección de la diversidad biológica en un marco de sustentabilidad que integre actividades productivas con esfuerzos destinados a la conservación de los recursos naturales (Dinerstein *et al.* 2000).

Resultados

Modelo de *Gleditsia triacanthos* a escala nacional.

La totalidad de los modelos presentaron un excelente ajuste en términos estadísticos. El criterio seguido para realizar esta afirmación fue el del "área debajo de la(s) curva(s)" (AUC, del inglés "*Area under the curve*") de respuesta en donde se representa el cambio en la probabilidad de presencia en respuesta a variaciones en la magnitud de las variables ambientales consideradas. En todos los casos el AUC superó el valor de 0,75, con un promedio de 0,919, coherente con un ajuste robusto y una sólida capacidad predictiva (Swets 1988). La probabilidad estimada de presencia fue clasificada en zonas de probabilidad *muy baja*, *baja*, *media* y *alta* (Figura 3).

Los modelos permitieron identificar dos grandes áreas potenciales disyuntas en el litoral oeste del país y en la zona metropolitana, así como algunos centros aislados de gran probabilidad de presencia (al noreste, en torno a Tacuarembó y en los márgenes del Río Cebollatí). Las variables que más aportaron a la explicación del modelo incluyeron: la precipitación del verano, la precipitación de la primavera, la superficie de suelos con drenaje rápido, la temperatura mínima del mes más frío y la superficie de suelos con drenaje moderado (Tabla 1).

Tabla 1: Variables que más aportaron a la explicación del modelo de distribución de *Gleditsia triacanthos* a escala nacional y el porcentaje de su contribución.

Variable	% aporte al modelo
Bio 17 (precipitación del verano)	26,6
Bio 16 (precipitación de la primavera)	17,1
Superficie de suelos con drenaje rápido	12,5

Bio 6 (temperatura mínima del mes más frío)	5,9
Superficie de suelos con drenaje moderado	4,1

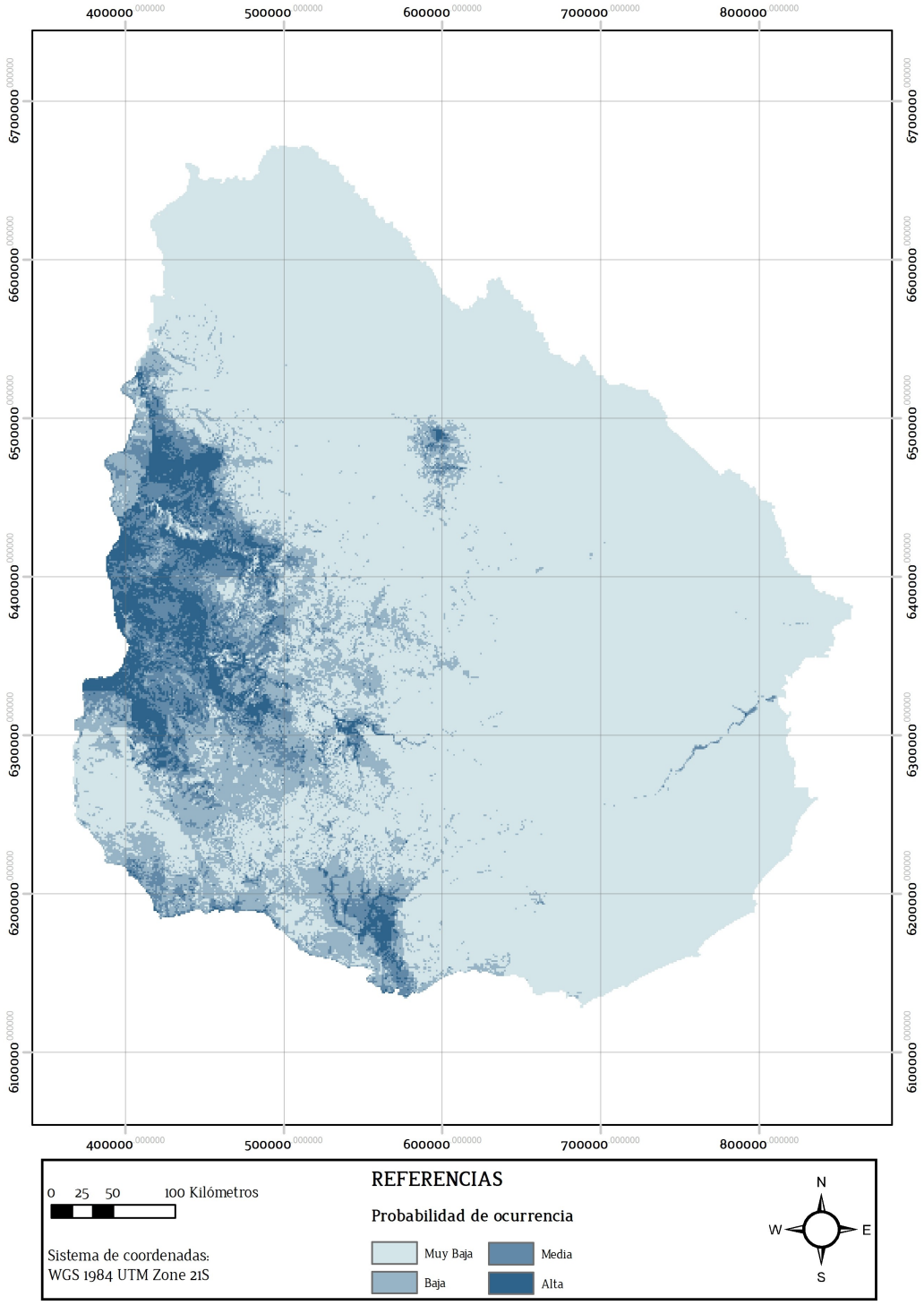

Figura 3: Modelo de distribución potencial de *Gleditsia triacanthos* en Uruguay en función de los rangos de probabilidad de presencia.

Como resultado de la aplicación de umbrales que difieren en el grado de probabilidad exigido a la hora de determinar la presencia, mientras que en un escenario conservador las áreas aptas para el establecimiento y presencia de la especie cubrirían 1.442.200 hectáreas (8 % del territorio nacional), por el contrario, en un escenario liberal cubrirían una superficie de 5.553.100 hectáreas, lo que representa el 32 % (Figura 4), no se puede olvidar, por ejemplo, que los bosques nativos ocupan cerca del 4 %.

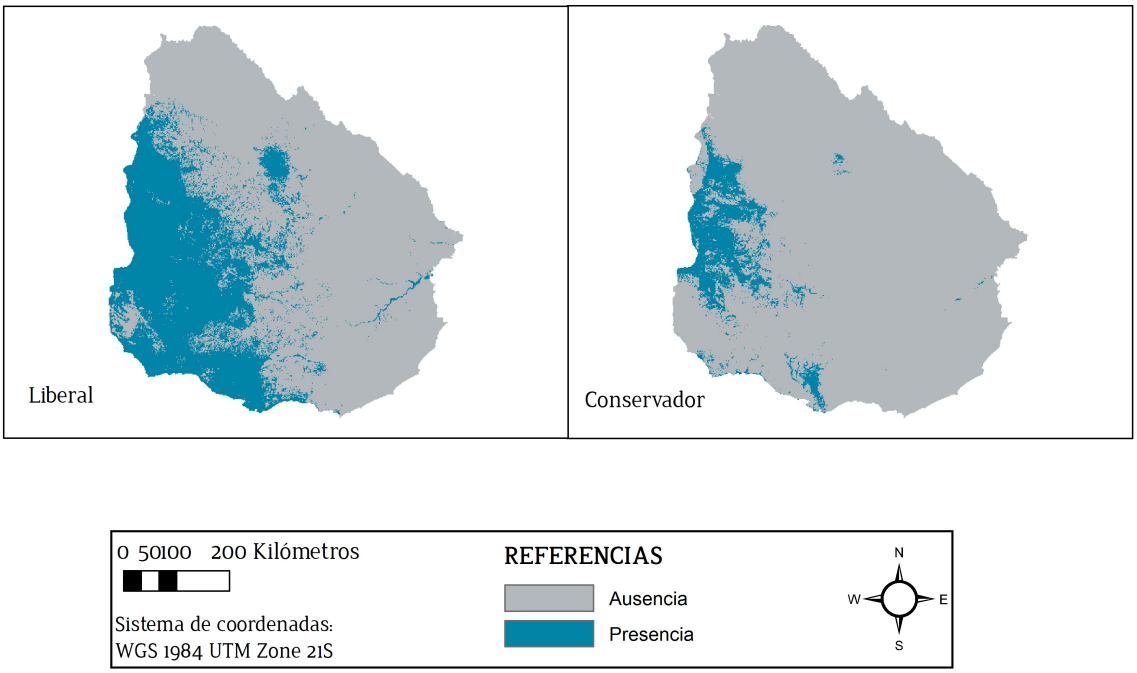

Figura 4: Mapa de distribución potencial de *Gleditsia triacanthos* a escala nacional en función de la definición del umbral liberal o conservador.

Al superponer estos mapas con distintas capas ambientales de interés pudo desprenderse que la presencia potencial de la especie se asocia a suelos con buen drenaje, fertilidades medias a altas y mayoritariamente ubicados sobre la zona

litoral del país. La ausencia parece vincularse con suelos de baja fertilidad y con relieve de colinas y lomadas.

Asimismo, se puede señalar que la *G. triacanthos* tiene probabilidad de presencia en dos tercios del total de la superficie de monte nativo de galería del país, y casi la totalidad del monte parque. Potencialmente también podría encontrarse en una importante superficie de pastizales naturales.

Relativo a la superposición de los modelos de distribución con las ecorregiones definidas por Brazeiro *et al.* (2012) se puede señalar que para 4 de las 7 ecorregiones definidas para nuestro país (Cuencas sedimentarias del Oeste y Gondwánica, Escudo Cristalino y Graven del Santa Lucía) se registraron áreas con focos extendidos de alta probabilidad de presencia para *G. triacanthos*. Asimismo, en la ecorregión denominada Graven de la Laguna Merín el modelo asignó una alta probabilidad de presencia de la especie en los márgenes del Río Cebollatí. Las ecorregiones relativamente que no serían afectadas resultaron ser las de la Cuesta Basáltica y las Sierras del Este (Figura 5).

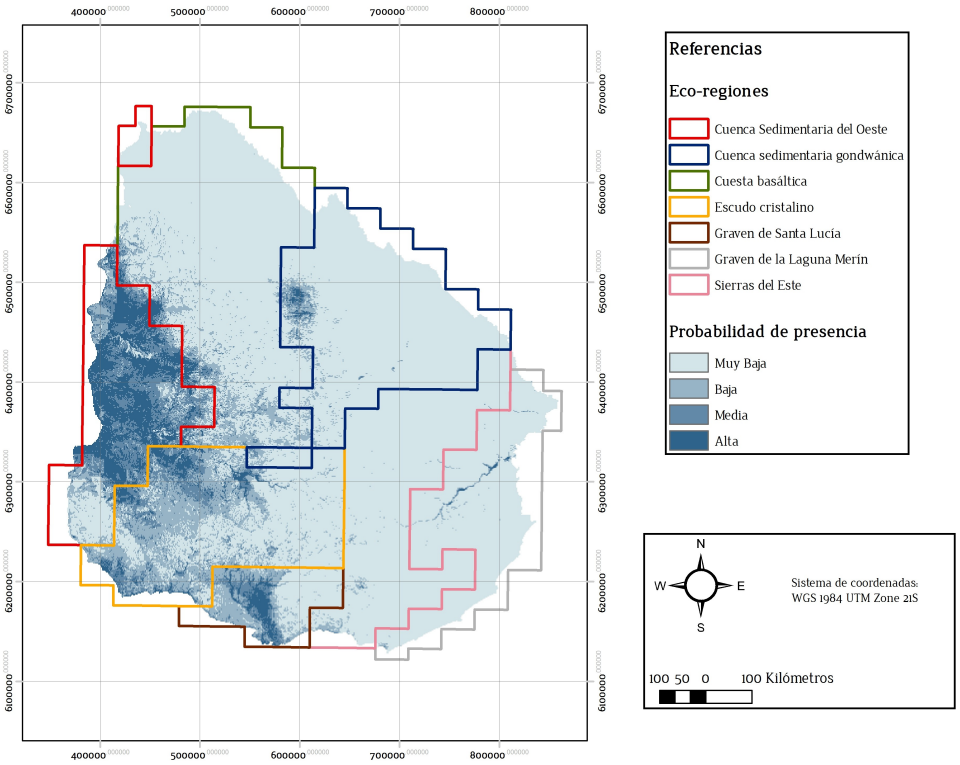

Figura 5: Superposición del mapa de distribución de *Gleditsia triacanthos* a escala nacional con las ecoregiones definidas por Brazeiro *et al* (2012).

Modelo de *Gleditsia triacanthos* a escala de la cuenca de Farrapos.

Al igual que en los resultados obtenidos para el territorio nacional, los modelos realizados para la cuenca de los Esteros de Farrapos presentaron un muy buen ajuste en términos estadísticos. El promedio del valor de AUC para las 15 corridas del programa fue de 0,837. La probabilidad estimada de presencia fue clasificada en zonas de probabilidad *muy baja*, *baja*, *media* y *alta* (Figura 6).

El patrón de distribución reflejado por los modelos parece estar consolidado para la zona del área protegida y sitio RAMSAR, y es fragmentado para el resto de la cuenca. Las variables que más aportan a la explicación del modelo incluyeron: la superficie de bosque fluvial con parque y bañado asociado, la superficie de suelo con drenaje moderado, la superficie de pradera arbolada, la superficie de suelo con fertilidad muy alta y la superficie de pradera (Tabla 2).

Tabla 2: Variables que más aportaron a la explicación del modelo de distribución de *Gleditsia triacanthos* en la cuenca de los Esteros de Farrapos y el porcentaje de su contribución.

Variable	% aporte al modelo
Superficie de bosque fluvial con parque y bañado asociado	31,7
Superficie de suelos con drenaje moderado	17,5
Superficie de pradera arbolada	15,8
Superficie de suelos con fertilidad muy alta	7,8
Superficie de pradera	5,1

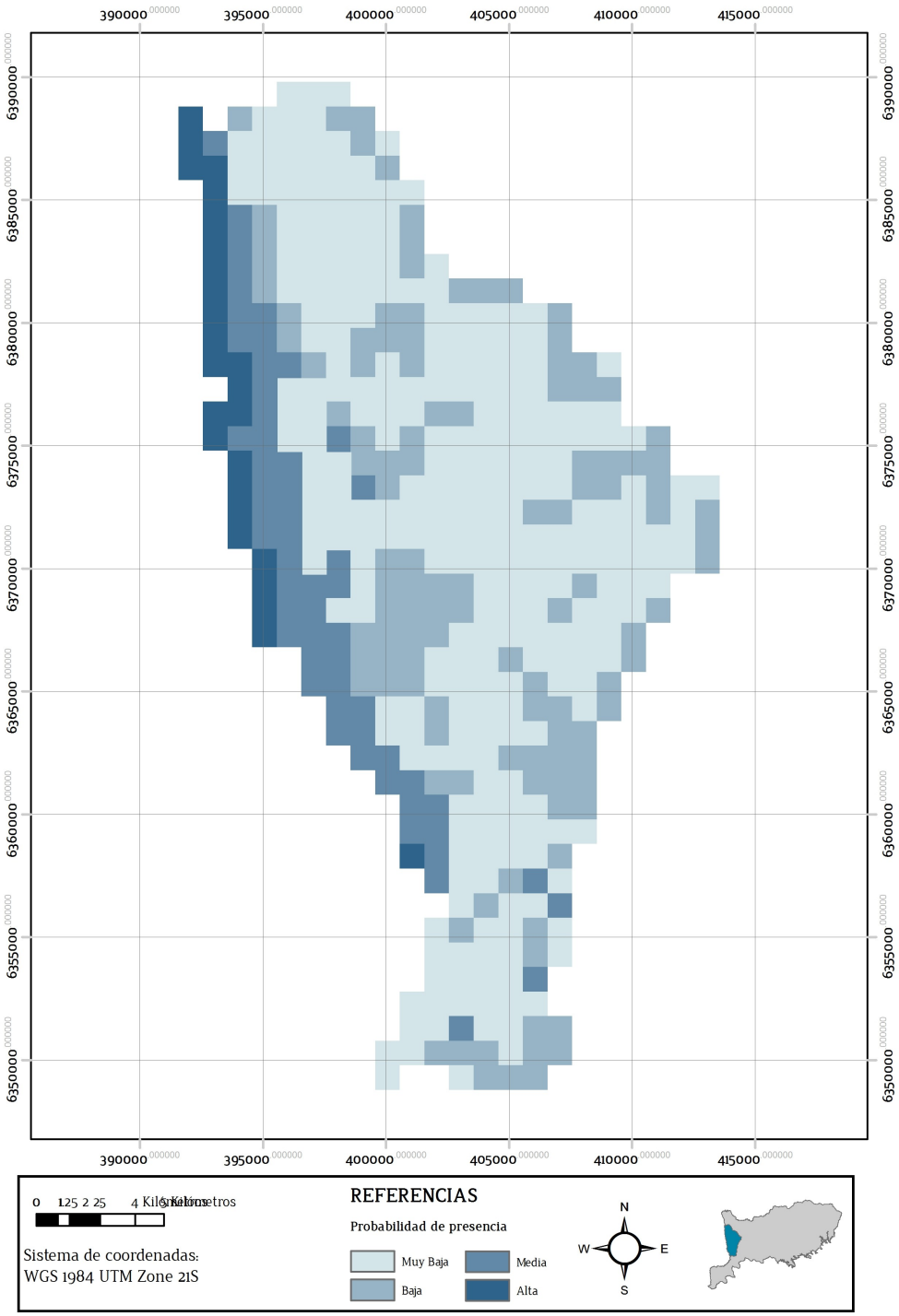

Figura 6: Modelo de distribución potencial de *Gleditsia triacanthos* para la cuenca de los Esteros de Farrapos en función de los rangos de probabilidad de presencia.

A esta escala, y cuando se aplicaron los mismos umbrales presentados anteriormente, un escenario conservador implicaría una superficie apta de ser invadida de unas 9.700 hectáreas y el escenario liberal nos dice que serían potencialmente invadidas unas 17.600 hectáreas. Este resultado implica que la cuenca podría tener hasta un 39 % de su superficie ocupada por ambientes favorables a la especie invasora (Figura 7).

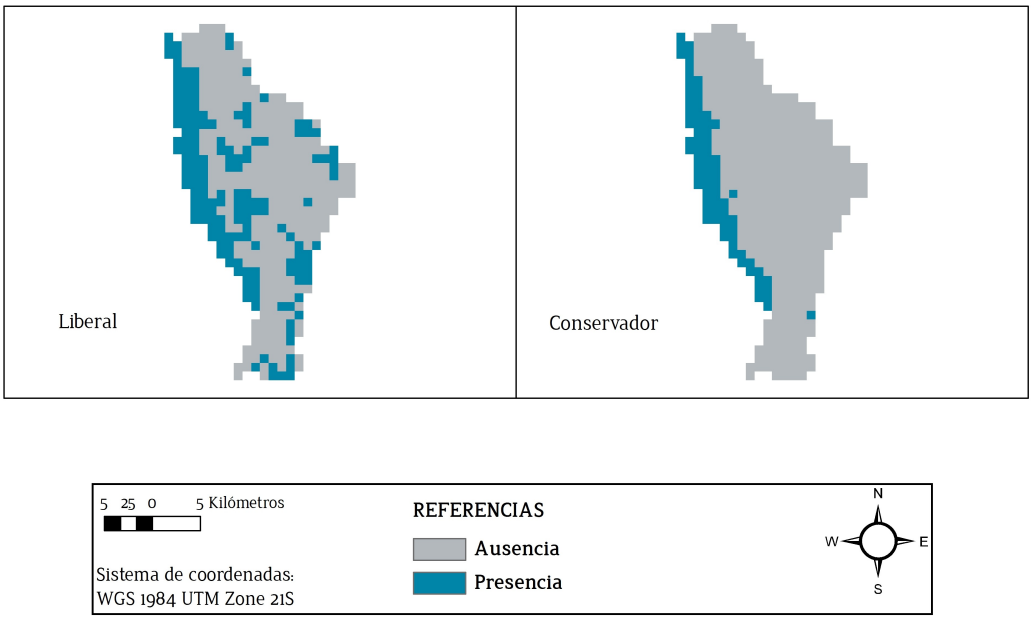

Figura 7: Mapa de distribución potencial de *Gleditsia triacanthos* para la cuenca de Farrapos en función de la definición del umbral liberal o conservador.

La presencia de *G. triacanthos* se asocia a nivel de la cuenca a suelos profundos y de alta fertilidad. El relieve es predominantemente de planicie y existen diversas zonas que se inundan de manera intermitente. Por otro lado, *G. triacanthos* tiene presencia potencial en una proporción mayoritaria de los bosques de la cuenca y en la totalidad de los bosques dentro del Parque Nacional. Se asocia también a formaciones vegetales de bañado y parque siendo menos común la presencia en zonas de pradera.

Discusión

Este trabajo constituye uno de los primeros antecedentes nacionales de utilización de herramientas de modelación de distribución con el objetivo de generar insumos para el manejo de invasiones biológicas protagonizadas por especies exóticas. Con ese fin general, se elaboraron modelos y mapas de distribución potencial de *Gleditsia triacanthos*, a escala de país y de la cuenca que alberga un área protegida que presenta una vulnerabilidad considerable respecto de la problemática tratada. Los modelos realizados a la escala país evidenciaron una fuerte dependencia de la probabilidad de presencia de la especie con las variables de carácter bioclimático. De 17 variables consideradas que resultaron explicar el 90 % de la variabilidad observada, 12 fueron de estas características.

La importancia del factor climático sobre la distribución de las especies ha sido registrado (Gaston 2000), y los modelos realizados en este trabajo no hacen sino reafirmarla, alertándonos respecto a la influencia que puede tener un proceso de cambio climático sobre los fenómenos aquí abordados (Hellmann *et al.* 2008). Más aún, podría afirmarse que el grado de control que el clima ejerce sobre la distribución de las especies vegetales es una constante en la bibliografía (e.g. Woodward 1987). Los modelos generados han destacado a las precipitaciones del verano y de la primavera como las variables explicativas más importantes, hecho que podría encontrar explicación en que este período corresponde a la época de brote de la especie, en los que el balance de agua y nutrientes es de fundamental importancia (Trossero *et al.* 2005). Asimismo, este es el período del año en el que el sistema presenta su mayor déficit hídrico.

Otra cuestión que merece mención es la importancia de la temperatura mínima del mes más frío para la probabilidad de presencia de la especie. A pesar de que en este modelo su aporte fue relativamente pequeño, la temperatura mínima puede constituirse en una importante limitante por estar relacionada a eventos térmicos extremos que implican un stress muy intenso afectando la sobrevivencia de los individuos de la población (Fagg 1992, Kriticos *et al.* 2003).

Entre las variables que componen el factor edáfico, el drenaje de moderado a rápido se destaca como determinante a la hora de conformar un ambiente apto para el establecimiento de esta especie a escala nacional. La falta de un buen drenaje provoca asfixia radical y favorece la aparición de determinadas enfermedades, lo que podría limitar las posibilidades de un desarrollo adecuado de las especies vegetales. Asimismo, el drenaje determina la disponibilidad de oxígeno y dióxido de carbono y está, en consecuencia, estrechamente vinculado a las posibilidades de un crecimiento radicular adecuado (Gilman *et al*. 1987).

Por otra parte, el modelo asignó a la fertilidad de los suelos en donde la especie se desarrolla un papel relevante en la determinación de la probabilidad de presencia. Este resultado es congruente con lo ya conocido en la literatura respecto a esta especie y sus congéneres, en el sentido de ver facilitado su establecimiento, brote, crecimiento y dispersión en ambientes con suelos profundos, fértiles y de buen drenaje (Heiser 1985, Blair 1990, Schnabel *et al*. 1998,). Precisamente, esta última característica, ve confirmada su gran relevancia en la medida en que es la única variable que se repite en las dos escalas de trabajo. La superficie de suelos con drenaje moderado se ubicó segunda en la lista de las determinantes ambientales de la presencia explicando el 17,5 % de la variabilidad observada.

Con respecto al factor biológico, los modelos realizados a la escala de la cuenca de Farrapos incluyeron a la superficie de bosque fluvial con parque y bañado asociado, de pradera arbolada, y la de pradera como variables explicativas de importancia. Como ha sido mencionado con anterioridad, *G. triacanthos* ha sido reconocida por su capacidad de invadir ambientes de bosque en el contexto de planicies de inundación (Csurhes & Kriticos 1994, Cozzo 1994, Leggieri 2010), sustituyendo al monte nativo de galería e invadiendo, aunque con decreciente efectividad, el bosque parque y la pradera contiguos. La importancia de las variables de asociación vegetal es coherente con lo esperado para la escala a la que se trabajó y refiere a los ambientes de preferencia de la especie a la hora de invadir. Esto constituye una señal de alarma importante si se tiene en cuenta que el modelo

indicó además, como zonas aptas para la presencia de la especie, a más de un 50 % de la superficie total de los bosques en la cuenca de Farrapos y más del 70 % de la superficie de bosques nativos en el sitio RAMSAR que engloba al Parque Nacional.

Al considerar el modelo a escala de cuenca (local), el drenaje reaparece entre las factores que mayormente explican la distribución de esta especie. Si bien lo obtenido es coherente incluso con observaciones realizadas en el campo (i.e. la especie no logra desarrollarse en suelos que, como los asociados a humedales permanentes, no son bien drenados), una comprensión más profunda de la relación de esta variable con las posibilidades de desarrollo de poblaciones exitosas de *G. triacanthos* excede las posibilidades de la herramienta utilizada. Los modelos constituyen una aproximación de naturaleza exploratoria que deben ser complementados con abordajes de tipo experimental cuando lo que se pretende es ahondar en aspectos mecanísticos de las invasiones biológicas.

Ciertamente, la aplicación de herramientas de modelación de nicho para especies exóticas ha sido discutida y valorada de maneras distintas por una variedad de trabajos (Peterson & Vieglais 2001, Jeschke & Strayer 2008, Roura – Pascual *et al.* 2009). De la diversidad de cuestiones vertida en los mismos, y poniendo énfasis en el programa que se ha utilizado en esta investigación, se entiende necesario resaltar dos: i) las asunciones de los modelos de nicho y ii) la elección de un umbral que pueda determinar una sub o una sobrepredicción espacial.

La modelación de nicho asume i) equilibrio de las especies con el ambiente, ii) la intercambiabilidad de las poblaciones y iii) la inexistencia de sesgos en el muestreo de presencias/ausencias (Wiens *et al.* 2009). Las especies raras e invasoras tienden a no cumplir estos postulados, implicando para las segundas que las localidades en las que se detecta pueden ser favorables pero sub-óptimas, que las ausencias reflejen limitaciones en la dispersión más que en las dimensiones del nicho, y que esas mismas dimensiones hayan cambiado en el proceso de invasión (Broenimann *et al.* 2007).

No obstante, las afirmaciones anteriores han sido discutidas apoyándose en el hecho de que la modelación de nicho que utiliza sólo datos de presencia nos informa acerca del nicho fundamental y no el realizado de las especies (Guisan & Zimmerman 2000, Anderson *et al.* 2003, Phillips *et al.* 2006). Esta información es la más adecuada para los tomadores de decisiones, ya que lo que se busca es conocer algo aproximado a la máxima distribución potencial de las especies (Ward 2007).

La elección de un umbral que permita obtener una predicción espacial de presencia/ausencia constituye el paso final de la modelación de distribución de las especies y resulta imprescindible para la estimación de su rango de distribución. Esto resalta la importancia de contar con una predicción que goce de la mayor precisión posible. Sin embargo, es igual de importante tener en cuenta que existen situaciones en las que otras consideraciones deben ser incluidas. Justamente, el caso de las especies invasoras puede ser uno en el que las estrategias de análisis de la información que los modelos generan pueden ser desarrolladas adoptando un abordaje menos restrictivo (Liu *et al.* 2005).

En definitiva, los cuestionamientos existen pero esto no ha impedido la utilización de estas herramientas con buenos resultados en escenarios en los que se impone la necesidad de evaluar el riesgo asociado a un proceso de invasión en vías de consolidación. De hecho, Jiménez-Valverde *et al.* (2011) se refieren a la cuestión afirmando que "las predicciones de la distribución potencial de especies invasoras deberían ser consideradas como mapas de riesgo, en los que la sobre-predicción es una propiedad deseable que refleja la verdadera naturaleza de las mismas".

Los modelos como insumos para la generación de pautas de manejo

El hecho de haber obtenido buenos modelos permite la utilización de sus principales resultados, en el establecimiento de algunas líneas de trabajo a futuro en términos de estrategias de manejo de la invasión protagonizada por *G. triacanthos*. No obstante, el uso de la información generada en este trabajo como insumo para la elaboración de pautas de manejo exige ante todo de una validación en campo de los resultados obtenidos.

Los resultados de la superposición con las ecorregiones de la Cuenca Basáltica y las Sierras del Este son congruentes con lo aportado por los modelos aquí presentados, ya que los ambientes de preferencia de la especie eran de suelos profundos y relieve plano y levemente ondulado. Sin embargo, si uno tiene en cuenta que existen pequeñas zonas de baja probabilidad de presencia en estas ecorregiones, y la posibilidad mencionada de que exista una sub-estimación, parece adecuado que la estrategia de manejo se centre en aspectos informativos respecto a las invasiones biológicas en general y a las leñosas exóticas más agresivas en particular. Esfuerzos de esta naturaleza, organizados en torno a programas de educación ambiental, que promuevan el conocimiento público de la flora nativa (y por contraposición de la exótica) y regulen y/o mitiguen disturbios de diversa índole que puedan generar espacios para la invasión parecen ser suficientes en la medida en que no se genere nueva evidencia de la existencia de una situación más preocupante (Simberloff 2003).

La cuenca sedimentaria Gondwánica presenta un foco de alta probabilidad de presencia en cuyo epicentro está la planta urbana de Tacuarembó, y que sugiere la necesidad de emprender medidas de control que impidan el avance de la invasión desde los sitios más perturbados hacia áreas naturales (Búrmida 2011). Este control no debería ir en desmedro de las propuestas de carácter preventivo ya mencionadas para otras ecorregiones, sino complementarlo, sumándose a un programa de investigación que profundice en la posible relación entre disturbios

antropogénicos y consolidación de procesos de invasión biológica en nuestro país.

Por último, las ecorregiones del Escudo Cristalino, el Graven del Santa Lucía y la Cuenca Sedimentaria del Oeste constituyen las áreas más afectadas por esta invasión de todo el territorio nacional. El control aquí resulta prioritario, y debería combinar al menos dos tipos de esfuerzos: unos orientados a limitar la dispersión de la especie a sitios en los que la validación del modelo no sea exitosa (i.e. donde se espere la presencia pero la especie no esté) y otros a combatir los focos existentes en base a una clasificación necesaria de riesgo para la biodiversidad asociada.

Los centros poblados de Salto, Young, Paysandú, Fray Bentos y Mercedes en el litoral, Durazno, Trinidad, Colonia del Sacramento en el cristalino y San José de Mayo, Canelones y Montevideo en el Graven del Santa Lucía, se encuentran rodeados de grandes extensiones de territorio a las que el modelo asignó altas probabilidades de presencia de la especie.

Precisamente en una de esas grandes extensiones se encuentra el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay y su cuenca. Los modelos generados en el contexto de este trabajo ven limitada su utilidad por la relativamente pobre resolución de la información con la que se produjeron. Sin embargo, permiten ratificar algunos conceptos generados en la experiencia de trabajo en el área protegida en el sentido de la amenaza que implica la invasión de la *G. triacanthos* para la conservación de la diversidad biológica que allí se encuentra.

A la escala a la que se pudo procesar la información ambiental e incluso teniendo en consideración un escenario de presencia conservador, la casi totalidad del área protegida es apta para el establecimiento de la especie estudiada. Esto debería tener como consecuencia una vigorización del estudio e implementación de programas de control, así como de líneas de investigación experimentales que colmen los vacíos de información que la herramienta de modelación no está en condiciones de cubrir. Esto es especialmente importante si se pone atención a dos

cuestiones; a saber, que el modelo podría estar sub-estimando las áreas aptas para el desarrollo de poblaciones de *G. triacanthos* y que podrían existir otros factores, como el uso del suelo, que expliquen la variabilidad espacial del avance de la invasión en el resto de la cuenca.

Conclusiones

1. A pesar de las limitantes ya mencionadas, la aplicación de las herramientas de modelación resultó de utilidad para la generación de información sobre la distribución espacial de *Gleditsia triacanthos* a escala nacional y local.

2. Los variables de mayor importancia que determinan la distribución de *Gleditsia triacanthos* a escala de país fueron de carácter bioclimático y el drenaje. Los modelos predicen una alta probabilidad de invasión en el litoral del país que podría avanzar hacia la región noreste y sureste del mismo.

3. A escala de cuenca las principales variables explicativas refirieron a asociaciones vegetales. El drenaje del suelo fue un factor determinante a escala nacional y local, este hecho destaca la relevancia de esta variable por sobre las demás al momento de identificar nuevos sitios con probabilidad de ser invadidos.

4. En base a los principales resultados, se esbozan aquí líneas de acción estratégicas que pueden contribuir al manejo de la invasión de *Gleditsia triacanthos* en el territorio a partir de un enfoque regional.

5. Si bien la escala de cuenca hidrográfica resultó una unidad de análisis adecuada, su utilidad puede verse limitada por la resolución de la información ambiental disponible.

6. El grado de efectividad que tenga la gestión del área protegida sobre los bosques, que constituyen uno de sus principales objetos de conservación, dependerá en gran medida de las acciones que puedan implementarse para controlar el proceso de invasión.

Referencias bibliográficas

Anderson RP, Lew D, Peterson AT (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. Ecological Modelling 162: 211–232.

Achkar M, Domínguez A y Pesce F. (2011). Geografías: Atlas del Mundo, América y Uruguay. Editorial Contexto. Montevideo, Uruguay. 111 pp.

Blair RM (1990). Gleditsia triacanthos L. Honeylocust, En: Burns RM, Honkala BH Tech Coords Silvics of North America, Vol 2 Hardwoods Agriculture Handbooks 654, Washington DC: USDA Forest Service, pp. 358 - 364.

Brazeiro A, Panario D, Soutullo A, Gutiérrez O, Segura A, Mai P (2012): Clasificación y delimitación de las eco-regiones de Uruguay. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 40 pp.

Brazeiro A, Rivas M, García-Rodríguez F, Guchin M, Martínez G, Pardo MF. (2007). Uruguay y la Convención sobre Diversidad Biológica: Avances y Desafíos Material de Divulgación Basado en el Tercer Informe Nacional de Biodiversidad presentado a la Convención sobre Diversidad Biológica . DINAMA/GEF/PNUD. 29 pp.

Broennimann O, Treier UA, Müller MeSchärer H, Thuiller W, Peterson AT, Guisan A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. Ecology Letters 10: 703-709.

Brown, JH, Stevens GC, Kaufman, D.M. (1996). The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 27: 597-623.

Brugnoli E, Masciadri S, Muniz P. (2009). Base de datos de especies exóticas e invasoras en Uruguay, un instrumento para la gestión ambiental y costera. Programa Ecoplata. Montevideo, Uruguay. 26 pp.

Búrmida M. (2011). Leñosas exóticas en bosques fluviales de la zona sur de Uruguay: perturbación antrópica y grado de invasión. Tesina de grado de la Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

Cabrera A, Willink A. (1973). Biogeografía de América Latina. Monografías científicas de la OEA, N° 13. Washington, USA. 122 pp.

Cal A, Álvarez A, Petraglia C, Dell'Acqua M, López N y Fernández V. (2011). Mapa de Cobertura del Suelo de Uruguay - Land Cover Classification System.

Empresa Gráfica Mosca Hermanos. Montevideo, Uruguay. 54 pp.

Carrere R. (2001). Monte Indígena: Mucho más que un conjunto de árboles. Editorial Nordan – Comunidad, Montevideo.

Clavero M, García-Berthou E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends in Ecology and Evolution 20: 110.

CNEEI (Cómite Nacional de Especies Exóticas Invasoras). (2010). Lineamientos para la gestión nacional de especies exóticas invasoras. UNESCO, MVOTMA.

Colombo Speroni F, de Viana M. (1998). Fruit and seed production in *Gleditsia triacanthos*. En: Plant Invasions. Ecological Mechanisms and Human Responses. Starfinger, U., E. Kowarik y M. Williamson (eds). pp: 155-161.

Cozzo D. (1994). Los intercambios e interacciones de especies arbóreas exóticas y nativas en la complementación y diversificación de sus respectivos sistemas forestales. Quebracho 2: 39-46.

Csurhes SM, Kriticos D. (1994). *Gleditsia triacanthos* L. (Caesalpiniaceae), another thorny, exotic fodder tree gone wild. Plant Protection Quarterly 9: 101–105.

Diaz S, Fargione J, Stuart Chapin III F, Tilman D. (2006). Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. PLoS Biology 4: 8: 1300-1305.

Díaz I, Achkar M. (2010). La intensificación del uso agrícola del suelo en el Litoral Oeste del Uruguay en la última Década. Revista Pampa. Revista Interuniversitaria de estudios territoriales. AUGM. ISSN. 1669 – 3299. Santa Fé, Argentina. 07: 143-157.

DINAMA (Dirección Nacional de Medio Ambiente). (1999). Propuesta de estrategia nacional para la conservación y uso sostenible de la diversidad biológica del Uruguay. FMAM, PNUD, MVOTMA. Montevideo, Uruguay. 112 pp.

DINAMA (Dirección Nacional de Medio Ambiente). (2008). GEO Uruguay: Informe del estado del ambiente. PNUMA, CLAES, MVOTMA. Montevideo, Uruguay. 352 pp.

DINAMA (Dirección Nacional de Medio Ambiente). (2010). Cuarto Informe Nacional al Convenio sobre la Diversidad Biológica. MVOTMA. Montevideo, Uruguay. 119 pp.

DINAME (Dirección Nacional de Meteorología). (2011). Características climáticas. Disponible en http://www.meteorología . gub.uy/index.php/características-climaticas. Consultado el 14 de febrero de 2013.

Dinerstein E, Powell G, Olson D, Wikramanayake E, Abell R, Loucks C, Underwood E, Allnutt T, Wettengel W, Ricketts T, Strand H, O'Connor S, Burgess N (2000): *A workbook for conducting biological assessments and developing biodiversity visions for ecoregion-based conservation. Part I. Terrestrial Ecoregions*. Conservation Science Program. World Wildlife Fund, Washington, DC. 250 pp.

Dudik M, Schapire RE, Phillips SJ. (2004) Performance guarantees for regularized maximum entropy density estimation. Proceedings of the 17th Annual Conference on Learning Theory, 472-486.

Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudık M, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson KS, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberón J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography, 29, 129–151.

Elton CS. (1958). The ecology of invasions by animals and plants. *Methuen and Co*, London. 196 pp.

Fagg CW. (1992). *Acacia nilotica* – pioneer for dry lands. *NFT Highlights*, Vol. 92-04.

Franklin J. (1995). Predictive vegetation mapping: geographic modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. Progress in Physical Geography 19: 474- 499.

Franklin J. (2009). Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 338 pp.

Gaston KJ. (2000). Global patterns in biodiversity. Nature. 405: 220 – 227.

Gaston KJ. (2003). The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford University Press, Oxford, UK. 280 pp.

Gilman EF, Leone IA, Flower FB. (1987). Effects of soil compaction and Oxygen content on vertical and horizontal root distribution. Journal of Environmental Horticulture 5(1): 33-36.

Grela I. (2004). Geografía florística de especies arbóreas de Uruguay: propuesta para la delimitación de dendrofloras. Tesis de la Maestría PEDECIBA en Ciencias Biológicas. Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 97 pp.

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

Heiser CB Jr. (1985). Of plants and people. University of Oklahoma Press. Norman, US. 252 pp.

Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS. (2008). Five potential consequences of climate change for invasive species. Conservation Biology 22 (3): 534 – 543.

Jeschke, JM, Strayer DL. (2008). Usefulness of Bioclimatic Models for Studying Climate Change and Invasive Species. Annals of the New York Academy of Sciences 1134: 1 – 24.

Jiménez – Valverde A, Peterson AT, Soberón J, Overton JM, Aragón P & Lobo JM. (2011). Use of niche models in invasive species risk assessments Biological Invasions 13: 2785–2797.

Leggieri LR. (2010). Invasión de *Gleditsia triacanthos* en los corredores de los sistemas fluviales de la Pampa Ondulada y su efecto sobre la distribución de *Myocastor coypus*. Ecología Austral. 20:201-208.

Liu C, Berry PM, Dawson TP, Pearson RG. (2005). Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. Ecography 28: 385 – 393.

Kriticos DJ, Sutherst RW, Brown JR, Adkins SW, Maywald GF. (2003). Climate change and the potential distribution of an invasive alien plant: *Acacia nilotica* ssp. indica in Australia. Journal of Applied Ecology 40(1): 111-124.

Martino AL. (2006). Especies exóticas invasoras. Propuestas para la estrategia a nivel del Sistema Nacional de Áreas Protegidas. SNAP. Serie Documentos de Trabajo N° 8.

Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC. 155 pp.

MGAP (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca). (1979). Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay. Tomo III. Descripción de las unidades de suelo. Montevideo, Uruguay.

Montes C, Sala O. (2007). La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio. Las relaciones entre el funcionamiento de los ecosistemas y el bienestar humano. Ecosistemas 16(3): 133-147.

Morrone, JJ. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T–Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 pp.

Nebel JP, Porcile JF. (2006). Contaminación del bosque nativo por especies arbóreas y arbustivas exóticas. 27 pp. Disponible en

www.mgap.gub.uy/Forestal.

Panario D, Gutiérrez O, Achkar M, Bartesaghi L, Ceroni M. (2011). Mapa de Ambientes de Uruguay y Distribución potencial de especies. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 149 pp.

Pawar S, Koo MS, Kelley C, Ahmed MF, Chaudhuri S, Sarkar S. (2007). Conservation assessment and prioritization of areas in northeast India: priorities for amphibians and reptiles. Biological Conservation 136: 346–361.

Pearson RG. (2009). Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. Synthesis. American Museum of Natural History, *Lessons in Conservation*. Disponible en http://ncep.amnh.org/linc.

Peterson AT, Vieglais DA. (2001). Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem. Bioscience 51 (5): 363 – 371.

Peterson AT. (2003). Predicting the geography of species invasions via ecological niche modeling. The Quarterly Review of Biology. 78 (4): 419- 433.

Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190: 231-259.

Piaggio M, Delfino L. (2009). Florística y fitosociología de un bosque fluvial en Minas de Corrales, Rivera, Uruguay. Iheringia. 1: 45-51.

Proyecto Pequeñas Donaciones – PPD. (2008). Control de *Gleditsia triacanthos* en el Parque Nacional y Sitio Ramsar de Esteros de Farrapos e Islas del Rio Uruguay y su sustitución por plantas de especies Nativas. The GEF Small Grants Programme. PNUD- GEF. Beneficiario: Fundación Vladimir Roslik.

Roura – Pascual N, Brotons L, Peterson AT, Thuiller W. (2009). Consensual predictions of potential distribution areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. *Biol. Invasions* 11: 1017 – 1031.

Sanders NJ, Gotelli NJ, Heller NE, Gordon DM. (2003). Community disassembly by an invasive ant species. Proceedings of the National Academy of Science USA, 100: 2474-2477.

Schnabel A, Nason JD, Hamrick JL. (1998). Understanding the population genetic structure of Gleditsia triacanthos L.: seed dispersal and variation in female reproductive success. Molecular Ecology 7: 819 – 832.

Simberloff D. (2003). How much information on population biology is needed to manage introduced species?. Conservation Biology. 17 (1): 83-92.

Sosa B, Jaso D, Souza V, Mello AL y Achkar M. (2011). Potencial de invasibilidad de Gleditsia triacanthos en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. Ponencia oral en el VIII Congreso sobre Áreas Protegidas de la VIII Convención Internacional sobre Medio Ambiente y Desarrollo. La Habana, Cuba.

Swets JA. (1988). Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science 240:1285-1293.

Trossero M, Griffa P, González S, Coronati E, Barberis I. (2005). Emergencia, supervivencia y establecimiento de plántulas de *Gleditsia triacanthos* y *Bauhinis forficata* en claros y sotobosques del Parque Villarino, Zavalla, Santa Fé, Argentina. Revista de Investigaciones de la Facultad de Ciencias Agrarias – UNR. 7: 51-61.

Vida Silvestre Uruguay. (2008). Producto 2 – Sitio Ramsar Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. Informe de asistencia técnica realizado para el Proyecto SNAP. Autor responsable: L. Rodríguez-Gallego.

Vitousek PM, Mooney HA, Lubchencho J, Melillo JM. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. Science. Vol. 277: 494-499.

Ward DF. (2007). Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. Biological Invasions 9:723–735.

Wiens JA, Stralberg D, Jongsomjit, Howell CA, Snyder MA. (2009). Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 106: 19729-19736.

Woodward FI (1987). Climate and plant distribution. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 188 pp.

Young N, Carter L, Evangelista P. (2011). A MaxEnt Model v. 3.3.3e Tutorial (ArcGIS v10). Manual de Uso del software desarrollado por el Laboratorio de Ecología de los Recursos Naturales de la Universidad Estatal de Colorado y el Instituto Nacional para la Ciencia de las Especies Invasoras. 30 pp.

Anexo I – Lista de variables utilizadas en los modelos.

NOMBRE	DESCRIPCIÓN
Bio 1	Temperatura media anual
Bio 2	Rango de temperatura diurno (temperatura máxima – temperatura mínima)
Bio 3	Isoterma (Bio2/Bio7)*100
Bio 4	Estacionalidad de la temperatura (desvío estándar *100)
Bio 5	Máxima temperatura del mes más cálido
Bio 6	Mínima temperatura del mes más frío
Bio 7	Rango de temperatura anual (Bio 5 – Bio 6)
Bio 8	Temperatura media del cuarto más húmedo
Bio 9	Temperatura media del cuarto más seco
Bio 10	Temperatura media del cuarto más cálido
Bio 11	Temperatura media del cuarto más frío
Bio 12	Precipitación anual
Bio 13	Precipitación del mes más húmedo
Bio 14	Precipitación del mes más seco
Bio 15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
Bio 16	Precipitación del cuarto más húmedo
Bio 17	Precipitación del cuarto más seco
Bio 18	Precipitación del cuarto más cálido
Bio 19	Precipitación del cuarto más frío
Arbustal	Superficie cubierta por arbustal
Bañado	Superficie cubierta por bañado
Bñ_pq_brip	Superficie cubierta por la asociación bañado-parque-bosque ribereño
Bosq_arb	Superficie cubierta por bosque arbolado
bosque	Superficie cubierta por bosque
Palmar	Superficie cubierta por palmar
Parq_bosq	Superficie cubierta por la asociación parque – bosque
Parq_brip	Superficie cubierta por la asociación parque - bosque ribereño
Parque	Superficie cubierta por parque
Prad_arbu	Superficie cubierta por la asociación pradera – arbustal
Prad_bosq	Superficie cubierta por la asociación pradera – bosque
Pradera	Superficie cubierta por pradera
Agua	Superficie cubierta por el distrito agua
Depresión	Superficie cubierta por el distrito depresión
Ondulado fuerte	Superficie cubierta por el distrito ondulado fuerte
Ondulado suave	Superficie cubierta por el distrito ondulado suave
Plano	Superficie cubierta por el distrito ondulado plano
Plano fuerte	Superficie cubierta por el distrito plano fuerte
Plano inclinado	Superficie cubierta por el distrito plano inclinado
Plano suave	Superficie cubierta por el distrito plano suave
Serrano	Superficie cubierta por el distrito serrano

Drenaje excesivo	Superficie cubierta por suelos con drenaje excesivo
Drenaje rápido	Superficie cubierta por suelos con drenaje rápido
Drenaje moderado	Superficie cubierta por suelos con drenaje moderado
Drenaje lento	Superficie cubierta por suelos con drenaje lento
NOMBRE	**DESCRIPCIÓN**
Drenaje nulo	Superficie cubierta por suelos con drenaje nulo
Muy alta	Superficie cubierta por suelos con fertilidad muy alta
Alta	Superficie cubierta por suelos con fertilidad alta
Media	Superficie cubierta por suelos con fertilidad media
Baja	Superficie cubierta por suelos con fertilidad baja
Muy baja	Superficie cubierta por suelos con fertilidad muy baja
Extremadamente baja	Superficie cubierta por suelos con fertilidad extremadamente baja
Muy ácido	Superficie cubierta por suelos con pH muy ácido
Alcalino	Superficie cubierta por suelos con pH alcalino
Neutro	Superficie cubierta por suelos con pH neutro
Salino	Superficie cubierta por suelos con pH salino
Pesada	Superficie cubierta por suelos de textura pesada
Mediana	Superficie cubierta por suelos de textura mediana
Liviana	Superficie cubierta por suelos de textura liviana