



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Sistemática y Biodiversidad

EL CONTEXTO MACROEVOLUTIVO DEL ÉXITO DE INVASIÓN DE ESPECIES

Tesis para optar el grado de Doctora en sistemática y Biodiversidad

POR: Garen Guzmán Rendón

Profesor Guía: Dr. Cristián E. Hernández
Profesor Co-Guía: Dr. Jorge Avaria Llautureo

Concepción, Chile 2023

Dedicada a Noah, mi mayor fuente de amor e inspiración...

AGRADECIMIENTOS

Estoy profundamente agradecida con cada una de las personas que han sido parte de este proceso, que involucra no solo esta pequeña parte de mi vida académica, sino que también han sido pilares fundamentales en mi desarrollo personal. A mi familia, Mis padres Ana y Manuel son los primeros y mayores merecedores de toda mi gratitud, me han guiado sabiamente y me han entregado todo lo necesario para cumplir mis sueños y aspiraciones aun estando a la distancia. Mis hermanos Juan y Alejo que me han apoyado y entregado su amor sin olvidarse de este ser que dejó el nido hace ya varios años. A mis dos grandes amores Dario y Noah, que me inspiran, me llenan de fortaleza, me sostienen en los días grises, me acompañan en cada logro y son el mayor motivo para querer ser mejor persona cada día.

Agradezco a mi tutor Dr. Cristian Hernández quien me ha brindado un espacio en su laboratorio para el desarrollo de mi vida académica en Chile, me ha acogido con toda su sabiduría y cariño, que incluyen innumerables conversaciones académicas y de la vida misma, ofreciéndome siempre su apoyo incondicional en todo momento. A mi otro tutor y gran amigo Dr. Jorge Avaria, porque sin él, el camino habría sido mucho más difícil, gracias por todo su tiempo, por motivarme cada día a ser mejor científica, gracias por su paciencia, dedicación, conocimientos y confianza en mí.

A los amigos y familia que la vida me brindó en este país, Isidora (Icha), Michael (Negrito), Viviana, Gustavo, Matías, porque han estado presentes en todo este proceso de manera directa e indirecta, con todo el amor, escuchándome, dando una voz de aliento en los diferentes momentos de un camino que no siempre es fácil. De igual manera a mis amigos y compañeros del Laboratorio de Ecología evolutiva y Filoinformática y del programa de Doctorado: Nicolás Espinoza, Sonia Yañez, Joaquín, Paula Roa, Sandra Sampertegui, Reinaldo Rivera, Oscar Inostroza, Don Erwin, Claudia Hurtado, Carlos Zamora, Heidi María, Ana Navarro, Laura Tavera y Tania Coronado, porque de alguna forma me han nutrido con profundas conversaciones (no

siempre académicas), discusiones, tiempo, colaboración y el apoyo en diferentes etapas que me han ayudado a culminar este proceso.

También quiero agradecer a cada uno de los profesores que hicieron parte mi formación académica durante el programa de Doctorado, especialmente al Dr. Enrique Rodríguez, quien de manera peculiar me ha demostrado su apoyo y cariño.

Finalmente agradezco a CONICYT, por la beca de Doctorado otorgada para financiar mis estudios, y a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción por el financiamiento en diferentes actividades académicas durante el desarrollo del Doctorado.

TABLA DE CONTENIDO

1.	INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1	HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN	9
1.2	OBJETIVOS.....	12
1.2.1	Objetivo general:.....	12
1.2.2	Objetivos específicos:	12
2.	CAPÍTULO 1:	14
2.1	INTRODUCCIÓN.....	15
2.2	METODOLOGÍA	20
2.2.1	Base de datos	20
2.2.2	Tasas de evolución en ramas terminales de la filogenia.....	21
2.2.3	Señal filogenética en las tasas de evolución.....	24
2.2.4	Efecto del rasgo invasión sobre las tasas de evolución	25
2.2.5	Dirección del cambio en ramas terminales de la filogenia	25
2.3	RESULTADOS	27
2.4	DISCUSIÓN.....	37
3.	CAPÍTULO 2:	45
3.1	INTRODUCCIÓN.....	46
3.2	METODOLOGÍA	50
3.2.1	Base de datos	50
3.2.2	Estimación de tasas de evolución de la temperatura y el rango geográfico en la historia de los linajes	51
3.2.3	Relación entre las tasas de evolución de la temperatura y la tasa de evolución del rango geográfico.....	53
3.2.4	Relación entre las tasas de evolución de la temperatura y el rango geográfico en la historia más reciente de los linajes.....	54
3.2.5	Dirección del cambio en la historia más reciente de los linajes	55
3.3	RESULTADOS	57
3.3.1	Relación entre las tasas de evolución de la temperatura y la tasa de evolución del rango geográfico en la historia de los linajes.	57
3.3.2	Efecto del rasgo invasión sobre la tasa de evolución de la temperatura y el rango geográfico en la historia más reciente de los linajes.	59
3.3.3	Relación entre las tasas de evolución de la temperatura y el rango geográfico en la historia más reciente de los linajes.....	62
3.3.4	Dirección del cambio en la historia más reciente de los linajes	65
4.	DISCUSIÓN.....	68
5.	CONCLUSIONES GENERALES.....	78
6.	BIBLIOGRAFÍA.....	82

7.	ANEXOS.....	97
----	-------------	----

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Figura 1. Tendencia evolutiva Tamaño corporal.....	31
Figura 2. Tendencia evolutiva Tamaño rango geográfico.....	32
Figura 3. Tendencia evolutiva Tasa reproductiva.	33
Figura 4. Tendencia evolutiva Longevidad.	34
Figura 5. Tendencia evolutiva Edad de primera madurez.	35
Figura 6. Tendencia evolutiva Nicho térmico.....	36
Figura 7. Peces Ciprínidos han presentado mayor tasa de cambio en la temperatura cada vez que hay un cambio en el tamaño del rango geográfico, a través de la historia evolutiva de este grupo.....	58
Figura 8. Efecto de rasgo invasor sobre la tasa de evolución de la temperatura en las ramas terminales.....	60
Figura 9. Efecto de rasgo invasor sobre la tasa de evolución del rango geográfico en las ramas terminales.....	61
Figura 10. Peces Ciprínidos han presentado mayor tasa de cambio en la temperatura cada vez que hay un cambio en el tamaño del rango geográfico, en la historia reciente de los Ciprínidos (ramas terminales de la filogenia), pero no hay diferencias entre especies invasoras y no invasoras.	64
Figura 11. Tendencia evolutiva Tamaño rango geográfico.....	66
Figura 12. Tendencia evolutiva Nicho térmico.....	67

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Señal filogenética de la tasa de evolución para cada rasgo en las ramas terminales	29
TABLA 2. Análisis de varianza (ANOVA) filogenético.	30
TABLA 3. Modelo de regresión filogenética (pathwise rate) que evalúa el efecto de la tasa de evolución del rango geográfico en la tasa de evolución de la temperatura a través de toda la historia evolutiva de la familia Cyprinidae.....	57
TABLA 4. Modelo de regresión filogenética que evalúa el efecto de la tasa de evolución del rango geográfico en la tasa de evolución de la temperatura incluyendo el efecto de la invasividad, en las ramas terminales de la filogenia de la familia Cyprinidae.....	63
TABLA 5. Modelo de regresión filogenética que evalúa el efecto de la tasa de evolución del rango geográfico en la tasa de evolución de la temperatura sin considerar el efecto de la invasividad, en las ramas terminales de la filogenia de la familia Cyprinidae.....	63

RESUMEN GENERAL

La noción general acerca del éxito de las especies invasoras plantea que el éxito depende de algunos rasgos de historia de vida y de la capacidad para adaptarse (evolabilidad) a nuevas condiciones ambientales que experimentan las especies abruptamente durante el proceso de invasión. Actualmente existen predicciones contradictorias en cuanto al resultado del proceso evolutivo asociado a la invasión mediada por el hombre. Es decir, no sabemos si el resultado será evolución rápida hacia mayores o menores rasgos de historia de vida, y si existe una relación evolutiva entre el cambio de rango geográfico y el cambio de nicho térmico que favorecería la capacidad de adaptación a nuevos ambientes. En este sentido especies invasoras ofrecen una oportunidad única para entender y estudiar como especies colonizan y se adaptan a nuevos ambientes rápidamente, lo que es de suma importancia, ya que estos resultados predicen diferentes impactos sobre la biodiversidad nativa.

En esta tesis se evaluaron las tasas, tendencias y relaciones evolutivas de los rasgos de historia de vida de especies invasoras contrastando los escenarios más probables y las predicciones que nacen de la teoría ecológica de invasiones en un contexto evolutivo. Considerando que la intervención mediada por el ser humano no solo tiene impactos ecológicos, sino que también tienen enormes consecuencias evolutivas y puede acelerar en gran medida el cambio evolutivo en las especies que nos rodean. Con este objetivo se usó como modelo de estudio especies de peces de la familia Cyprinidae, considerando que fueron probablemente las primeras especies de peces

que se introdujeron fuera de sus áreas de distribución nativas en el siglo XVII, y se utilizaron nuevos métodos estadísticos filogenéticos para evaluar la idea de que los impactos generados por el hombre como la introducción de especies en nuevos ambientes podrían generar cambios en las tasas, las tendencias y la relación evolutiva en los rasgos que predicen el éxito de las especies invasoras.

Los resultados generales nos indican que, durante el proceso de invasión de especies, rasgos como el tamaño corporal, la fecundidad, la edad de primera madurez, y el rango geográfico, han evolucionado con una fuerte señal filogenética y de manera acelerada desde que el hombre forma parte de la biota terrestre, además las tendencias evolutivas de estos rasgos muestran que el movimiento de especies de un lugar a otro mediado por el ser humano tiene implicancias sobre los rasgos, lo que genera cambios con tendencias positivas en especies invasoras. Por otro lado, nuestros resultados respaldan la existencia de una relación evolutiva histórica entre la tasa evolutiva del tamaño del rango geográfico y la temperatura en los peces de la familia Cyprinidae, la cual no cambia cuando incorporamos en el presente el efecto del estado invasor.

Los cambios evolutivos acelerados y positivos observados en los rasgos evaluados en las especies invasoras de la familia Cyprinidae serían consecuencia de su introducción a nuevas áreas, sustentando cambios profundos con base genética heredable en rasgos que están asociados al éxito de invasión. Los resultados obtenidos en el presente estudio son innovadores y abren la puerta a solucionar el

problema de los estudios ecológicos de las consecuencias evolutivas de las especies invasoras los cuales suelen confundir las causas del cambio fenotípico que las especies presentan al enfrentar un nuevo ambiente.

Palabras claves: Especies invasoras, Macroevolución, Métodos comparativos filogenéticos.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las invasiones biológicas generalmente son vistas como un proceso que inicia con el movimiento de especies desde su rango nativo hacia nuevas áreas, teniendo como vector de transporte al ser humano (Carlton 1989; Richardson & Pysek 2006). Posterior a la introducción de especies en nuevas áreas, estas pueden establecerse y expandirse más allá del lugar de introducción inicial, y su éxito de invasión estaría definido por las características intrínsecas de la especie, por su capacidad para hacer frente a distintas presiones generadas por el ambiente local, y por las interacciones bióticas y abióticas que se generen en el nuevo hábitat (Richardson et al. 2000, 2011).

Por otro lado, desde hace más de 3.000 millones de años, las especies han dispersado, colonizado y transformado casi todos los ambientes marinos y terrestres, y en este proceso, se han originado innumerables formas, fisiologías e historias de vida (Fine 2015), siendo uno de los fenómenos evolutivos más trascendentales de la historia de la tierra. Sin embargo, la escala en la que han estado ocurriendo los procesos actuales de movimiento de especies impulsados por factores antrópicos es mucho más acelerada que lo que ha ocurrido de manera natural a través de la historia, generando impactos a diversas escalas tanto ecológicas como evolutivas (otto 2018). De manera que, diversas investigaciones han abordado el tema de las invasiones biológicas vistas desde

los diferentes impactos que generan a diferentes niveles, pero aún es poco lo que se sabe acerca de su efecto en los cambios evolutivos de aquellos rasgos a los que se les atribuye el éxito de invasión para aquellas especies que los presenten. De esta manera las invasiones de especies actuales son impulsadas por la transferencia de organismos de un lugar a otro mediada por humanos, superando las distintas barreras geográficas impuestas en su dispersión natural. Como consecuencia, se puede decir que actualmente el rango potencial de dispersión de las especies está menos restringido que en el pasado (cuando el hombre no existía), sin la necesidad de adyacencia geográfica, ya que los seres humanos mueven rápidamente los organismos a través de grandes distancias y barreras de dispersión (por ejemplo, cuencas oceánicas, hemisferios y continentes), que antes eran insuperables en escalas de tiempo ecológicas para la mayoría de las especies. Por lo tanto, los procesos de expansión y dispersión de las especies invasoras difieren de los procesos de dispersión natural que tienen las especies nativas, especialmente con respecto a la escala espacial y temporal en que estos ocurren.

Es así como en los procesos de introducción de especies que han ocurrido a escalas generacionales más cortas y en periodos de tiempo evolutivo más cortos, se esperan cambios abruptos en las presiones ejercidas por la selección natural, generando diferencias en la magnitud del cambio fenotípico, dado que las especies se introducen en nuevos hábitats (Lahti et al. 2009), con condiciones

ambientales diferentes a las de sus rangos nativos (Lande 2009), por lo que cambian rápidamente para adaptarse a las presiones selectivas locales (Carroll 2005).

Actualmente es ampliamente conocido el impacto que el ser humano está generando en la biosfera controlando muchas características importantes de las distintas funciones del ecosistema. En la actualidad, una gran fracción del agua dulce disponible en el mundo, la tierra cultivable, la producción pesquera, el balance de nitrógeno, el balance de CO₂ y la renovación biótica están dominados por los efectos humanos (Vitousek, et al. 1997). Sin embargo, toda esta intervención mediada por el ser humano no solo tiene impactos ecológicos, sino que también tienen enormes consecuencias evolutivas y puede acelerar en gran medida el cambio evolutivo en las especies que nos rodean, especialmente en los organismos patógenos, las plagas o invasiones biológicas y las especies cazadas comercialmente (Palumbi 2001).

Cabe destacar que la visión clásica de estos cambios evolutivos por selección natural apunta a que el proceso es gradual y ocurre a escalas temporales amplias, pero actualmente existe evidencia en diferentes grupos de especies que demuestran que la evolución puede ocurrir a diferentes velocidades (Grant & Grant 1995; Hendry & Kinnison 1999; Kinnison & Hendry 2001; Hendry 2017), en donde las especies invasoras han sido ejemplos clave de rápido cambio

evolutivo, con numerosos estudios demostrando que la invasión puede tener grandes impactos tanto en la evolución adaptativa como en la no adaptativa (Dlugosch & Parker 2008; Colautti & Lau 2015). Estos estudios de evolución de rasgos en especies invasoras han permitido cuantificar cual es la tasa de la evolución de estos rasgos en el tiempo más reciente (Kinnison & Hendry 2001; Bone & Farres 2002) y han mejorado la comprensión de cómo los factores genéticos, demográficos y ecológicos dirigen una rápida evolución.

Los cambios ambientales y todos los distintos agentes de selección natural están constantemente moldeando los rasgos fenotípicos de poblaciones naturales (Futuyma 2005). Sin embargo, entre estas innumerables influencias, los seres humanos han emergido como una fuerza evolutiva dominante (Palumbi 2001). Las poblaciones naturales están, al menos en parte, adaptadas a sus ambientes selectivos locales (Endler 1986; Rose & Lauder 1996; Schluter 2000), no obstante, la intensidad y la dirección de la selección fluctuarán a lo largo del tiempo, lo que hará que la adaptación sea una necesidad continua y en constante cambio. De manera que estos procesos adaptativos dinámicos se han logrado confirmar por medio de cambios fenotípicos adaptativos a diferentes escalas, incluyendo aquellas escalas de tiempo tan cortas como a unas pocas generaciones (Hendry 2001; Palumbi 2001; Reznick & Ghalambor 2001; Hairston et al. 2005).

En general, los procesos históricos de colonización de nuevas áreas dependen de la evolución de rasgos característicos de las especies (Cristescu 2015). Por lo cual, una vez que una especie ha dispersado hacia una nueva región con nuevas condiciones climáticas, su nicho climático puede evolucionar a través de la adaptación local, la extinción de individuos no adaptados y/o la deriva genética como resultado de tamaños poblacionales pequeños (Crisp & Cook 2012). Estos fenómenos se acoplarían a la evolución del nicho climático que ocupan las especies, determinando si estas se pueden establecer en una nueva región con un clima novedoso. Tales interacciones entre procesos históricos de colonización y las tasas de evolución de los rasgos de las especies sugieren que los linajes que han logrado colonizar distintas regiones, ampliando sus rangos de distribución durante su historia evolutiva, también habrían experimentado tasas más rápidas de evolución de los nichos climáticos (Gallien 2015). Por lo cual se podría esperar que los linajes que evolucionan rápidamente tengan una mayor capacidad de adaptación a nuevas condiciones y áreas. Tal potencial de adaptación ha demostrado ser una característica importante de las especies invasoras (Phillips et al. 2010; Hill et al. 2013), y por lo tanto tasas rápidas de evolución de los rasgos en algunos linajes permitiría su adaptación a nuevas condiciones climáticas.

Los cambios evolutivos acelerados se derivan generalmente de una fuerte selección natural ejercida por factores humanos. Sin embargo, el impacto ha

aumentado tan marcadamente en las últimas décadas que los humanos pueden ser la fuerza evolutiva dominante en el mundo (Palumbi 2001). En consecuencia, examinar la historia evolutiva de rasgos determinantes del éxito de invasión (e.g. tasa reproductiva, tamaño corporal etc.), así como los impactos y cambios que se han generado por factores humanos en dichos rasgos, puede ayudar a determinar las características evolutivas comunes de los invasores exitosos. Lo que ofrece oportunidades para explorar las dinámicas ecológicas y evolutivas, en donde los cambios evolutivos que presentan los rasgos de las especies durante el proceso de invasión pueden afectar la dispersión y abundancia del invasor con consecuencias para las comunidades nativas. Finalmente, todo esto nos permite discernir y evidenciar el impacto que el ser humano está generando a la biodiversidad a nivel macroevolutivo, por medio de la introducción de especies en distintos ambientes, generando cambios en las tasas y en las tendencias evolutivas en los rasgos de las especies invasoras. En este sentido permite tener evidencia sobre como la evolución puede ser un importante componente de respuesta de las especies a diversos agentes de cambio global (Visser 2008).

Familia Cyprinidae como modelo de estudio de invasiones biológicas

De la gran diversidad de peces existentes en el mundo, en cinco ordenes taxonómicos se han reportado especies invasoras: Cypriniformes, Salmoniformes, Perciformes, Cypridontiforme y Siluriformes (Alcaraz et al. 2005). Dentro de los cuales, la familia Cyprinidae constituye el grupo más grande de

peces dulceacuícolas del mundo (Berra 2001), con cerca de 2420 especies, agrupadas en 220 géneros (Nelson 2006) y con una extensa distribución continua en Eurasia, África y Norte América (Berra 2001). Además, esta familia muestra un gran número de especies introducidas en diferentes regiones del mundo (aproximadamente 120) (Fishbase: Froese & Pauly 2011). Al respecto, en las investigaciones previas sobre Ciprínidos introducidos, se han analizado rasgos de historia de vida, las ventajas ecológicas en invasiones (e.g., estructura de edad, edad de crecimiento, variación de la dieta, relación peso-talla, etc.) (e.g., Garcia-Bertou 2001; Koehn 2004; Goren & Galil 2005; Gozlan et al. 2010). Además, de la colonización de Ciprínidos en nuevas áreas y su distribución (e.g., Ozulug et al. 2004), así como el análisis de la historia evolutiva de algunas de las especies introducidas (e.g., Machordom & Doadrio 2001). Por lo tanto, considerando su amplia distribución y elevada diversidad, la familia Cyprinidae constituye un buen modelo para estudiar patrones históricos evolutivos de especies invasoras. Esto último se suma al hecho que hay pocos estudios que traten de evaluar las características distintivas del éxito de invasión en peces de agua dulce (e.g., Kolar & Lodge 2001; Vila-Gispert et al. 2005), en especial en Ciprínidos y no existen estudios que evalúen estas características en un contexto macroecológico y macroevolutivo explícito. Otorgando de esta manera, la posibilidad de evaluar explícitamente la asociación entre el éxito de invasión y la evolución de rasgos en un contexto macroevolutivo.

En este estudio usaremos como modelo de estudio la familia Cyprinidae y nuevos métodos estadísticos filogenéticos para evaluar la idea de que los impactos generados por el hombre como la introducción de especies en nuevos ambientes, estaría generando cambios en las tasas y en las tendencias evolutivas en los rasgos de las especies invasoras como consecuencias adaptativas a las condiciones novedosas del área introducida.

1.1 HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN

H1 (Capítulo 1): Las especies invasoras presentan tasas de evolución rápida hacia mayores rasgos de historia de vida y hacia habitar ambientes más cálidos, dado que ello les confiere ventajas adaptativas en los nuevos ambientes en los cuales son introducidos, además el aumento de temperaturas globales facilita el éxito de invasión.

Predicciones:

1. Durante la evolución de los ciprínidos, reflejada en su historia filogenética, las especies invasoras mostrarán tasas de evolución rápida en las ramas terminales del árbol filogenético para los rasgos de historia de vida como tamaño corporal, longevidad, rango geográfico, tasa reproductiva y edad de primera madurez temprana.
2. Se espera que especies invasoras presenten cambios direccionales hacia mayores rasgos de historia de vida en las ramas terminales del árbol filogenético, es decir, desde el nodo que representa el ancestro común más reciente de cada especie.

3. Se espera que especies invasoras presenten cambios direccionales hacia ambientes más cálidos en las ramas terminales del árbol filogenético, es decir, desde el nodo que representa el ancestro común más reciente de cada especie, dado que el aumento de temperaturas a nivel global facilita el éxito de invasión.

H2 (Capítulo 2): Las especies invasoras presentan mayores tasas de evolución que las especies no-invasoras en el nicho térmico cada vez que amplían sus rangos geográficos. Esto se debe a que el proceso acelerado y frecuente de cambio de hábitats al que se someten puede alterar la dinámica histórica adaptativa heredada de sus ancestros, generando procesos evolutivos más rápidos y con tendencias positivas de aumento de las tasas de evolución del nicho térmico asociadas a nuevos rangos geográficos (i.e. mayor evolvibilidad que especies no-invasoras).

Predicciones:

1. Las especies invasoras presentan mayores tasas evolutivas de su nicho térmico y tamaño del rango geográfico, en comparación a especies no invasoras.

2. Las tasas evolutivas del rango geográfico se relacionan positivamente con las tasas de evolución del nicho térmico.
3. El tamaño del rango geográfico evoluciona direccionalmente hacia tamaños más grandes.
4. Especies invasoras presentan cambios direccionales hacia habitar ambientes más cálidos debido al calentamiento global.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo general:

Evaluar el efecto de las especies invasoras sobre las tasas, tendencias y relaciones evolutivas de rasgos de historia de vida asociados al éxito de invasión.

1.2.2 Objetivos específicos:

- a) Generar una base de datos con las especies invasoras y no invasoras de la familia Cyprinidae.
- b) Generar una base de datos de rasgos de historia de vida (tamaño corporal, rango geográfico, longevidad, edad de primera madurez, fecundidad) y temperatura para especies invasoras y no invasoras de la familia Cyprinidae.
- c) Obtener una filogenia datada para la familia Cyprinidae.
- d) Modelar la evolución de rasgos de historia de vida (tamaño corporal, rango geográfico, longevidad, edad de primera madurez, fecundidad) y

temperatura, infiriendo tasas de evolución en cada rama de la filogenia y evaluar el potencial efecto de las especies invasoras en dichas tasas.

- e) Evaluar las tendencias evolutivas de los rasgos de historia de vida (tamaño corporal, rango geográfico, longevidad, edad de primera madurez, fecundidad) y temperatura, considerando el potencial efecto de las especies invasoras en las tendencias encontradas.
- f) Evaluar la relación evolutiva entre la tasa de cambio del rango geográfico y la tasa de cambio del nicho térmico de las especies invasoras y no invasoras de la familia Cyprinidae a través de toda la historia evolutiva de la familia.
- g) Evaluar la relación evolutiva entre la tasa de cambio del rango geográfico y la tasa de cambio del nicho térmico de las especies invasoras y no invasoras de la familia Cyprinidae en la historia reciente de la familia.

2. CAPÍTULO 1:

**PECES INVASORES MUESTRAN CAMBIOS DIRECCIONALES ABRUPTOS
HACIA MAYORES RASGOS DE HISTORIA DE VIDA Y AMBIENTES MÁS
FRÍOS**

2.1 INTRODUCCIÓN

Las especies invasoras (Box 1) son consideradas uno de los principales generadores de pérdida de biodiversidad a nivel global, tanto en ecosistemas acuáticos como terrestres y en todos los grupos taxonómicos (Ricciardi 2001; Ehrenfeld 2003; Baillie et al. 2004; Dukes & Mooney 2004; Butchart 2008; Morón et al. 2009). Según el Libro Rojo de la UICN de 2004, las especies exóticas invasoras son responsables de poner en peligro al 5,4% de las especies con algún grado de amenaza. Esto se debe a que especies introducidas causan una alteración en el nuevo ambiente al actuar, por ejemplo, como depredadores y competidores por espacio y recursos con las especies nativas, además generan desplazamiento de nichos e incluso llevan al punto de extinción a especies nativas o a la reducción de sus poblaciones más vulnerables (Cooke & Cowx 2004; Gido & Franssen 2007; Simberloff 2011). Adicionalmente, se ha descrito el aumento de hibridación de especies a causa de introducciones deliberadas, lo cual puede reducir la diversidad genética y aumentar la transmisión de enfermedades (Rhymer & Simberloff 1996; Hovick & Whitney 2014). Finalmente, las especies invasoras causan desequilibrios a nivel comunitario y de ecosistemas al cambiar la composición de especies y la estructura trófica de la comunidad nativa y por medio de impactos en la disponibilidad de nutrientes (Mack et al. 2000; Lockwood et al. 2009).

El estudio de las invasiones biológicas plantea que el éxito del proceso y, por lo tanto, sus consecuencias negativas sobre la biodiversidad nativa, está determinado por algunos rasgos de historia de vida, tales como, alta tasa reproductiva, gran tamaño corporal y amplio rango de distribución geográfico, los cuales confieren ventajas competitivas sobre la biodiversidad nativa (Blackburn et al. 2009; van Wilgen & Richardson 2012; Allen et al. 2013). Los individuos con estas características muestran alta adecuación biológica (reproducción y supervivencia), rápido crecimiento y persistencia de la población a pesar del *efecto fundador* (Lockwood et al. 2005; Blackburn et al. 2009). Por lo tanto, las invasiones exitosas cambiarán, predeciblemente, el promedio de los rasgos de historia de vida hacia valores mayores de tasas reproductivas y supervivencia, rápido crecimiento y persistencia de la población, ya que los individuos con estos rasgos son los que aumentan en frecuencia dentro de las poblaciones luego de la invasión exitosa. En este contexto, se espera observar cambios evolutivos direccionales hacia mayores rasgos de historia de vida en aquellos linajes que han sido introducidos exitosamente por el hombre. Por otra parte, las historias de vida “rápidas” (i.e. eventos reproductivos frecuentes, alta fecundidad) de las especies invasoras promueven el crecimiento acelerado de la población después de la llegada a nuevos lugares, lo que resulta en tamaños poblacionales con bajo riesgo de extinción (Pimm 1991). Por lo tanto, a medida que las poblaciones aumentan hacia tamaños poblacionales medianos a grandes, aumenta la evolvibilidad de estas poblaciones, o la disposición para evolucionar (Houle &

Rossoni 2022), lo cual predice altas tasas de evolución fenotípica (e.g. tamaños corporales) en aquellos linajes que han sido introducidos exitosamente por el hombre.

Sin embargo, la evolución rápida hacia tamaños corporales más grandes en especies invasoras contradice las predicciones que emanan tanto de la relación entre el calentamiento global y el éxito de invasión como las predicciones de la teoría ecológica-evolutiva. En el caso de la asociación entre el calentamiento global y el éxito de invasión, se ha propuesto que el aumento de las temperaturas a nivel global facilita la expansión y establecimiento de especies exóticas, es decir, el éxito de invasión (Jackson & Mandrak 2002). Esto se debe a que el aumento de las temperaturas altera la capacidad de adaptación de las especies nativas por los cambios en su entorno, lo que dificulta su supervivencia, y permite que los invasores ocupen los nichos vacíos, además compromete la capacidad de las especies nativas para competir contra los resistentes invasores generalistas (Sharma et al. 2007). Adicionalmente, si consideramos que el aumento de temperatura ambiental facilita el éxito de invasión, entonces deberíamos observar que especies invasoras evolucionan hacia tamaños corporales más pequeños, y no hacia tamaños grandes como predice la teoría de invasiones. Se espera que las especies disminuyan de tamaño dado que, según la evidencia, por ejemplo, en peces las especies evolucionan hacia menores tamaños corporales en respuesta al calentamiento global (Fryxell et al.,

2020; Gotanda et al. 2015; Sheridan & Bickford 2011, Avaria-Llautureo et al. 2021). Esto se debe a que aguas más cálidas afectan positivamente la tasa metabólica, pero la disponibilidad de oxígeno disminuye (Poertner & Knust 2007; Stoks et al. 2014) y como consecuencia los sobrevivientes son peces más pequeños que poseen menores demandas metabólicas (Avaria-Llautureo et al. 2021). Es decir, hay una tendencia de relación negativa entre el tamaño corporal y el aumento de temperatura.

Actualmente existen predicciones contradictorias en cuanto al resultado del proceso evolutivo asociado a la invasión mediada por el hombre. Es decir, no sabemos si el resultado será evolución rápida hacia mayores o menores rasgos de historia de vida. Esto es de suma importancia, ya que ambos resultados predicen diferentes impactos sobre la biodiversidad nativa.

En este capítulo evaluaré las tendencias evolutivas de los rasgos de historia de vida de especies invasoras contrastando los escenarios más probables y las predicciones que nacen de la teoría ecológica de invasiones en un contexto evolutivo. Considerando que la intervención mediada por el ser humano no solo tiene impactos ecológicos, sino que también tienen enormes consecuencias evolutivas y puede acelerar en gran medida el cambio evolutivo en las especies que nos rodean (Palumbi 2001). Dependiendo de los escenarios evolutivos sustentados por nuestros resultados, este capítulo nos permitirá proponer el

potencial efecto que las especies invasoras tienen y tendrán sobre la biodiversidad nativa impactada. Con este objetivo usaremos como modelo de estudio especies de peces de la familia Cyprinidae, considerando que fueron probablemente las primeras especies de peces que se introdujeron fuera de sus áreas de distribución nativas en el siglo XVII (Lever 1996; Seebens et al. 2018; Bernery et al. 2022), luego de lo cual ha existido una amplia y permanente historia de introducciones debido principalmente a la acuicultura, uso como alimento y por motivos ornamentales (Copp et al. 2005; Gui & Zhou 2010; Savini et al. 2010; Bernery et al. 2022). Incluso se considera que el primer pez domesticado fue la carpa común *Cyprinus carpio*, hace unos 2000 años por los romanos en el centro sur de Europa (Balón 2004). Finalmente, utilizaremos nuevos métodos estadísticos filogenéticos para evaluar la idea de que los impactos generados por el hombre como la introducción de especies en nuevos ambientes podrían generar cambios en las tasas y en las tendencias evolutivas en los rasgos de las especies invasoras.

Box 1. Especie invasora: Especie cuya presencia en un área se debe a la introducción intencional o accidental por medio de vectores humanos, las cuales pueden reproducirse en grandes cantidades y tienen el potencial de dispersar más allá del lugar de introducción. Por lo tanto, una especie invasora ocurre fuera de su rango de distribución natural histórico debido a movimientos generados desde el origen del ser humano.

2.2 METODOLOGÍA

2.2.1 Base de datos

La filogenia calibrada de la familia Cyprinidae fue obtenida desde The Fish Tree of Life (Rabosky et al. 2018) (<https://fishtreeoflife.org/>), la cual contiene 1,368 especies. Además, se completó una base de datos que incluyó las especies invasoras y no invasoras de la familia Cyprinidae. Para evaluar si el proceso ecológico de introducción de especies predice cambios abruptos en la tasa de evolución de los rasgos asociados a la invasión se recopiló la siguiente base de datos a nivel de especie: (1) Tamaño del rango de distribución geográfica, medido como el rango latitudinal de distribución de las especies, determinado como la diferencia entre el límite latitudinal superior e inferior; para esto se obtuvieron datos para 1,155 especies, información disponible en GBIF (GBIF.org. 28 October 2019) y la IUCN (2019). (2) El tamaño corporal de 1,241 especies, considerando la longitud máxima en centímetros; (3) La tasa reproductiva, medida como la fecundidad absoluta máxima de 444 especies; (4) la longevidad con 249 registros (5) Se obtuvo información de la historia de invasiones exitosas (153 especies con categoría “establecida” en las bases de datos) desde FishBase (Froese & Pauly 2022) (<https://www.fishbase.org/>) y de la “Base de datos global de especies invasoras” (GISD) (<http://www.issg.org>)(6) Se obtuvieron registros de temperatura promedio anual para 1,020 especies.

Los datos de temperatura fueron obtenidos desde la base de datos EarthEnv (Domisch et al. 2015) (<https://www.earthenv.org/>), que integra variables climáticas a nivel global para ecosistemas de agua dulce en una resolución de 1 km. En este caso consideramos la temperatura promedio anual, que es la temperatura superficial que se mide en un flujo asociado a una red de corrientes. Luego se usaron los datos de registros (polígonos) de las especies para calcular el valor medio de temperatura para cada especie por medio de la herramienta “Zonal statistics” en QGIS (QGIS.org 2020: <http://www.qgis.org>).

2.2.2 Tasas de evolución en ramas terminales de la filogenia

Para evaluar si durante la evolución de los ciprínidos las especies invasoras muestran tasas de evolución rápida, o mayor cambio comparativo en sus ramas terminales para cada rasgo asociado al éxito de invasión (i.e. tamaño corporal, longevidad, rango geográfico, tasa reproductiva y edad de primera madurez temprana), se estimaron las tasas de evolución fenotípica de los 5 rasgos mediante el modelo de regresión filogenética de tasa variable (VR) (Anexo 1) (Baker et al. 2016). Dado que este método está diseñado para estimar la relación general entre un rasgo de interés y otros rasgos de manera simultánea, y a la vez detecta cambios en la tasa de evolución teniendo en cuenta dicha relación entre rasgos. En este caso se evaluó la variación en las tasas de cambio después de tener en cuenta la relación con el tamaño corporal, debido a que son rasgos biológicos que están estrechamente asociados (Roy et al. 2002).

El modelo de tasa variable ajusta las longitudes de las ramas en una filogenia para acomodar áreas del árbol donde la varianza inferida de la evolución (o cantidad cambio evolutivo) del rasgo es mayor o menor que lo esperado bajo un modelo Browniano (BM). En ese sentido, el modelo de regresión de tasa variable, identifica la heterogeneidad de la tasa de cambio fenotípico que ocurre en las ramas del árbol filogenético y la divide en dos componentes: un parámetro de tasa que asume que los cambios provienen de un proceso Browniano subyacente (σ^2_b) y un segundo conjunto de parámetros que identifican los cambios de tasas específicas de rama, ajustando las longitudes de las ramas del árbol calibrado en tiempo, obteniendo una varianza optimizada para cada rama. En este modelo estirar o comprimir una rama es similar a aumentar o disminuir la tasa de cambio fenotípico en relación con las tasas de un proceso de cambio Browniano subyacente proporcional al tiempo.

Las tasas de cambio son detectadas mediante un conjunto de escalares específicos de rama r ($0 < r < \infty$) que transforman cada rama para optimizar la tasa de cambio fenotípica a un proceso browniano ($\sigma^2_v = \sigma^2_b r$). Si el cambio fenotípico ocurrió a tasas aceleradas en una rama específica del árbol, entonces $r > 1$ y la rama se estira. Las tasas de evolución desaceleradas son detectadas por valores en el rango $0 < r < 1$ y la rama es comprimida. Mientras que las tasas constantes de evolución ($r = 1$), por lo tanto, no modifican las longitudes de las ramas y la variación fenotípica es predicha por el árbol calibrado en el tiempo. La

inferencia de la magnitud del escalar (r) por rama del árbol filogenético se evaluó en un marco Bayesiano con cadenas de Markov y Monte Carlo (MCMC) y salto reversible, generando la distribución posterior de árboles con longitudes de ramas escaladas. MCMC se generó por 200 millones de iteraciones, con un muestreo cada 50000 iteraciones para garantizar la independencia en los parámetros del modelo. El análisis se llevó a cabo en el programa BayesTraits v4.0 (Pagel & Meade 2007), y la inspección de parámetros del modelo se llevó a cabo mediante el programa “Posprocesador” (<http://www.evolution.reading.ac.uk/VarRatesWebPP/>, 2022).

Debido a que el objetivo principal de este capítulo es determinar si hay un efecto del estado invasor sobre la tasa de evolución de los 5 rasgos evaluados, se tuvieron en cuenta sólo las tasas de evolución de las ramas terminales del árbol filogenético. Esta selección se basa en el hecho que el rasgo invasor evolucionó en tiempo reciente, posterior al origen del ser humano (hace ~500,000 años), por lo que cualquier potencial efecto de las invasiones sobre las tasas de evolución se verá reflejado solo en las ramas terminales del árbol filogenético que conectan a las especies del presente con su ancestro común más reciente.

2.2.3 Señal filogenética en las tasas de evolución

Primero se llevó a cabo un análisis para evaluar la señal filogenética de las tasas de evolución en las ramas terminales del árbol, dado que cada rama terminal viene de un ancestro común, lo que causa autocorrelación estadística dada la estructura de la filogenia (historia evolutiva compartida). Se utilizaron aproximaciones filogenéticas que permiten estimar la señal filogenética de los caracteres, mediante el parámetro filogenéticamente escalado λ (Pagel 2002). Si el carácter no evolucionó de acuerdo con las relaciones filogenéticas, este parámetro toma un valor igual a 0, es decir, la varianza observada del rasgo no guarda relación con las relaciones ancestrales. Sin embargo, si el carácter evolucionó de acuerdo con la topología y largo de rama de la filogenia, λ tomará un valor de 1, es decir, la varianza observada del rasgo se relaciona proporcionalmente con las relaciones ancestrales. Valores de λ entre 0 y 1 indicarán diferentes niveles de señal filogenética (Pagel 2002). Estos análisis se llevaron a cabo en el programa BayesTraits v4.0 (Pagel & Meade 2007). Se utilizó el factor de Bayes (B) para comparar el valor de λ observado versus $\lambda = 1$, y $\lambda = 0$, utilizando las verosimilitudes marginales de cada modelo. El valor de B se calcula como el doble de la diferencia entre la verosimilitud logarítmica marginal del modelo complejo y el modelo simple. De manera que, $B > 2$ indica evidencia positiva para el modelo complejo, $B = 5-10$ indica un apoyo fuerte y $B > 10$ se considera un apoyo muy fuerte.

2.2.4 Efecto del rasgo invasión sobre las tasas de evolución

Dado que las tasas de evolución presentan señal filogenética significativa, se realizaron ANOVAs filogenéticas para evaluar si existen diferencias significativas en la tasa de cambio en las ramas terminales (para cada uno de los 5 rasgos, tamaño corporal, rango geográfico, fecundidad, longevidad y edad de primera madurez) entre especies invasoras y no invasoras. Para esto se llevó a cabo una regresión filogenética entre la tasa de cambio (la mediana del escalar r producto de la distribución de frecuencia de valores r de la muestra Bayesiana) en las ramas terminales considerada como una variable respuesta, y el estado invasor/no invasor como variable explicatoria (variable binaria independiente). Las regresiones se realizaron con inferencia Bayesiana, lo que permite considerar la incertidumbre en la estimación de parámetros del modelo. Se generaron cadenas MCMC con 200 millones de iteraciones con un muestreo cada 50.000 iteraciones. Los coeficientes de regresión se consideraron significativos de acuerdo con un valor p_{MCMC} calculado inferior a 0.05; o cuando el valor estimado del parámetro fue mayor o menor a cero en más del 95%.

2.2.5 Dirección del cambio en ramas terminales de la filogenia

Para evaluar las tendencias evolutivas de los rasgos (tamaño corporal, rango geográfico, fecundidad, longevidad y edad de primera madurez) y la temperatura ambiental, en las ramas terminales del árbol, primero se realizó una estimación

de los estados ancestrales de cada rasgo, a través de los nodos de la filogenia cuyas ramas fueron escaladas de acuerdo con la tasa de evolución de cada rasgo. También se realizó la inferencia de la temperatura ancestral a través de los nodos de la filogenia cuyas ramas fueron escaladas de acuerdo con la tasa de evolución, que fue obtenida de la regresión del modelo de tasa variable entre la temperatura media y la latitud. Los estados ancestrales fueron inferidos con la función `fastAnc` del paquete `phytools` en Rstudio (Revell 2012). Esta función asume un modelo BM de tasa de evolución constante para la evolución de rasgos continuos. Sin embargo, dado que usamos la muestra posterior de árboles escalados obtenidos del modelo de tasa variable (VR), esto nos permite incluir la variación en la tasa de evolución al estimar los estados ancestrales en cada nodo de la filogenia (Avaria-Llatureo et al. 2021). Luego de tener los valores del estado ancestral de cada rasgo, para evaluar la tendencia de cambio evolutivo en cada rasgo desde el ancestro común más cercano, se llevó a cabo un análisis de chi cuadrado usando la frecuencia de cambio desde el rasgo ancestral al estado actual y comparar si existen diferencias significativas para especies invasoras y no invasoras de la familia Cyprinidae.

2.3 RESULTADOS

Los resultados del análisis de señal filogenética de los rasgos indican que las tasas de evolución de todos los rasgos evaluados muestran señal significativa (Tabla 1). Por otro lado, las regresiones filogenéticas para 4 de los 5 rasgos estudiados, indican que el rasgo invasividad tiene un efecto significativo sobre la tasa a la cual evolucionan dichos rasgos (Tabla 2). Específicamente, especies invasoras evolucionan a mayor tasa en el rasgo fecundidad, en donde el cambio es de 7.68 unidades promedio por millón de años en especies invasoras, mientras que en especies no invasoras dicho rasgo cambia 6.23 unidades promedio por millón de año. En los rasgos edad de primera madurez (1.27 invasores > 1.09 no invasores), rango geográfico (9.63 invasores > 4.31 no invasores) y tamaño corporal (22.13 invasores > 5.31 no invasores) se observa que especies invasoras presentan mayor tasa de evolución promedio por millón de año que los no invasores. Sin embargo, las especies invasoras muestran menor tasa de evolución de la Longevidad.

Por otro lado, los resultados del análisis de dirección del cambio de los rasgos, desde el ancestro común más reciente de cada especie, evidencian que la invasividad ha causado un patrón de aumento del tamaño corporal ($\chi^2=24.52$, $p < 0.05$) (Figura 1), el rango geográfico ($\chi^2=43.25$, $p < 0.05$) (Figura 2) y la fecundidad ($\chi^2=6.77$, $p < 0.05$) (Figura 3). En las especies no invasoras sucede lo contrario, es decir, hay una mayor frecuencia de especies que disminuyeron el tamaño

corporal (Figura 1), el rango geográfico (Figura 2) y la fecundidad (Figura 3) desde su ancestro común más reciente. Para los rasgos longevidad ($\chi^2=2.43$, $p> 0.05$) (Figura 4) y edad de primera madurez ($\chi^2=0.01$, $p> 0.05$) (Figura 5), no se encontró evidencia que soporte que el estado invasor afecte la dirección del cambio evolutivo de estos rasgos.

En cuanto a los resultados de tendencia evolutiva de la temperatura a la cual habitan especies invasoras y no invasoras, nuestros resultados indican que las especies invasoras presentan una tendencia hacia habitar lugares más fríos que sus ancestros (Figura 6). Es decir, para la mayoría de las especies invasoras, la temperatura a la cual viven actualmente es mucho menor que la temperatura a la cual vivían sus ancestros más cercanos ($\chi^2=6.69$, $p< 0.005$). Para especies no invasoras ocurre lo contrario, dado que habitan lugares más cálidos que sus ancestros con mayor frecuencia.

TABLA 1. Señal filogenética de la tasa de evolución para cada rasgo en las ramas terminales

Tasa evolución rasgos en ramas terminales	Log marginal likelihood λ_e	Log marginal likelihood λ_0	Bayes factor a favor de λ_e
Fecundidad	-2942.279 ($\lambda_e=0.3$; 0.2-0.4)	-2984.827	85.096
Longevidad	-1161.298 ($\lambda_e=0.7$; 0.5-0.8)	-1194.399	66.202
Madurez	-943.627 ($\lambda_e=0.8$; 0.7-0.9)	-1005.672	124.090
Rango	-5441.231 ($\lambda_e=0.3$; 0.2-0.4)	-5484.456	86.450

Log marginal likelihood = Logaritmo de la verosimilitud marginal que proporciona soporte a los modelos dado los datos y los parámetros considerados. λ_e = Lambda estimado, λ_0 = Lambda cero. Bayes Factor = Factor de Bayes para la comparación de los modelos evaluados, en donde, Bayes factor > 2 indica evidencia positiva para el modelo complejo, Bayes factor = 5–10 indica un apoyo fuerte y Bayes factor > 10 se considera un apoyo muy fuerte

TABLA 2. Análisis de varianza (ANOVA) filogenético.

Se evaluó el efecto de rasgo invasor sobre la tasa de evolución para cada rasgo en las ramas terminales. La tabla sustenta que la invasividad tiene un efecto significativo sobre la tasa a la cual evolucionan algunos rasgos (**pMCMC** es significativo cuando el valor estimado del parámetro fue mayor o menor a cero en más del 95%). Tasa estimada promedio no invasores/invasores = Tasa de evolución promedio estimada en las ramas terminales para cada rasgo en especies invasoras y no invasoras.

ANOVA filogenética	Tasa estimada promedio invasores	Tendencia	Tasa estimada promedio no invasores	pMCMC
Tasa de evolución fecundidad ~ Invasor	7.6840	>	6.2381	95.5
Tasa de evolución Longevidad ~ Invasor	1.9315	=	7.1555	79.6
Tasa de evolución Madurez ~ Invasor	1.2711	=	1.0980	100
Tasa de evolución Rango geográfico ~ Invasor	9.6315	>	4.3123	100
Tasa de evolución Tamaño corporal ~ Invasor	22.1219	>	5.3105	99.9

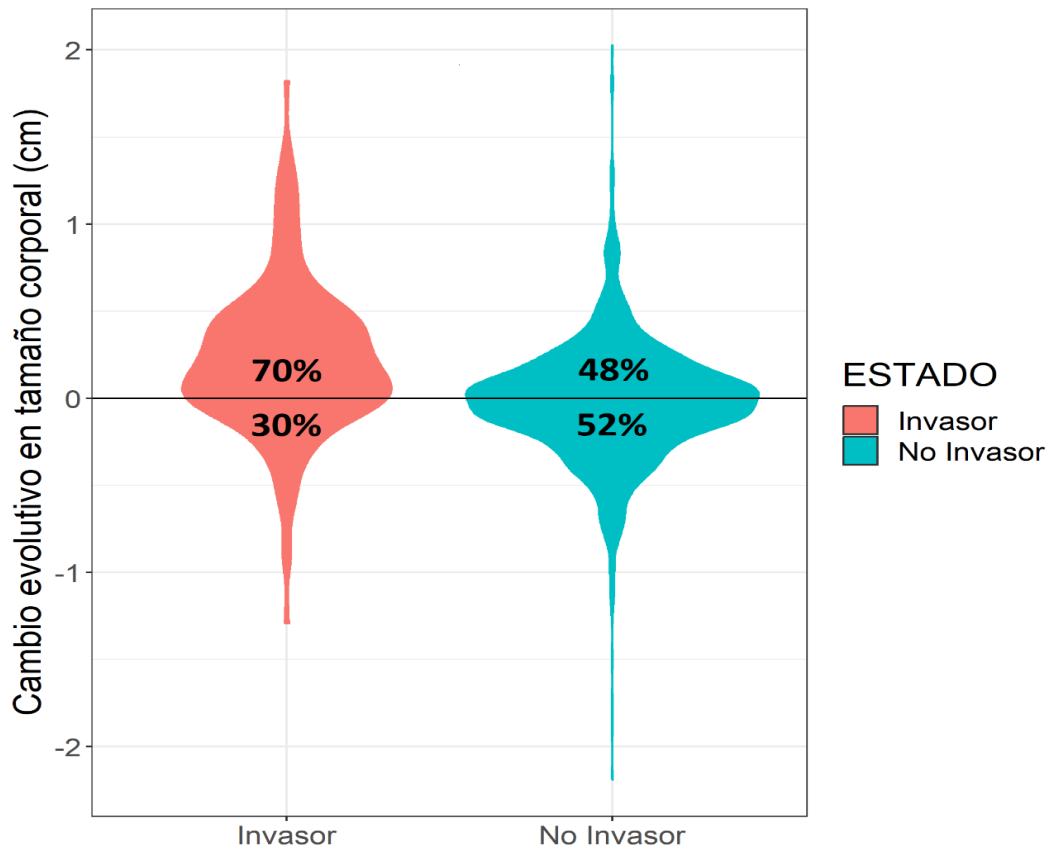


Figura 1. Tendencia evolutiva Tamaño corporal.

Especies invasoras de la familia Cyprinidae presentan mayor frecuencia de cambios hacia mayores tamaños corporales desde el ancestro común más reciente, mientras que especies no invasoras presentan mayor frecuencia de eventos evolutivos hacia tamaños más pequeños ($\chi^2=24.52$, $p < 0.05$).

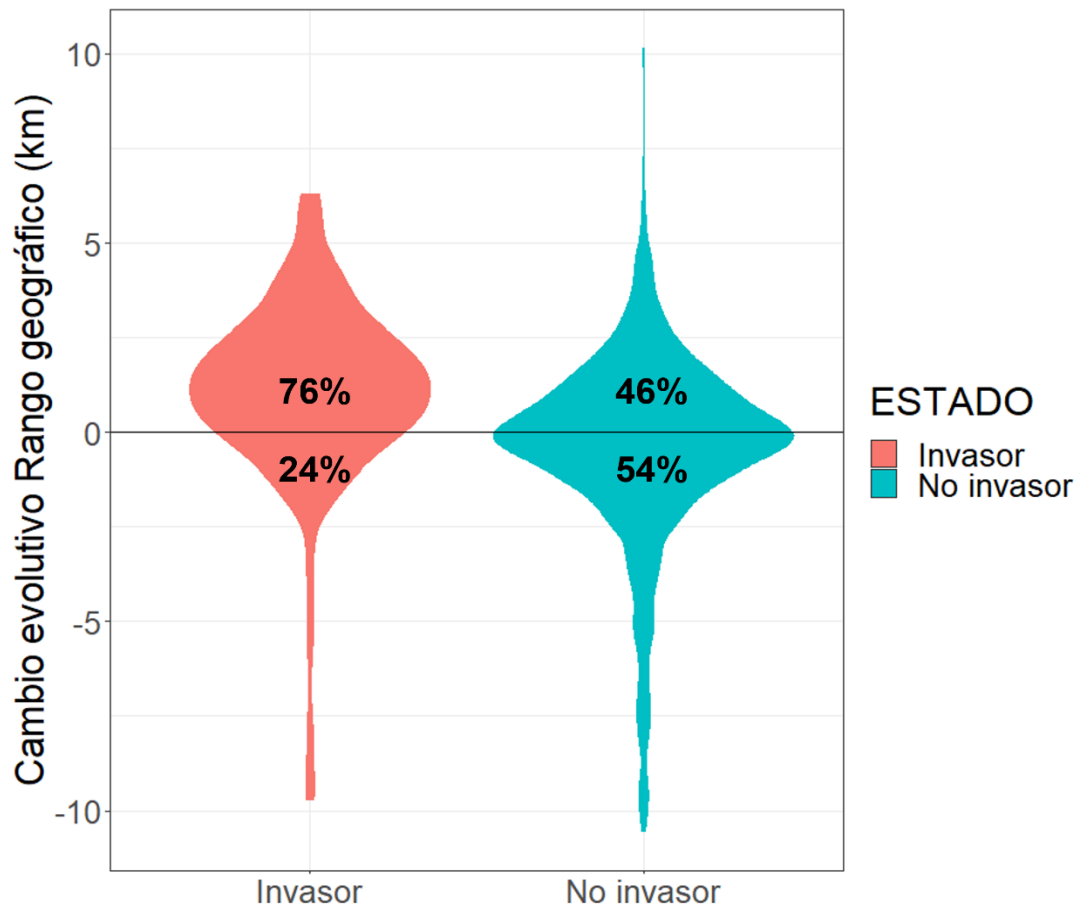


Figura 2. Tendencia evolutiva Tamaño rango geográfico.

Especies invasoras de la familia Cyprinidae presentan cambios hacia ocupar mayores rangos geográficos desde el ancestro común más reciente, mientras que especies no invasoras evolucionan hacia tener rangos de distribución geográfica más reducidos ($\chi^2=43.25$, $p < 0.05$).

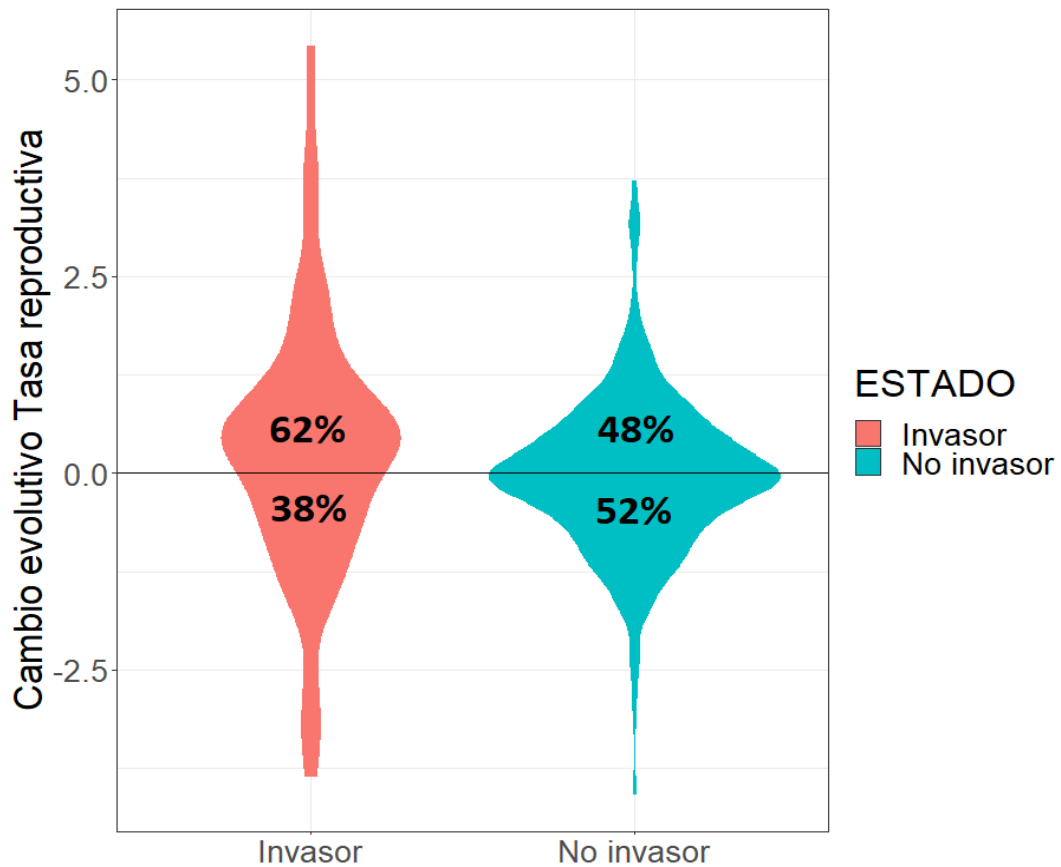


Figura 3. Tendencia evolutiva Tasa reproductiva.

Especies invasoras de la familia Cyprinidae tienen cambios evolutivos hacia mayores tasas reproductivas desde el ancestro común más reciente, mientras que especies no invasoras presentan tasas reproductivas menores ($\chi^2=6.77$, $p < 0.05$).

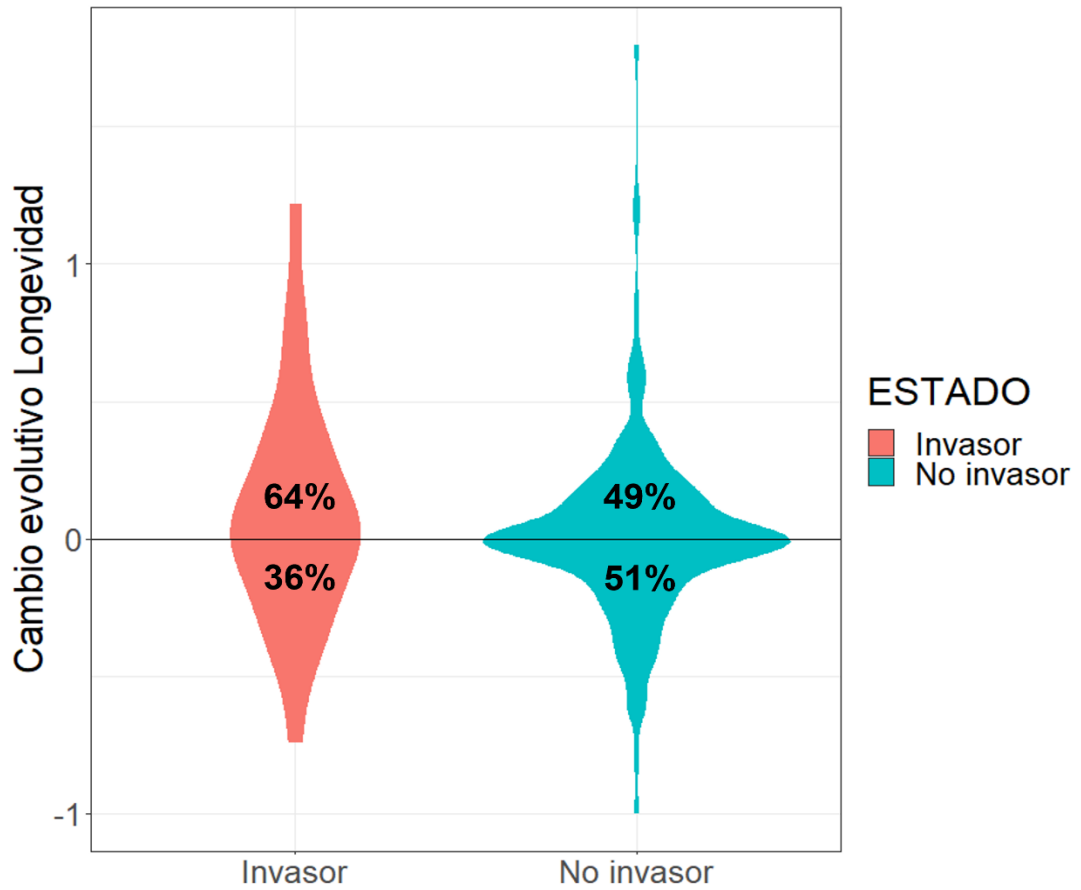


Figura 4. Tendencia evolutiva Longevidad.

Especies invasoras y no invasoras no presentan diferencias significativas en la dirección del cambio evolutivo en longevidad ($\chi^2=2.43$, $p > 0.05$).

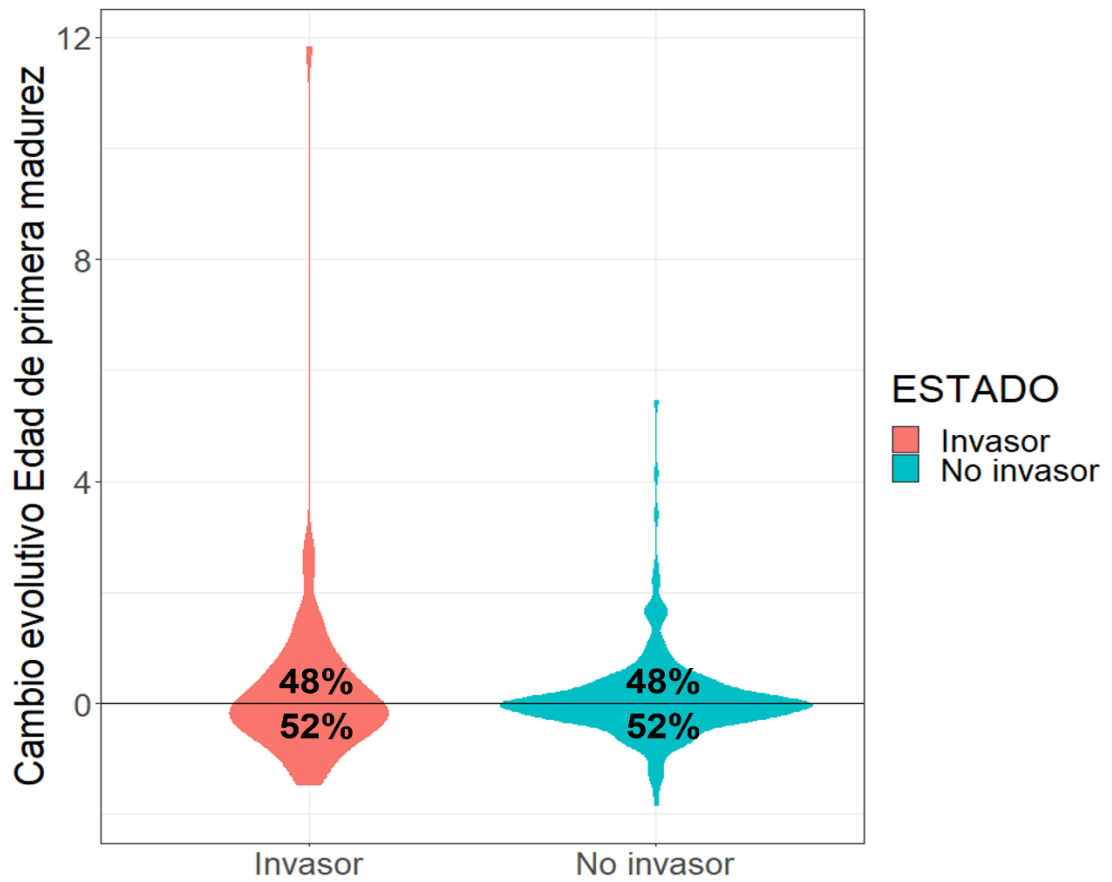


Figura 5. Tendencia evolutiva Edad de primera madurez.

Especies invasoras y no invasoras no presentan diferencias significativas en la dirección del cambio evolutivo en la edad de primera madurez ($\chi^2=0.01$, $p > 0.05$).

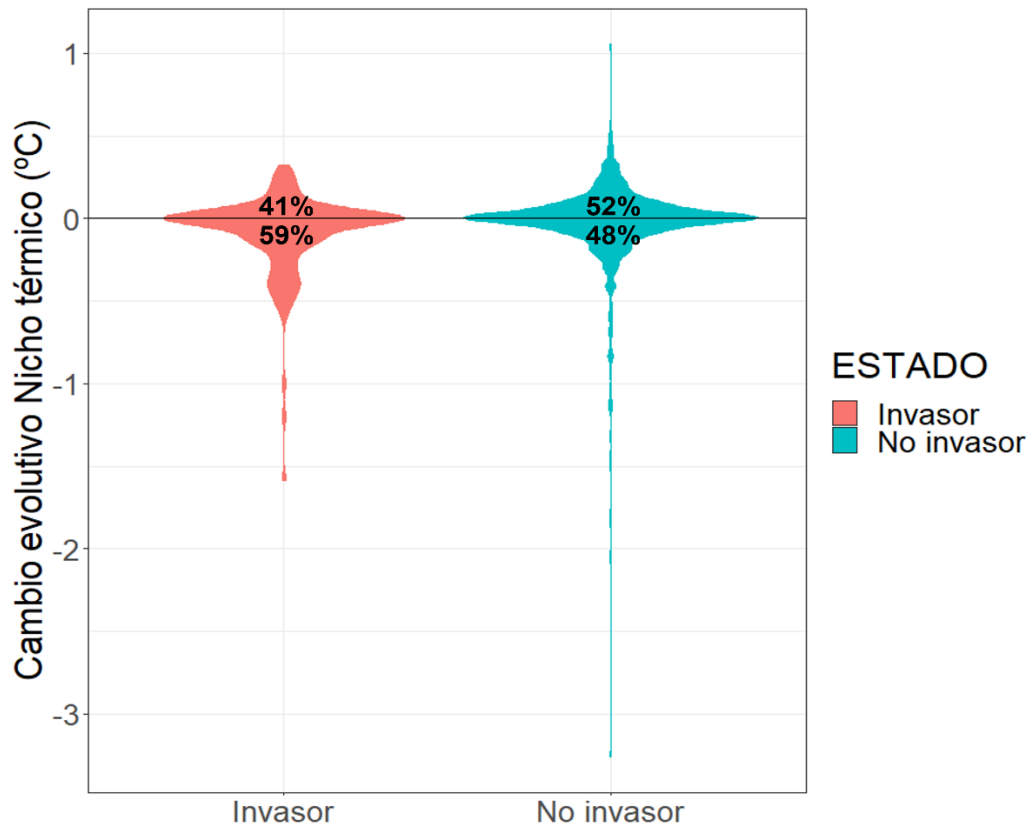


Figura 6. Tendencia evolutiva Nicho térmico.

Especies invasoras de la familia Cyprinidae presentan una tendencia hacia habitar lugares más fríos que sus ancestros más recientes, mientras que especies no invasoras han evolucionado hacia habitar nichos térmicos más cálidos ($\chi^2=6.69$, $p < 0.005$).

2.4 DISCUSIÓN

Nuestros resultados revelan que, durante el proceso de invasión de especies, rasgos como el tamaño corporal, la fecundidad, la edad de primera madurez, y el rango geográfico, han evolucionado con una fuerte señal filogenética (i.e. efecto heredable de los ancestros) y de manera acelerada desde que el hombre forma parte de la biota terrestre. Esto se debería a que cuando una especie se introduce en una nueva ubicación, experimenta cambios masivos en las condiciones bióticas y abióticas, lo cual aumenta las presiones selectivas de manera abrupta, y genera cambios fenotípicos particularmente rápidos en comparación con las poblaciones no introducidas (Carroll 2007; Cox 2013; Kinnison et al. 2008).

Los cambios evolutivos acelerados y positivos observados en los rasgos evaluados en las especies invasoras de la familia Cyprinidae serían consecuencia de su introducción a nuevas áreas, sustentando cambios profundos con base genética heredable en rasgos que están asociados al éxito de invasión. Por lo que el éxito de invasión no sólo se debería a las respuestas fenotípicas plásticas de las especies al ser introducidas en nuevos ambientes, sino también a procesos evolutivos de cambio desde los ancestros comunes más cercanos que no habitaban ambientes con antropización. Los resultados obtenidos en el presente estudio son innovadores y abren la puerta a solucionar el problema de los estudios ecológicos de las consecuencias evolutivas de las

especies invasoras, los cuales suelen confundir las causas del cambio fenotípico que las especies presentan al enfrentar un nuevo ambiente, dado que no se utilizan métodos apropiados para incorporar la componente evolutiva en el contexto de las relaciones de ancestros-no-invasores con descendientes-invasores mediados por el ser humano. Los ejemplos reportados que han intentado previamente separar las causas de estos cambios son limitados, en parte porque hasta ahora ha sido difícil distinguir el cambio evolutivo de las respuestas plásticas o ecológicas (Skelly & Freidenburg 2010). Sin embargo, la aproximación usada en el presente estudio permite determinar a escala de un linaje (e.g. Cyprinidae) la componente heredable (i.e. señal filogenética) y de cambio evolutivo (i.e. tasas de evolución) asociado a especies invasoras, lo cual complementa la definición tradicional de evolución fenotípica asociada a una base genética determinada para los rasgos (p. ej., West-Eberhard 2003) o como resultado de efectos ambientales (p. ej., inversión materna) y/o plasticidad fenotípica (Westley 2011).

Hendry et al. (2008) y Darimont et al. (2009) demostraron que, en comparación con los sistemas naturales (sin perturbaciones humanas), la magnitud del cambio fenotípico es mayor en los sistemas que experimentan perturbaciones antropogénicas. En consecuencia, dado que las invasiones biológicas son un evento de perturbación a las condiciones naturales de los sistemas biológicos, es esperable que se observen cambios o alteraciones en la

tasa evolutiva de los rasgos que favorecen el éxito de invasión de especies, como demuestran nuestros análisis. Por ejemplo, Strauss et al. (2006) revisó 31 casos donde se registraron respuestas evolutivas alteradas en especies introducidas, incluyendo insectos que evolucionan en respuesta a nuevas plantas hospedantes, plantas que evolucionan en respuesta a nuevos herbívoros, peces que evolucionan en respuesta a nuevos competidores y depredadores, y resistencia que evoluciona en respuesta a nuevas enfermedades. Las respuestas involucraron cambios morfológicos y/o fisiológicos (21 casos), cambios de comportamiento (11 casos) y cambios en rasgos de historia de vida (3 casos). De manera que, aunque no se ha evaluado del mismo modo que en el presente estudio, existe evidencia que señala que las tasas de cambio evolutivo mediadas por humanos a veces superan las tasas de evolución natural en órdenes de magnitud (Reznick et al. 1990).

Varios casos son entonces los que demuestran una evolución rápida como resultado de la actividad humana (Yoshida et al. 2003; Kinnison et al. 2008; Hendry et al. 2008; Darimont et al. 2009), y en la mayoría de los casos existirían tres requisitos de evolución por selección natural presentes: 1.- variabilidad del rasgo; 2.- que ese rasgo confiere una diferencia en la supervivencia o producción de descendencia; y 3.- el rasgo es heredable por la descendencia. En tales casos, el motor evolutivo puede girar, aunque las direcciones y la velocidad evolutivas pueden verse influidas por factores como la deriva, los caracteres

correlacionados y las presiones selectivas (Endler 1986), como el efecto que genera el humano en los paisajes naturales.

Los rangos de las especies cambian a diferentes ritmos en respuesta a la alteración antropogénica del hábitat y el cambio climático, y cuando las especies son transportadas hacia nuevos hábitats por seres humanos, además, pueden producirse fuertes presiones selectivas evolutivas y coevolutivas, principalmente si las especies dentro de la nueva comunidad tuvieron poco o ningún contacto previo (Otto 2018). Por ejemplo, independientemente de los roles relativos del cambio genético y la plasticidad, cambios fenotípicos tan grandes y rápidos, especialmente en poblaciones altamente explotadas comercialmente, tienen profundas implicaciones (Darimont et al. 2008). Específicamente, dichas alteraciones en los fenotipos también podrían generar cambios grandes y rápidos en las poblaciones y la dinámica ecológica, incluidos aquellos que afectan la persistencia de la población (Yoshida et al. 2003; Kinnison et al. 2008). En conjunto, estos diversos ejemplos ilustran la variedad de formas en que los humanos alteran indirectamente la selección al cambiar la comunidad biológica dentro de la cual viven y se reproducen las especies (Otto 2018). Nuestros resultados son coherentes con esta evidencia de escala ecológica, sustentando que los diferentes tipos de rasgos asociados a especies invasoras actuales, evolucionan a diferentes velocidades y que las perturbaciones generadas por el hombre durante la introducción de especies exóticas, generan efectos sobre las

tasas y tendencias evolutivas de estos rasgos (ver Tablas 1 y 2; Figs. 1-6), actuando como una poderosa fuerza evolutiva (Palumbi 2001; Hendry et al. 2006, 2008; Darimont et al. 2009).

Las tendencias evolutivas de los rasgos evaluados en este trabajo muestran que el movimiento de especies de un lugar a otro mediado por el ser humano tiene implicancias sobre los rasgos que subyacen el éxito de invasión, lo que genera cambios con tendencias positivas en especies invasoras (i.e aumento de tamaño corporal, rango geográfico y tasa reproductiva). Estas tendencias asociadas a especies invasoras de la familia Cyprinidae, contrastan con la tendencia general de las especies como respuesta a factores antropogénicos que impulsan las poblaciones de peces hacia tamaños corporales más pequeños producto del cambio climático o como consecuencia de habitar ambientes más cálidos (Avaria-Llautureo et al. 2021) y como consecuencia de la presión selectiva por pesca en el desplazamiento a través de las redes de enmalle (Ricker & Can 1981) que genera tasas de crecimiento más lentas y cuerpos más delgados,. Este resultado contrastante nos mostraría que las especies invasoras mediadas por el hombre pueden comportarse evolutivamente de manera distinta, y producto de su aumento en tamaño corporal, rangos de distribución y fecundidad potencialmente podrían generar mayores homogeneizaciones del paisaje que las esperadas sólo en un contexto ecológico. Este escenario de especies invasoras que presentan un

comportamiento evolutivo diferente a las especies nativas estaría poniendo en riesgo el presente y el futuro de la biodiversidad nativa global, si consideramos que nos estamos enfrentando a especies que están evolucionando hacia mayores tamaños corporales, con mayores tasas reproductivas y ampliando sus rangos a tasas más aceleradas que las especies autóctonas de cada hábitat.

Por otro lado, dado que los impactos del cambio climático y las especies invasoras en los sistemas acuáticos interactúan de manera compleja (Kolar & Lodge 2000; Stachowicz et al. 2002), las respuestas de los múltiples factores podrían hacer un impacto sinérgico de las especies invasoras. Por ejemplo, el cambio climático global hará que las temperaturas del agua sean más cálidas en hábitats de latitudes septentrionales, causando condiciones de estrés estacional para las especies de peces adaptadas a aguas frías, pero condiciones térmicas adecuadas para especies de peces de aguas cálidas no nativas (Sharma et al. 2007). Dichas especies pueden depredar o competir por los recursos alimentarios con los peces nativos, lo que lleva a la disminución o pérdida de las poblaciones de peces nativos (Jackson & Mandrak 2002). En este caso, la disminución de las especies nativas y la pérdida de poblaciones serían el resultado de los efectos sinérgicos del calentamiento climático y las especies no nativas.

Nuestros resultados muestran que especies no invasoras están más asociadas a ambientes más cálidos y presentan una tasa de evolución menor,

por lo que evolutivamente mostrarían mayor conservatismo de su nicho térmico en ambientes más estable, mientras que las especies invasoras están asociadas a ambientes fríos y cálidos y pueden acelerar más su tasa de cambio, lo que implica mayor evolvibilidad del nicho térmico, favoreciendo su habilidad de dispersión y capacidad de colonizar y habitar distintos nichos térmicos.

La atención sobre las respuestas evolutivas de las especies a los cambios ambientales se ha visto incrementada durante la última década, específicamente sobre la habilidad de algunas especies para responder al rápido cambio antropogénico global (Davis et al. 2005; Jump & Penuelas 2005; Bradshaw & Holzapfel 2006; Parmesan 2006; Reusch & Wood 2007; Hendry et al. 2008). Específicamente, las especies invasoras han servido como experimentos naturales que han demostrado la rápida evolución en rasgos en respuesta a nuevas condiciones bióticas y abióticas (Callaway & Maron 2006). En este sentido hay evidencia que sostiene que la evolución puede ser un importante componente de respuesta de las especies a diversos agentes de cambio global (Visser 2008), ya que, es probable que el ritmo del cambio evolutivo limite las respuestas ecológicas de las especies (Jump & Peñuelas 2005). Sin embargo, hasta hace poco tiempo, tanto los modelos como los estudios empíricos de las respuestas al cambio global ignoraban en gran medida el contexto evolutivo (Lavergne et al. 2010). Sin embargo, nuestro estudio ha tomado este desafío, midiendo las respuestas evolutivas de la invasión de especies utilizando modelos

filogenéticos modernos. Esto es muy relevante, considerando que estamos frente a cambios con efectos antropogénico-globales sin precedentes en la historia de la tierra, lo cual requiere medir las respuestas evolutivas de las especies para predecir mejor las consecuencias de los múltiples estresores que genera el humano en el paisaje y del futuro impacto global de las especies invasoras.

3. CAPÍTULO 2:

**ADAPTACIÓN DE PECES A NUEVOS NICHOS TÉRMICOS: ¿SON LAS
ESPECIES INVASORAS REALMENTE MÁS EVOLABLES?**

3.1 INTRODUCCIÓN

La noción general acerca del éxito de las especies invasoras plantea que el éxito depende de la capacidad para adaptarse (evolabilidad) a nuevas condiciones ambientales que experimentan abruptamente durante el proceso de invasión (Chun et al., 2007; Zenni et al. 2014; Colautti & Lau, 2015; Bock et al. 2015; Ni et al. 2018; Qiao et al. 2018; Batz et al. 2020). Este cambio de condiciones de manera abrupta se debe a que un grupo de individuos es transportado a lugares geográficos con diferentes condiciones ambientales en un periodo de tiempo corto. Por ejemplo, 10,000 especies son transportadas en agua de lastre todos los días (Streftaris et al. 2005; Richardson & Pyšek 2008; Sax et al. 2007) y muchas de estas especies se originan en áreas que se encuentran a una distancia de aproximadamente 10.000 kilómetros del lugar de introducción (Seebens et al. 2017), además se ha registrado que el tiempo de viaje promedio de un buque de carga es inferior a 5 días (Costello et al. 2022). Por lo tanto, la cantidad de cambios ambientales a la que se enfrentan las especies durante el proceso de invasión es a menudo varios órdenes de magnitud mayor que la cantidad de cambio ambiental que experimentan las especies no invasoras en sus hábitats nativos (Lin et al. 2017).

Esta hipótesis predice que especies invasoras tienen mayores tasas de cambio en el tamaño de su rango geográfico debido a la transferencia rápida de

individuos hacia lugares que están fuera de su distribución natural, mediado por vectores humanos. Por otra parte, especies invasoras también debiesen presentar mayores tasas de cambio de su nicho climático debido al cambio rápido de condiciones ambientales en la nueva área geográfica. Adicionalmente, la relación entre el proceso de ampliación de rango y adaptación a nuevas condiciones ambientales sugiere que la tasa de evolución de estos dos rasgos, rango geográfico y condiciones ambientales, debiese estar positivamente correlacionada (Gallien 2015).

Sin embargo, la tasa de cambio de nicho ambiental podría ser similar entre especies invasoras y no-invasoras si consideramos que las especies invasoras tienen restricciones generadas por factores ambientales en su rango introducido de la misma manera en que lo están en su rango nativo. Es decir, las condiciones ambientales en las que pueden sobrevivir las especies son las mismas tanto en el rango nativo como en el rango introducido (Pearman et al. 2008) debido a las restricciones fisiológicas heredadas durante su historia evolutiva, y el hecho de habitar climas similares a los de su área de distribución nativa reduce la posibilidad de un cambio de nicho en el clima exótico (Liu et al. 2020). Consecuentemente, una especie invasora puede ampliar su rango de distribución geográfica, pero seguir viviendo en condiciones óptimas para su desarrollo. Considerando este modelo de invasión alternativo, las especies invasoras deberían mostrar mayores tasas de cambio geográfico, pero tasas de evolución

de nicho similares a las de especies no invasoras debido a las restricciones históricas y evolvibilidad propias del linaje al cual pertenecen. Por lo tanto, en especies invasoras, la tasa de cambio geográfico y la tasa de evolución del nicho climático no debiesen estar correlacionadas por ser conducidas la primera por fuerzas de introducción principalmente antropogénicas y la segunda principalmente por fuerzas evolutivas y linaje dependiente asociadas al conservadurismo filogenético de nicho (e.g. Wiens & Graham 2005; Crisp & Cook 2012).

Las invasiones biológicas ofrecen una oportunidad única para entender y estudiar como especies colonizan y se adaptan a nuevos ambientes rápidamente (Kueffer et al. 2013; Richardson & Pysek 2008; Li et al. 2014). Si consideramos el escenario actual de cambio climático global, se espera que especies invasoras presenten mayores tasas evolutivas de su nicho térmico y tendencias hacia habitar lugares más cálidos, ya que algunos autores han sugerido que las diferencias en las tasas de evolución de nicho térmico entre linajes son indicativos de su capacidad relativa para adaptarse a las nuevas condiciones ambientales (Salamin et al. 2010; Lavergne et al. 2013; Quintero & Wiens 2013), y por lo tanto de invadir nuevos ambientes. Y dado que el cambio climático global está generando que las temperaturas del agua sean más cálidas en hábitats de latitudes septentrionales, entonces el tener tasas de evolución más rápidas hacia habitar ambientes más cálidos, favorecería y explicaría el actual éxito de invasión

de especies. Además, la velocidad en que algunas poblaciones pueden responder de manera adaptativa al cambio ambiental determinará su capacidad para persistir, prosperar y expandirse en un mundo rápidamente cambiante y con efecto antrópico creciente (e.g. Steffen et al. 2011; Sanderson et al. 2021), y para las especies invasoras podría ser un factor facilitador que determine el éxito de su establecimiento.

En este capítulo evaluaremos si las especies invasoras tienen mayor capacidad que las especies no-invasoras de adaptarse a nuevos nichos térmicos a medida que se han expandido a nuevas áreas. Esto implicaría que las especies invasoras se expanden más en el espacio ambiental (presentando tasas de evolución de nicho térmico mayores), lo que puede conducir a un gran aumento en el rango potencial de distribución de las especies por su capacidad de habitar nuevos ambientes. Para evaluar esta hipótesis usaremos como modelo de estudio la familia de peces Cyprinidae y métodos estadísticos filogenéticos para poner a prueba si los nuevos hábitats colonizados por las especies invasoras son similares a los de sus ancestros en cuanto a las condiciones térmicas o cambian hacia lugares más fríos o cálidos por su evolvibilidad.

3.2 METODOLOGÍA

3.2.1 Base de datos

Para evaluar la evolvibilidad de las especies invasoras en relación con su nicho térmico se recopiló una base de datos que incluyó las especies invasoras y no invasoras de la familia Cyprinidae: (1) Tamaño del rango de distribución geográfica, medido como el rango latitudinal de distribución de las especies. Este rango latitudinal se determinó como la diferencia entre el límite latitudinal superior e inferior. Para esto se obtuvieron datos para 1,155 especies desde registros geográficos disponibles en GBIF (GBIF.org. 28 October 2019) y la IUCN (2019); (2) Se obtuvo información de la historia de invasiones exitosas (153 especies con categoría “establecida” en las bases de datos) desde FishBase (Froese y Pauly 2022) (<https://www.fishbase.org/>) y de la “Base de datos global de especies invasoras” (GISD) (<http://www.issg.org>); y (3) Se obtuvieron registros de temperatura promedio anual para 1,020 especies desde la base de datos EarthEnv (Domisch et al. 2015) (<https://www.earthenv.org/>), que integra variables climáticas a nivel global para ecosistemas de agua dulce en una resolución de 1 km. En este caso consideramos la temperatura promedio anual, que es la temperatura superficial que se mide en un flujo asociado a una red de corrientes. Luego se usaron los datos de registros (polígonos) de las especies para calcular el valor medio de temperatura para cada especie por medio de la herramienta “Zonal statistics” en QGIS (QGIS.org 2020: <http://www.qgis.org>).

Para los análisis basados en métodos comparativos filogenéticos usamos la filogenia calibrada de la familia Cyprinidae obtenida desde The Fish Tree of Life (Rabosky et al. 2018) (<https://fishtreeoflife.org/>). Esta filogenia contiene 1,368 especies.

3.2.2 Estimación de tasas de evolución de la temperatura y el rango geográfico en la historia de los linajes

Se estimó la tasa de evolución de la temperatura considerando simultáneamente su relación con la latitud. Esta estimación se llevó a cabo mediante un modelo de regresión de tasas variables en un marco bayesiano (Baker et al. 2016). Este modelo está diseñado para detectar automáticamente los cambios en la tasa de evolución en un rasgo continuo después de tener en cuenta su relación con otro rasgo. El método permite la estimación simultánea de una relación general entre el rasgo de interés y otros caracteres, pero también cualquier cambio en la tasa de evolución que potencialmente explique la varianza residual de la regresión filogenética. Para obtener la tasa de evolución del tamaño del rango geográfico se realizó la estimación mediante un modelo de tasa variable (Venditti et al. 2011).

Este modelo está diseñado para detectar automáticamente instancias de cambios de la tasa de evolución fenotípica a través de cada una de las ramas

que componen la filogenia del grupo. La tasa de cambio fenotípico que ocurre en una rama se divide en dos parámetros de tasa evolutiva: un parámetro que asume que los cambios se derivan de un proceso Browniano subyacente (σ^2_b), y, por lo tanto, son cambios a tasa constante, y un segundo parámetro, r , que identifica los cambios de tasa respecto a la tasa esperada bajo el proceso Browniano (constante). Este segundo parámetro r , transforma cada rama para optimizar la tasa de cambio fenotípico a un proceso browniano. De esta manera, si el fenotipo evolucionó a una tasa mayor a lo esperado bajo la tasa constante de evolución en una rama específica del árbol, entonces $r > 1$ y la rama se estira, denotando aceleraciones en la tasa de evolución r . Por otro lado, tasas de evolución menores a la esperada bajo el proceso Browniano son detectadas por $r < 1$ y por lo tanto la rama se comprime, denotando desaceleraciones en la tasa de evolución r . De esta manera, las tasas de evolución constante no son modificadas y entonces $r = 1$, denotando un proceso Browniano puro de aumento de varianza constante.

Se utilizó BayesTraits v3.0 (Pagel et al. 2004) para detectar la magnitud y la ubicación del cambio del parámetro r en el árbol filogenético calibrado, para el rango geográfico y el nicho térmico en especies invasoras y no invasoras, usando un método Bayesiano con Cadenas de Markov y Monte Carlo (MCMC) y salto reversible (BMCMC+RJ), que genera una distribución posterior de árboles con longitudes de ramas escaladas de acuerdo a los cambios de tasas de evolución

detectadas. Se generaron 200 millones de iteraciones de MCMC, muestreando cada 50,000 iteraciones para garantizar la independencia en los parámetros del modelo.

3.2.3 Relación entre las tasas de evolución de la temperatura y la tasa de evolución del rango geográfico.

Se evaluó si las tasas evolutivas del rango geográfico de todas las especies de la familia Cyprinidae se correlacionan con las tasas de evolución del nicho térmico, como respuesta a una mayor capacidad de adaptarse a nuevas condiciones climáticas durante toda la historia evolutiva de las especies de este grupo. Para esto, primero se sumaron todas las ramas escaladas a lo largo de la historia evolutiva que generó cada especie, es decir, el cambio acumulado desde la raíz a las puntas de las ramas terminales de cada especie. La suma de ramas escaladas se estimó en el árbol consenso para cada rasgo (i.e. Rango geográfico y temperatura promedio del hábitat). La suma de estas ramas, llamado *pathwise-rate*, es una medida de los cambios totales en las tasas de cambio histórico que ha experimentado una especie durante el curso de su evolución (Baker et al. 2015). Estas estimaciones se realizaron en el paquete *Adhepylo* implementado en R (Jombart et al. 2022). Luego, la relación histórica entre los *pathwise-rates* de la temperatura y el tamaño del rango geográfico de las especies de la familia Cyprinidae se estimó mediante una regresión filogenética en el programa

BayesTraits v3.0 (Pagel et al. 2004). Se consideró la tasa de evolución de la temperatura como variable respuesta y el pathwise rate del rango geográfico como variable explicativa. Se corrieron 100 millones de iteraciones de MCMC, muestreando cada 25,000 iteraciones y descartando 1,000,000 como burn-in para garantizar la independencia en los parámetros del modelo.

3.2.4 Relación entre las tasas de evolución de la temperatura y el rango geográfico en la historia más reciente de los linajes

Con el objetivo de evaluar el efecto de la historia propia de las especies actuales (posterior al más reciente común ancestro de las especies), independiente de la historia compartida (previo al más reciente común ancestro de las especies), sobre la relación entre el cambio de nicho térmico y el cambio de rango geográfico, se llevó a cabo una regresión filogenética considerando las tasas de evolución de la temperatura y el rango geográfico solo en las ramas terminales de la filogenia. Este análisis se implementó dado que el impacto del carácter invasor de las especies es principalmente debido al factor humano (i.e., efecto antropogénico), lo cual se encuentra asociado a la historia más reciente de las especies, posterior al ancestro común con sus respectivas especies hermanas. Para la regresión filogenética se usaron los valores de la mediana del escalar r (tasa de evolución) en las ramas terminales, considerando la tasa de evolución de la temperatura como variable respuesta y la tasa de evolución del rango

geográfico junto con el estado invasor/no invasor como variables explicativas. En este caso se evaluaron 3 modelos, desde el más complejo hasta el más simple: 1) modelo con 3 variables predictoras (tasas de evolución del rango, estado invasor/no invasor, interacción); 2) modelo con 2 variables predictoras (tasas de evolución del rango, estado invasor/no invasor); y 3) modelo con 1 variable predictora (tasas de evolución del rango). Para seleccionar el modelo adecuado para explicar la relación, se corrió primero el modelo más complejo (que incluye todas las variables predictoras consideradas), luego se volvió a implementar una nueva regresión filogenética sin considerar las variables predictoras que no fueron significativas en el modelo anterior (tablas 2 y 3). Las regresiones se realizaron con inferencia Bayesiana, lo que permite considerar la incertidumbre en la estimación de parámetros del modelo. Se generaron 200 millones de iteraciones de MCMC con un muestreo cada 50,000 iteraciones. Los coeficientes de regresión se consideraron significativos de acuerdo con un valor p_{MCMC} calculado inferior a 0.05.

3.2.5 Dirección del cambio en la historia más reciente de los linajes

Para evaluar la tendencia evolutiva del tamaño del rango geográfico y la temperatura en la historia más reciente de los linajes se usaron las ramas terminales del árbol, primero se realizó una estimación del estado ancestral de cada rasgo, a través de los nodos de la filogenia cuyas ramas fueron escaladas de acuerdo con la tasa de evolución del rango geográfico y la temperatura,

respectivamente. Los estados ancestrales fueron inferidos con la función `fastAnc` del paquete `phytools` en Rstudio (Revell 2012). Esta función asume un modelo BM de tasa de evolución constante para la evolución de rasgos continuos, pero al usar el árbol escalado estima los ancestros en función de la heterogeneidad de la tasa de cambio observada en las diferentes ramas del árbol filogenético. En este caso usamos el árbol de consenso escalado que fue obtenido del modelo de tasa variable (VR), que incluye la variación en la tasa de evolución de cada rasgo y se incorpora a la estimación de los estados ancestrales en cada nodo de la filogenia (Avaria-Llautureo et al. 2021). Luego de tener los valores del estado ancestral del rango geográfico y la temperatura, se estimó la frecuencia de cambios positivos o negativos desde el rasgo ancestral (nodo) al estado actual (tip de la filogenia) para comparar el efecto de especies invasoras y no invasoras de la familia Cyprinidae en la tendencia del cambio a través de un análisis de chi-cuadrado con el fin de evaluar si existen diferencias significativas entre estos dos tipos de especies. Además, para evaluar si las diferencias de cambio neto en los rasgos eran significativamente diferentes de cero, se llevó a cabo un test de signos para cada grupo (invasor – no invasor), en cada rasgo.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Relación entre las tasas de evolución de la temperatura y la tasa de evolución del rango geográfico en la historia de los linajes.

Los resultados muestran que hay una relación histórica significativa entre la tasa evolutiva del tamaño del rango geográfico y la temperatura, es decir existe un acoplamiento en el cambio evolutivo de estos dos rasgos (evolución acoplada). Esto implica que a través de toda la historia evolutiva de la familia Cyprinidae se observa que cada vez que hay un cambio en el tamaño del rango geográfico de las especies, se genera un cambio en la temperatura a la cual han habitado estos peces (Tabla 3, Fig. 7).

TABLA 3. Modelo de regresión filogenética (pathwise rate) que evalúa el efecto de la tasa de evolución del rango geográfico en la tasa de evolución de la temperatura a través de toda la historia evolutiva de la familia Cyprinidae.

Respuesta	Predictores	Tasa evolución t^0	Pendiente	pMCMC
Tasa de evolución temperatura	β Tasa de evolución Rango geográfico	1.826	0.384	100

pMCMC es significativo cuando el valor estimado del parámetro fue mayor o menor a cero en más del 95%). **Tasa evolución t^0** = Tasa de cambio promedio estimada de la temperatura a la cual han habitado los Ciprínidos través de la historia evolutiva.

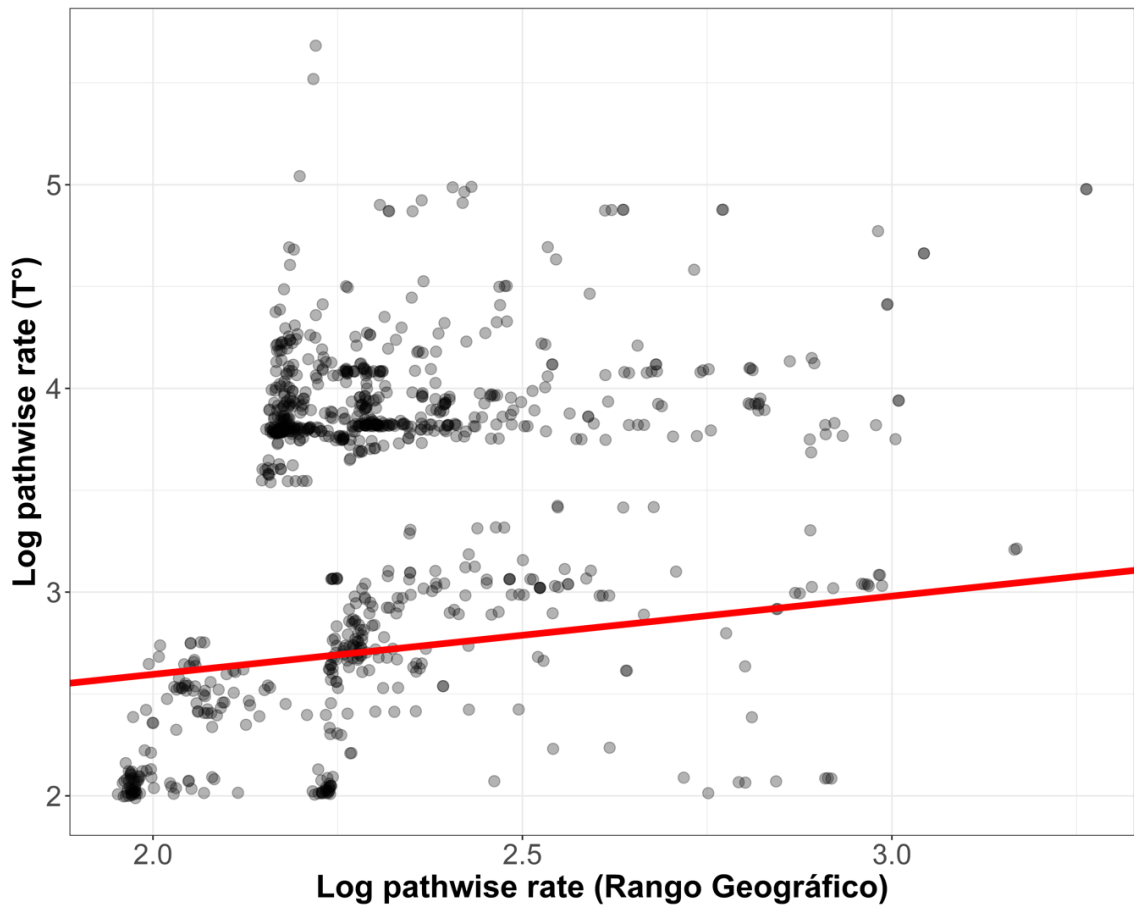


Figura 7. Peces Ciprínidos han presentado mayor tasa de cambio en la temperatura cada vez que hay un cambio en el tamaño del rango geográfico, a través de la historia evolutiva de este grupo.

Regresión filogenética sustenta que el pathwise rate de la temperatura esta positivamente correlacionado con el pathwise rate del tamaño del rango geográfico (pMCMC= 100). La línea roja representa la pendiente media estimada a partir de la distribución posterior de pendientes filogenéticas.

3.3.2 Efecto del rasgo invasión sobre la tasa de evolución de la temperatura y el rango geográfico en la historia más reciente de los linajes.

En cuanto a la tasa de evolución de la temperatura en las ramas terminales, los resultados indican que no hay diferencias significativas entre especies invasoras y no invasoras. Específicamente la tasa de cambio de la temperatura a la cual viven las especies invasoras es de 0.597 unidades de cambio promedio por millón de años, mientras que en especies no invasoras dicho rasgo cambia 0.595 unidades promedio por millón de año (Tabla 4, Fig. 8). Ambos grupos de especies no presentan diferencias significativas y muestran una tasa de cambio similar en el nicho térmico en el que habitan ($pMCMC= 50.9$). Por otro lado, para la tasa de evolución del rango geográfico se encontró que el rasgo invasividad tiene un efecto significativo (Fig. 9). En este sentido, especies invasores evolucionan a mayor tasa, en donde el cambio es de 9.63 unidades promedio por millón de años en especies invasoras, mientras que en especies no invasoras dicho rasgo cambia 4.31 unidades promedio por millón de año ($pMCMC= 100$).

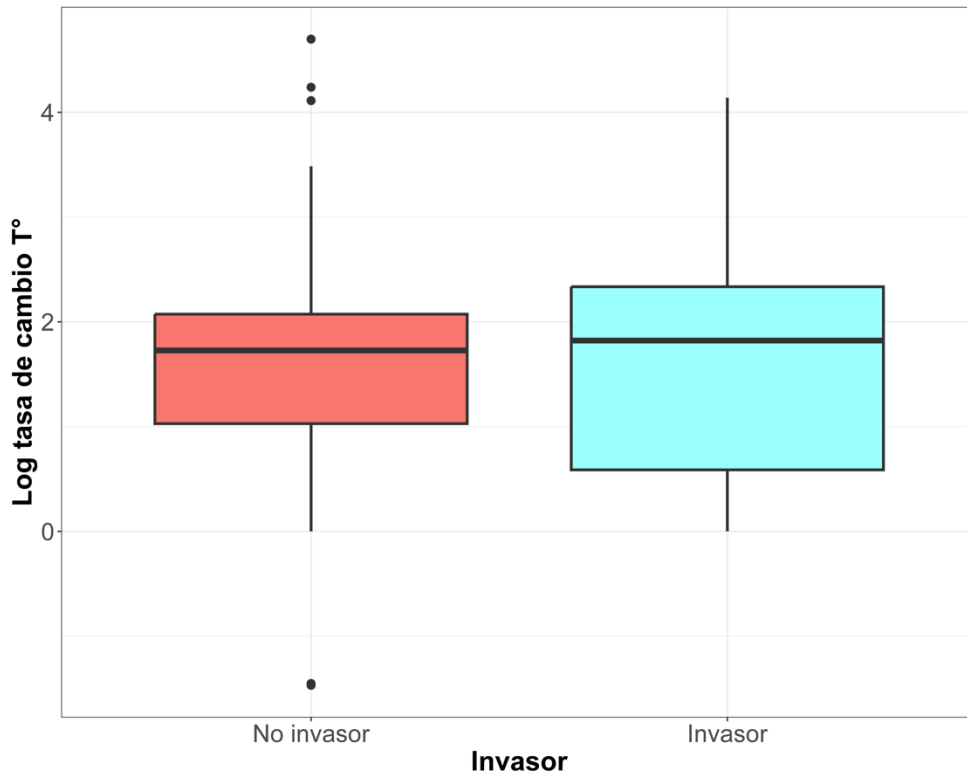


Figura 8. Efecto de rasgo invasor sobre la tasa de evolución de la temperatura en las ramas terminales.

Los resultados sustentan que la invasividad no tiene un efecto significativo sobre la tasa a la cual evoluciona la temperatura en las ramas terminales ($p_{MCMC} = 50.9\%$. Este valor es significativo cuando el valor estimado del parámetro fue mayor o menor a cero en más del 95%).

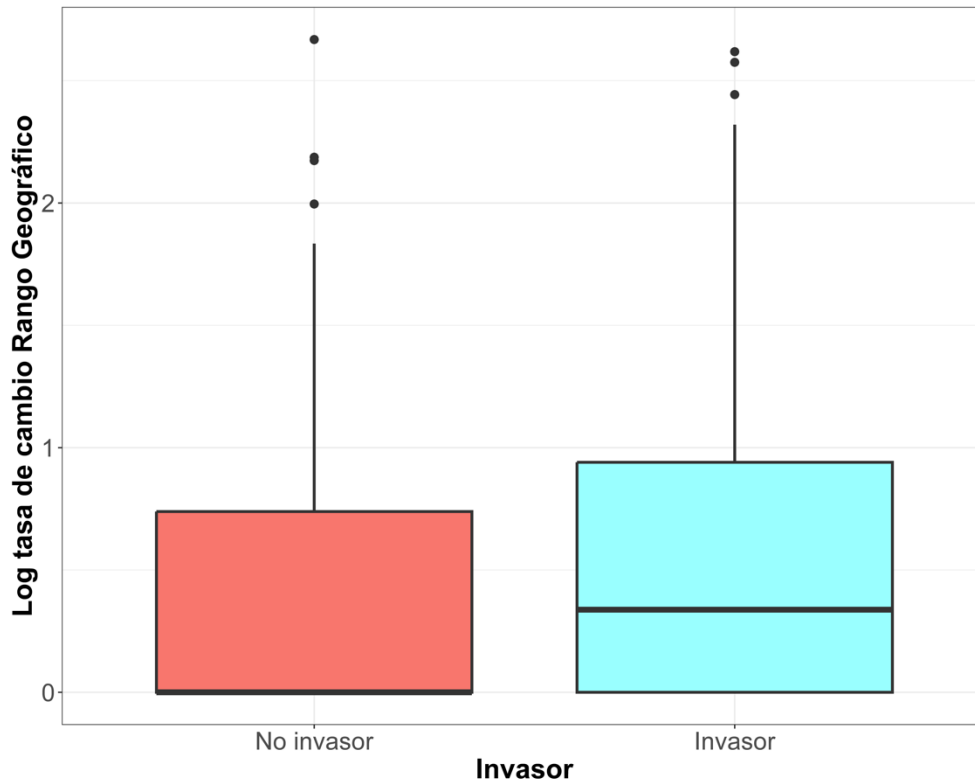


Figura 9. Efecto de rasgo invasor sobre la tasa de evolución del rango geográfico en las ramas terminales.

Los resultados sustentan que la invasividad tiene un efecto significativo sobre la tasa a la cual evoluciona el rango geográfico en las ramas terminales ($p_{MCMC} = 100\%$. Este valor es significativo cuando el valor estimado del parámetro fue mayor o menor a cero en más del 95%).

3.3.3 Relación entre las tasas de evolución de la temperatura y el rango geográfico en la historia más reciente de los linajes.

Los resultados del análisis de regresión indican que la tasa de cambio del rango geográfico tuvo un efecto positivo sobre la tasa de cambio de la temperatura en las ramas terminales ($pMCMC= 100$), es decir, que a medida que las especies de peces Ciprínidos van cambiando de rango geográfico, también van cambiando la temperatura a la cual viven, sin embargo, el proceso de cambio en ambas tasas es similar tanto para especies invasoras como no invasoras ($pMCMC= 50.9$) (Tabla 4). Es decir, si bien existe una relación positiva entre ambas tasas (Tabla 5, Fig. 10), las especies invasoras y no invasoras no difieren en su capacidad para colonizar nuevos ambientes térmicos cada vez que presentan un cambio en su rango geográfico. Esto indicaría que el rasgo invasor no ha alterado la dinámica del proceso evolutivo presente en toda la historia de la familia Cyprinidae, en la cual se observa una relación positiva a través de toda la historia (ver Fig. 7). Por otra parte, la distribución de los puntos en el espacio bivariado nos indica que durante la historia reciente las especies de la familia Cyprinidae tienen un límite máximo en el cambio de la T^0 de 4.7 veces la tasa de cambio browniana, es decir, un cambio máximo de 2.9 °C en el tiempo reciente (Fig.10), y en el rango geográfico de tienen un límite máximo de 2.7 veces la tasa de cambio browniana, es decir, un cambio máximo de 99 km².

TABLA 4. Modelo de regresión filogenética que evalúa el efecto de la tasa de evolución del rango geográfico en la tasa de evolución de la temperatura incluyendo el efecto de la invasividad, en las ramas terminales de la filogenia de la familia Cyprinidae.

Respuesta	Predictores	Tasa evolución t ⁰ no invasores	Tasa evolución t ⁰ invasores	pMCMC	Pendiente no invasores	Pendiente invasores	pMCMC
Tasa de evolución temperatura	β Tasa evolución Rango geográfico + β Invasor + β interacción	0.595	0.597	50.9	0.425	0.416	100

pMCMC es significativo cuando el valor estimado del parámetro fue mayor o menor a cero en más del 95%. **Tasa evolución t⁰ no invasores/invasores** = Tasa de evolución promedio estimada de la temperatura en las ramas terminales a la cual viven las especies invasoras y no invasoras.

TABLA 5. Modelo de regresión filogenética que evalúa el efecto de la tasa de evolución del rango geográfico en la tasa de evolución de la temperatura sin considerar el efecto de la invasividad, en las ramas terminales de la filogenia de la familia Cyprinidae.

Respuesta	Predictores	Tasa evolución t ⁰	Pendiente	pMCMC
Tasa de evolución temperatura	β Tasa de evolución Rango geográfico	0.596	0.422	100

pMCMC es significativo cuando el valor estimado del parámetro fue mayor o menor a cero en más del 95%. **Tasa evolución t⁰** = Tasa de evolución promedio estimada de la temperatura en las ramas terminales a la cual viven las especies invasoras y no invasoras.

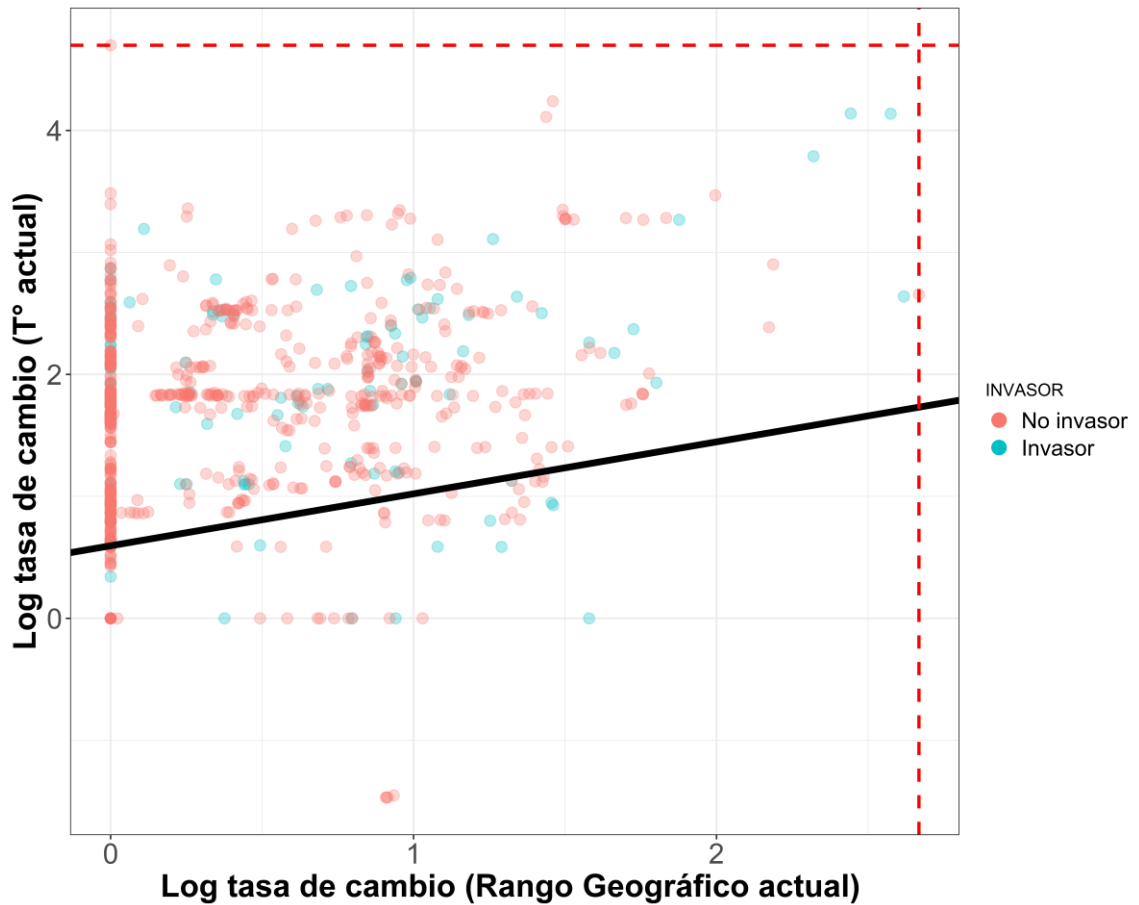


Figura 10. Peces Ciprínidos han presentado mayor tasa de cambio en la temperatura cada vez que hay un cambio en el tamaño del rango geográfico, en la historia reciente de los Ciprínidos (ramas terminales de la filogenia), pero no hay diferencias entre especies invasoras y no invasoras.

Regresión filogenética sustenta que la tasa de cambio de la temperatura esta positivamente correlacionada con la tasa de cambio del tamaño del rango geográfico (**pMCMC= 100**), pero no existe un efecto significativo de la invasividad en dicha relación (**pMCMC= 50.9**). La línea negra representa la pendiente media estimada a partir de la distribución posterior de pendientes filogenéticas. La línea punteada rojo indica los límites máximos en la aceleración de la tasa de cambio de cada rasgo.

3.3.4 Dirección del cambio en la historia más reciente de los linajes

Los resultados del análisis de dirección del cambio del rango geográfico a través de la historia reciente de cada especie, muestran que hay diferencias significativas en el patrón de aumento del tamaño de rango geográfico entre especies invasoras y no-invasoras ($\chi^2=43.25$, $p < 0.05$) (Fig. 11). Las especies invasoras han presentado cambios hacia ocupar mayores áreas en su rango geográfico, y las especies no invasoras han evolucionado hacia tener rangos de distribución más pequeños que su ancestro común más reciente. Los resultados del análisis de dirección del cambio de la temperatura a través de la historia reciente de cada especie, muestran que hay diferencias significativas en el patrón de especies invasoras y no-invasoras ($\chi^2=6.69$, $p < 0.005$) (Fig. 12). En cuanto a los resultados de tendencia evolutiva de la temperatura a la cual habitan especies invasoras y no invasoras, nuestros resultados indican que las especies invasoras presentan una tendencia hacia habitar lugares más fríos que sus ancestros, es decir, para la mayoría de las especies invasoras, la temperatura a la cual viven actualmente es mucho menor que la temperatura a la cual vivían sus ancestros más cercanos. Para especies no invasoras ocurre lo contrario, dado que habitan lugares más cálidos que sus ancestros con mayor frecuencia (Fig. 12).

De esta manera, las especies invasoras han aumentado su rango geográfico ($p < 0.05$) (Fig. 11) abarcando nichos térmicos más fríos ($p < 0.05$) (Fig. 12). Y las no-invasoras han disminuido sus rangos geográficos ($p < 0.05$) (Fig. 11) sin cambiar

sus nichos térmicos ($p > 0.05$) (Fig. 12). Por lo tanto, ambas categorías de especies presentan una evolvibilidad distinta, favoreciendo la adaptación rápida de las especies invasoras a nuevas condiciones ambientales.

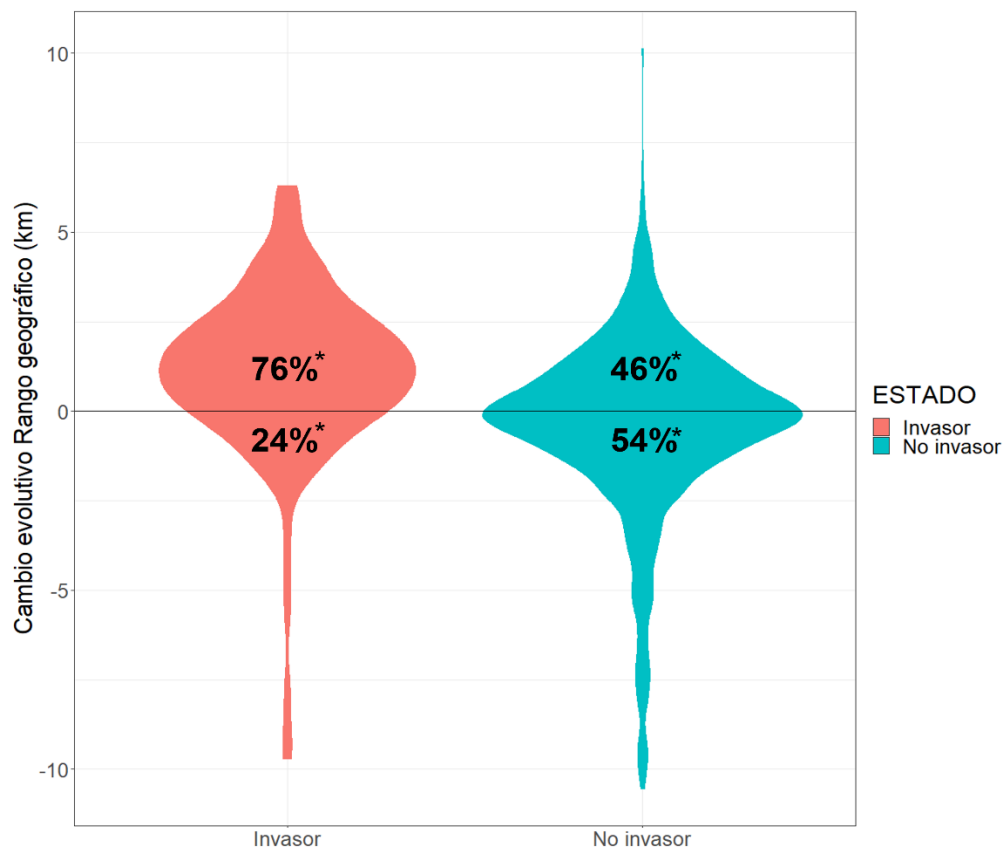


Figura 11. Tendencia evolutiva Tamaño rango geográfico.

Especies invasoras de la familia Cyprinidae presentan cambios hacia ocupar mayores rangos geográficos desde el ancestro común más reciente, mientras que especies no invasoras evolucionan hacia tener rangos de distribución geográfica más reducidos ($\chi^2=43.25$, $p < 0.05$). *el cambio neto en el tamaño del rango geográfico es significativamente diferente de cero para especies invasoras

(test de signos, $S=36$; $p= 4.318e^{-10}$) y no invasoras (test de signos, $S=539$; $p=0.02$).

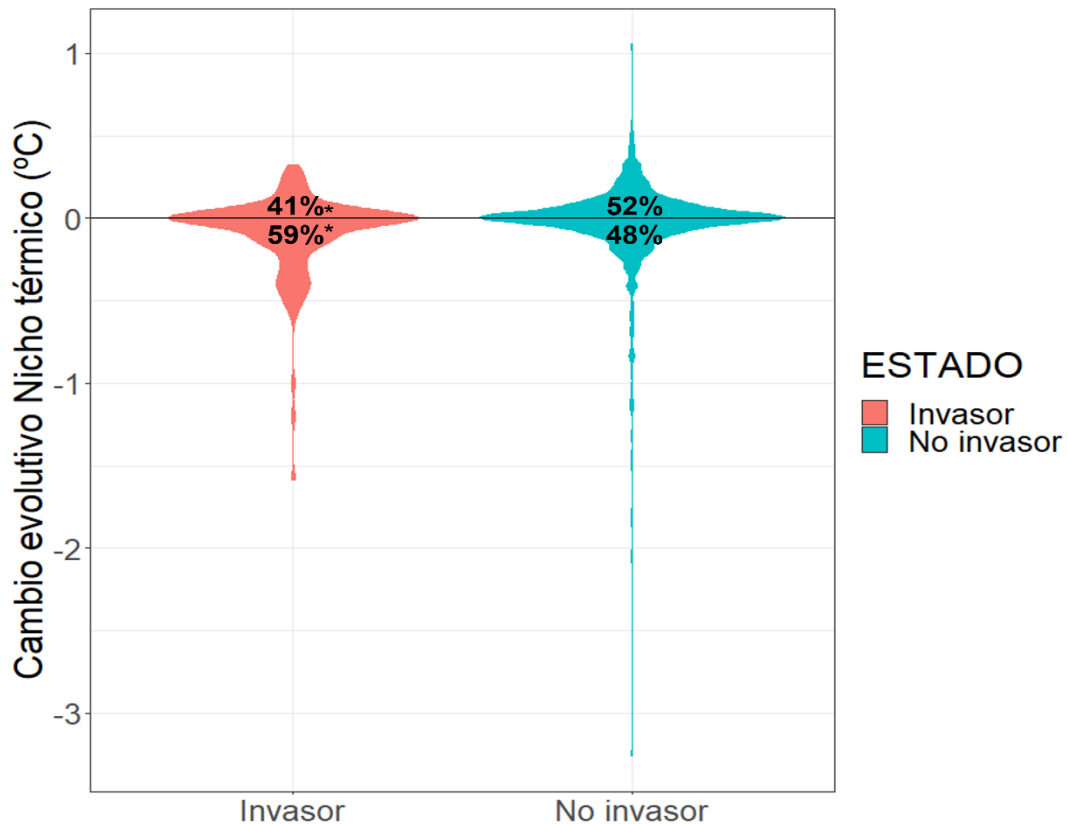


Figura 12. Tendencia evolutiva Nicho térmico.

Especies invasoras de la familia Cyprinidae presentan una tendencia hacia habitar lugares más fríos que sus ancestros más recientes, mientras que especies no invasoras han evolucionado hacia habitar nichos térmicos más cálidos ($\chi^2=6.69$, $p< 0.005$). *el cambio neto en el nicho térmico es significativamente diferente de cero (test de signos, $S=85$; $p=0.02$) para especies invasoras. En especies no invasoras este cambio no es significativamente diferente de cero, por lo que las diferencias observadas se deben al azar (test de signos, $S=419$; $p=0.02$).

4. DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio sustentan que no hay diferencias en la tasa de evolución histórica de la temperatura a la cual habitan linajes de Ciprínidos invasores y no invasores, es decir, el carácter invasor de algunos linajes no altera la tasa de cambio evolutivo del nicho térmico; y por lo tanto, la respuesta de las especies al calentamiento global es dependiente de su historia evolutiva integrada y no de los efectos del Antropoceno. Estos resultados no sustentan la propuesta de Gallien et al. (2015), quienes sugieren que el proceso acelerado y frecuente de cambio de hábitats al que se someten las especies invasoras puede alterar la dinámica adaptativa a nuevos climas, favoreciendo procesos evolutivos más rápidos. En consecuencia, el cambio de nicho térmico de las especies invasoras no presenta diferencias respecto de las especies no-invasoras en el momento en que cambian o expanden sus rangos de distribución históricos, y ambos grupos aumentan su tasa de cambio evolutivo del nicho térmico cuando cambian el rango.

La importancia de entender que tan rápido puede evolucionar el nicho térmico de las especies está relacionado con la rapidez con la que está cambiando el clima de la Tierra (Peterson 2011). Por ejemplo, dado que el actual cambio acelerado de temperatura global puede crear condiciones locales desfavorables para las especies, entonces la capacidad de adaptación local a nuevas condiciones

climáticas podría definir el futuro de muchas especies. De manera que, la tasa de cambio de la temperatura puede ser un factor determinante en el éxito adaptativo durante la colonización de nuevas áreas, independiente de si la expansión del rango geográfico es mediada por vector humanos o naturales. Por otro lado, el cambio climático también podría favorecer condiciones térmicas adecuadas para permitir que aquellas especies que presentan mayor capacidad de dispersión y alta capacidad adaptativa a nuevos ambientes logren potenciar sus habilidades y ampliar sus rangos de distribución (Bellard et al. 2012), lo cual depende primero de la historia evolutiva integrada de los linajes (Fig. 7) y segundo de su historia reciente (Figs. 10, y 11).

Es importante destacar que nuestro estudio se centró en la tasa de evolución de la temperatura en la historia más reciente de los linajes en la filogenia de los Ciprínidos. Futuras investigaciones podrían explorar otros aspectos de la evolución de la temperatura, como las respuestas adaptativas en diferentes etapas del proceso de invasión (introducción, establecimiento e invasión), sin embargo, las bases de datos con esta información aún son limitadas. En cuanto al tamaño del rango geográfico encontramos que es un rasgo que si ha visto modificado sus tasas y tendencias evolutivas de manera diferente para especies invasoras y no invasoras (Figs. 9 y 11). En este sentido especies invasoras presentan una tasa de cambio mayor y ocupan mayores rangos geográficos desde el ancestro común más reciente que especies no invasoras, lo cual tiene

sentido si pensamos en el cambio acelerado de rango geográfico al que se enfrentan las especies invasoras cada vez que son movidas por el ser humano. Nuestro estudio sustenta que, aunque la capacidad de dispersión es un atributo que tienen casi todas las especies del planeta, el efecto antropogénico altera el proceso natural de colonización de hábitats, generando cambios en la tasa de cambio evolutiva del rango geográfico; observándose que las especies invasoras han aumentado significativamente sus rangos de distribución durante la historia más reciente de los linajes, mientras que las especies no-invasoras lo han disminuido significativamente (Fig. 11).

Los patrones biogeográficos actuales dependen de las variaciones en la distribución geográfica de las especies a lo largo del tiempo, y desempeñan un papel fundamental en la evolución y origen de los linajes (Wiens & Donoghue 2004), por lo que las variaciones observadas en la tasa de evolución del rango en especies invasoras podrían cambiar los patrones naturales de la distribución de la biodiversidad, hecho constatado en el aumento significativo observado de sus rangos en la historia reciente, y en numerosos estudios ecológicos a escala local y regional. Sin embargo, este efecto de las especies invasoras se debe finalmente a los efectos antropogénicos, que incluso modifican las respuestas de escala de largo plazo evolutivo en el rango de distribución (Fig. 11). Uno de los impactos más profundos de la actividad humana en el planeta ha sido la reorganización de su biota, mediante la transferencia de especies a regiones

fuera de sus áreas de distribución natural. En muchos casos, esto ha resultado en expansiones drásticas del rango de distribución de las especies (Stohlgren et al. 2011). En consecuencia, se espera que las áreas de distribución de las especies se desplacen en respuesta a los cambios globales generados por el ser humano, reconfigurando la biodiversidad del planeta por cambios en las respuestas evolutivas de las especies y los efectos directos e indirectos de las especies invasoras. De hecho, muchas especies ya han ampliado tanto su distribución latitudinal como longitudinal, comportándose como especies invasoras; y en cambio, otras especies han disminuido sus rangos por efectos de las invasiones biológicas o por una baja evolvibilidad y plasticidad de los rasgos asociados a la dispersión y colonización. Esto último queda de manifiesto en la disminución significativa de los rangos de distribución observados en el presente estudio para las especies no-invasoras de Ciprínidos durante su historia reciente (Fig. 11). Por tanto, es crucial mejorar nuestra comprensión de los límites y la dinámica evolutiva del cambio en el rango que afecta la distribución de las especies, y sobre todo discernir *a priori*, dada las tasas de evolución histórica del rango, qué especies podrían probablemente convertirse en invasoras y amplificar el efecto del cambio climático en los patrones de la biodiversidad.

Los resultados que obtuvimos en la tasa de evolución del rango geográfico son consistentes con investigaciones previas que han demostrado que las especies invasoras tienen una mayor capacidad de colonizar nuevos hábitats y expandir

su distribución geográfica rápidamente (Roman & Darling 2007; Blackburn et al. 2011). Además, otros estudios también han demostrado que las especies invasoras tienden a tener tasas de evolución más rápidas en varios rasgos adaptativos en comparación con las especies no invasoras (Callaway & Maron 2006; Strauss et al. 2006; Hendry et al. 2008 y Darimont et al. 2009); y nuestro estudio demuestra que estos cambios en las tasas evolutivas se generan en la historia idiosincrática de cada linaje actual, desde el ancestro común más reciente, o en el periodo en el cual las especies efectivamente han tenido contacto con el ser humano o con los cambios que hemos provocado en el paisaje.

La capacidad invasora de una especie puede estar relacionada con características específicas que promueven su éxito en la colonización y el establecimiento en nuevos entornos. Estas características pueden incluir una alta plasticidad fenotípica, una mayor variabilidad genética y la capacidad de utilizar una amplia gama de recursos (Colautti & Lau 2015). Además, las especies invasoras pueden enfrentar presiones selectivas diferentes y una competencia más intensa en comparación con las especies no invasoras, lo que puede favorecer cambios evolutivos más rápidos en el tamaño de su rango geográfico (Lee 2002; Ricciardi & Atkinson 2004).

Por otro lado, la relación evolutiva entre la tasa de evolución de la temperatura y la tasa de evolución del rango geográfico nos muestra una clara evolución acoplada entre los dos rasgos a través de toda la historia evolutiva de estos peces, independiente de si son o no invasoras. A medida que las especies cambian de rango geográfico, los peces de esta familia han experimentado una tasa evolutiva más rápida en la temperatura a la cual habitan. Estos resultados sugieren que cambios en la distribución geográfica de los Ciprínidos pueden haber impulsado adaptaciones a diferentes temperaturas a lo largo del tiempo. Sin embargo, estos cambios tienen límites impuestos tanto por la historia antigua (Fig. 7), como reciente (Fig. 10) de los linajes.

La relación evolutiva entre la tasa de cambio del tamaño del rango geográfico y la temperatura de hábitat en los peces Ciprínidos puede explicarse por varios mecanismos. Uno de ellos es la selección natural, donde las especies se adaptan a diferentes condiciones térmicas mediante cambios en su distribución geográfica. Estudios anteriores han demostrado que la temperatura es un factor clave que influye en la distribución de los peces de agua dulce (Rodríguez-Munoz et al. 2001; Ohlberger et al. 2008; Aigo et al. 2014; Trigal & Degerman 2015). En ambientes más cálidos, las especies de la familia Cyprinidae podrían haber evolucionado para colonizar nuevos rangos geográficos en busca de hábitats óptimos y recursos disponibles. Sin embargo, el efecto antropogénico habría cambiado la respuesta de colonización en la historia reciente de los Ciprínidos,

aumentando significativamente la colonización de nichos térmicos más fríos en las especies invasoras y sin cambio significativo para las especies no-invasoras con respecto a sus ancestros directos.

La temperatura puede tener un impacto directo en los procesos fisiológicos y metabólicos de los peces (van de Pol et al. 2017; Kovacevic 2019; Neubauer 2019). Un aumento en la temperatura puede acelerar las tasas de crecimiento y reproducción, lo que a su vez puede promover una mayor expansión del rango geográfico (Burrows et al. 2011, Blackburn et al. 2015; Capellini et al. 2015). No obstante, nuestro estudio sustenta que las presiones generadas por el ser humano han cambiado el patrón esperado, promoviendo la colonización de ambientes más fríos sólo en las especies invasoras, a pesar de que todas las especies de Ciprínidos están experimentando los aumentos de temperatura global. Por otro lado, las fluctuaciones históricas de cambio en el tamaño del rango geográfico podrían haber ejercido presión selectiva sobre la capacidad de los peces para adaptarse a diferentes condiciones, generando así cambios evolutivos en la capacidad adaptativa a diferentes ambientes térmicos, pero en Ciprínidos sólo en las especies invasoras y mediado por el efecto antrópico.

El cambio de nicho entre especies es un proceso que toma tiempo para poder ser registrado, lo cual genera limitaciones en la predicción de posibles respuestas ante un clima en constante cambio. Por lo tanto, las especies invasoras son

modelos idóneos considerando que son especies que frecuentemente experimentan cambios en sus nichos climáticos, considerando que varias decenas de miles de especies han sido transportadas fuera de sus áreas de distribución nativas como resultado de los movimientos humanos y el comercio (Seebens et al 2018; Bertelsmeier 2021).

Estudios previos han demostrado que los cambios climáticos a largo plazo pueden afectar la diversificación y la evolución de las especies. Por ejemplo, durante los períodos de calentamiento global, es común observar una ampliación del rango geográfico de muchas especies (Dulvy et al. 2008; Pinski et al. 2013; Poloczanska et al. 2013; Grieve et al. 2016). La familia Cyprinidae, con su amplia distribución geográfica en ríos y lagos de todo el mundo, puede haber sido especialmente sensible a estos cambios climáticos, lo que ha resultado en una relación evolutiva entre la tasa de cambio del tamaño del rango geográfico y la temperatura de hábitat.

En conclusión, nuestros resultados respaldan la existencia de una relación evolutiva histórica acoplada entre la tasa evolutiva del tamaño del rango geográfico y la temperatura en los peces de la familia Cyprinidae, la cual no cambia cuando incorporamos en el presente el efecto del estado invasor. Es importante, además, destacar que nuestros resultados indican que en estos peces (invasores y no invasores), los nuevos lugares que habitan no son

necesariamente similares en cuanto a las condiciones térmicas, de manera que cada vez que hay un cambio en la distribución geográfica, también hay un cambio en el nicho térmico al cual pueden habitar. En este caso los resultados de tendencia de cambio de la temperatura, nos dice que especies invasoras presentan una tendencia hacia habitar lugares más fríos que sus ancestros más recientes, mientras que especies no invasoras no han cambiado significativamente sus nichos térmicos con respecto a sus ancestros directos.

Un posible argumento es que las especies de Ciprínidos invasoras y no invasoras han sido sometidas a presiones selectivas recientes distintas en frecuencia e intensidad debido al efecto del ser humano, y a pesar de compartir una serie de características biológicas y ecológicas por su historia evolutiva profunda, sus respuestas evolutivas recientes son distintas; con las especies invasoras aumentando su rango geográfico y abarcando nichos térmicos más fríos, y las no-invasoras disminuyendo sus rangos geográficos sin cambiar sus nichos térmicos. Por lo tanto, ambas categorías de especies tienen evolvibilidad distinta, favoreciendo la adaptación rápida de las especies invasoras a nuevas condiciones ambientales. La familia Cyprinidae incluye una amplia diversidad de especies con diferentes historias evolutivas y adaptaciones específicas (Bašić & Britton 2016; Sharpe & Chapman 2018; Levin et al. 2021; Zhou et al. 2023). Es posible que estas diferencias entre especies dentro de la familia estén asociadas directamente con su estado invasor en términos de su respuesta evolutiva a la

temperatura y el rango geográfico, y por lo tanto se requieren de nuevos estudios que permitan categorizar las características que finalmente promoverían respuestas evolutivas diferenciales, con el fin de prevenir que nuevas especies pasen a ser invasoras producto del efecto humano, y disminuir el impacto de ellas en los patrones generales de la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas.

5. CONCLUSIONES GENERALES

Los rasgos fenotípicos de las especies en sus entornos naturales están constantemente sometidos a diferentes presiones selectivas y a toda la variabilidad ambiental que dirige y moldea los cambios que estos pueden presentar (Futuyma 2001). Sin embargo, históricamente los humanos han modificado el proceso natural de cambios fenotípicos en las especies y han generado profundas alteraciones evolutivas, siendo considerados como una fuerza evolutiva dominante en la tierra (Palumbi 2001), que pueden generar cambios fenotípicos incluso más rápidos que muchos agentes naturales (Hendry et al. 2008). De manera que, las invasiones biológicas que son mediadas por vectores humanos y por lo tanto son una alteración antropogénica de los hábitats naturales, pueden generar cambios en las respuestas evolutivas de las especies que son sometidas a diferentes ambientes y por tanto a variaciones en las presiones selectivas.

Los notables cambios evolutivos observados en esta tesis en los rasgos evaluados en especies invasoras pertenecientes a la familia Cyprinidae, se atribuyen en gran medida a su introducción en nuevas áreas, impulsando modificaciones significativas en rasgos heredables a nivel genético que se encuentran estrechamente asociados al éxito de su invasión. Por lo tanto, la adaptación genética rápida puede ser importante para las especies invasoras que se enfrentan a condiciones ambientales que cambian rápidamente, posiblemente

favorecidas por la mezcla de diferentes poblaciones de origen en el área de distribución introducida o por cuellos de botella genéticos durante el proceso de transporte (Dlugosch and Parker 2007; Quiao et al. 2019), resultando en poblaciones que son genéticamente dinámicas. De manera que, tanto la selección natural como la deriva genética pueden alterar la estructura genética de las poblaciones invasoras modificando sus tolerancias en nuevas condiciones (Lee 2002). Entonces, invasiones exitosas pueden ser facilitadas por la presencia de una mezcla genética de las poblaciones fuente, sobre la cual podría actuar finalmente la selección natural. De esta manera, el éxito de estas invasiones no solo se atribuye a las respuestas fenotípicas flexibles que estas especies exhiben al adaptarse a nuevos ambientes, sino también a procesos evolutivos que han ocurrido desde sus ancestros comunes más cercanos, los cuales no estaban previamente expuestos a ambientes con influencia antropogénica.

En esta tesis se evaluaron las tasas, tendencias y relaciones evolutivas de algunos de los principales rasgos de historia de vida de especies invasoras, contrastando los escenarios más probables y las predicciones que nacen de la teoría ecológica de invasiones en un contexto evolutivo. Considerando que la intervención mediada por el ser humano no solo tiene impactos ecológicos, sino que también tienen enormes consecuencias evolutivas y puede acelerar en gran medida el cambio evolutivo en las especies que nos rodean (Palumbi 2001). Además, si tenemos en cuenta los resultados que obtuvimos, en donde especies

invasoras presentan un comportamiento evolutivo diferente a las especies nativas, entonces, estaríamos en frente de un escenario que pone en riesgo el presente y el futuro de la biodiversidad nativa global, dado que nos enfrentamos a especies que están evolucionando por ejemplo hacia mayores tamaños corporales, con mayores tasas reproductivas y ampliando sus rangos a tasas más aceleradas que las especies autóctonas de cada hábitat.

Por otro lado, las rápidas respuestas evolutivas de las especies invasoras generan una alerta en cuanto a las condiciones de cambio climático que vivimos en la actualidad, dada la habilidad que tienen para responder al rápido cambio antropogénico global (Hendry et al. 2008). Lo que permite por ejemplo que las especies invasoras están asociadas a ambientes fríos y cálidos y puedan acelerar su tasa de cambio evolutivo, lo que implica mayor evolvibilidad del nicho térmico, favoreciendo su habilidad de dispersión y capacidad de colonizar y habitar distintos nichos térmicos, y esto favorecería la homogenización de la biota, tal y como se discute en la teoría propuesta por la ecología de invasiones (McKinney & Lockwood 1999; Olden & Poff 2003, 2004).

Los resultados obtenidos en el presente estudio constituyen una contribución innovadora que abre la puerta a una mejor comprensión de las consecuencias evolutivas de las especies invasoras. Abordar la confusión habitual en los estudios ecológicos respecto a las causas de los cambios fenotípicos observados

en especies al enfrentar nuevos ambientes, implica la necesidad de utilizar métodos adecuados que incorporen la dimensión evolutiva en el contexto de las relaciones entre ancestros no invasores y descendientes invasores, mediados por la influencia humana. En conjunto, estos resultados sugieren un papel relevante de las especies invasoras en la tasa y tendencia de los cambios fenotípicos que resaltan la importancia de considerar tanto los mecanismos fenotípicos plásticos como los procesos evolutivos en la comprensión de las invasiones biológicas, lo que puede contribuir significativamente en la gestión y mitigación de los impactos ocasionados por estas especies invasoras en los ecosistemas receptores.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Aigo, J. del C., Lattuca, M. E., & Cussac, V. E. (2014). Susceptibility of native perca (*Percichthys trucha*) and exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) to high temperature in Patagonia: Different physiological traits and distinctive responses. *Hydrobiologia*, 736, 73-82. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1888-3>
- Alcaraz, C., Vila-Gispert, A., & García-Berthou, E. (2005). Profiling invasive fish species: The importance of phylogeny and human use: Profiling invasive fish. *Diversity and Distributions*, 11(4), 289-298. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00170.x>
- Alien species and evolution the evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes, and interacting native species.* (2013). Island Press.
- Allen, C. R., Nemeč, K. T., Wardwell, D. A., Hoffman, J. D., Brust, M., Decker, K. L., Fogell, D., Hogue, J., Lotz, A., Miller, T., Pummill, M., Ramirez-Yañez, L. E., & Uden, D. R. (2013). Predictors of regional establishment success and spread of introduced non-indigenous vertebrates: Cross-taxa invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 22(7), 889-899. <https://doi.org/10.1111/geb.12054>
- Avaria-Llautureo, J., Venditti, C., Rivadeneira, M. M., Inostroza-Michael, O., Rivera, R. J., Hernández, C. E., & Canales-Aguirre, C. B. (2021). Historical warming consistently decreased size, dispersal and speciation rate of fish. *Nature Climate Change*, 11(9), 787-793. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01123-5>
- Baillie, J. E. M., Hilton-Taylor, C., & Stuart, S. N. (Eds.). (2004). *A global species assessment*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2005.3.en>
- Baker, J., Meade, A., Pagel, M., & Venditti, C. (2016). Positive phenotypic selection inferred from phylogenies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(1), 95-115. <https://doi.org/10.1111/bij.12649>
- Balon, E. K. (2004). About the oldest domesticates among fishes. *Journal of Fish Biology*, 65(s1), 1-27. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00563.x>
- Bašić, T., & Britton, J. R. (2016). Characterizing the trophic niches of stocked and resident cyprinid fishes: Consistency in partitioning over time, space and body sizes. *Ecology and Evolution*, 6(14), 5093-5104. <https://doi.org/10.1002/ece3.2272>

- Batz, Z. A., Clemento, A. J., Fritzenwanker, J., Ring, T. J., Garza, J. C., & Armbruster, P. A. (2020). Rapid adaptive evolution of the diapause program during range expansion of an invasive mosquito. *Evolution*, *74*(7), 1451-1465. <https://doi.org/10.1111/evo.14029>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecology Letters*, *15*(4), 365-377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bernery, C., Bellard, C., Courchamp, F., Brosse, S., Gozlan, R. E., Jarić, I., Teletchea, F., & Leroy, B. (2022). Freshwater fish invasions: A comprehensive review. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *53*(1), 427-456. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-032522-015551>
- Berra, T. M. (2001). *Freshwater fish distribution*. Academic Press.
- Bertelsmeier, C. (2021). Globalization and the anthropogenic spread of invasive social insects. *Current Opinion in Insect Science*, *46*, 16-23. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.01.006>
- Blackburn, T. M., Cassey, P., & Lockwood, J. L. (2009). The role of species traits in the establishment success of exotic birds. *Global Change Biology*, *15*(12), 2852-2860. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01841.x>
- Blackburn, T. M., Lockwood, J. L., & Cassey, P. (2015). The influence of numbers on invasion success. *Molecular Ecology*, *24*(9), 1942-1953. <https://doi.org/10.1111/mec.13075>
- 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 & Evolution*, *26*(7), 333-339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Bock, D. G., Caseys, C., Cousens, R. D., Hahn, M. A., Heredia, S. M., Hübner, S., Turner, K. G., Whitney, K. D., & Rieseberg, L. H. (2015). What we still don't know about invasion genetics. *Molecular Ecology*, *24*(9), 2277-2297. <https://doi.org/10.1111/mec.13032>
- Bone, E., & Farres, A. (2001). Trends and rates of microevolution in plants. *Genetica*, *112/113*, 165-182. <https://doi.org/10.1023/A:1013378014069>
- Bradshaw, W. E., & Holzapfel, C. M. (2006). Evolutionary response to rapid climate change. *Science*, *312*(5779), 1477-1478. <https://doi.org/10.1126/science.1127000>

- Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Buckley, L. B., Moore, P., Poloczanska, E. S., Brander, K. M., Brown, C., Bruno, J. F., Duarte, C. M., Halpern, B. S., Holding, J., Kappel, C. V., Kiessling, W., O'Connor, M. I., Pandolfi, J. M., Parmesan, C., Schwing, F. B., Sydeman, W. J., & Richardson, A. J. (2011). The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, *334*(6056), 652-655. <https://doi.org/10.1126/science.1210288>
- Butchart, S. H. M. (2008). Red List Indices to measure the sustainability of species use and impacts of invasive alien species. *Bird Conservation International*, *18*(S1), S245-S262. <https://doi.org/10.1017/S095927090800035X>
- Callaway, R. M., & Maron, J. L. (2006). What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends in Ecology & Evolution*, *21*(7), 369-374. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.04.008>
- Carlton, J. T. (1989). Man's role in changing the face of the ocean: Biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conservation Biology*, *3*(3), 265-273. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1989.tb00086.x>
- Carroll, S. P. (2007). Natives adapting to invasive species: Ecology, genes, and the sustainability of conservation. *Ecological Research*, *22*(6), 892-901. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0352-5>
- Carroll, S. P., Loye, J. E., Dingle, H., Mathieson, M., Famula, T. R., & Zalucki, M. P. (2005). And the beak shall inherit – evolution in response to invasion. *Ecology Letters*, *8*(9), 944-951. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00800.x>
- Chun, Y. J., Collyer, M. L., Moloney, K. A., & Nason, J. D. (2007). Phenotypic plasticity of native vs. Invasive purple loosestrife: A two-state multivariate approach. *Ecology*, *88*(6), 1499-1512. <https://doi.org/10.1890/06-0856>
- Colautti, R. I., & Lau, J. A. (2015). Contemporary evolution during invasion: Evidence for differentiation, natural selection, and local adaptation. *Molecular Ecology*, *24*(9), 1999-2017. <https://doi.org/10.1111/mec.13162>
- Cooke, S. J., & Cowx, I. G. (2006). Contrasting recreational and commercial fishing: Searching for common issues to promote unified conservation of fisheries resources and aquatic environments. *Biological Conservation*, *128*(1), 93-108. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.019>
- Copp, G. H., Bianco, P. G., Bogutskaya, N. G., Eros, T., Falka, I., Ferreira, M. T., Fox, M. G., Freyhof, J., Gozlan, R. E., Grabowska, J., Kovac, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A. M., Penaz, M., Povz, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I. C., Stakenas, S., ... Wiesner, C. (2005). To be, or not to be, a non-native freshwater

- fish? *Journal of Applied Ichthyology*, 21(4), 242-262.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x>
- Costello, K. E., Lynch, S. A., McAllen, R., O’Riordan, R. M., & Culloty, S. C. (2022). Assessing the potential for invasive species introductions and secondary spread using vessel movements in maritime ports. *Marine Pollution Bulletin*, 177, 113496.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113496>
- Crisp, M. D., & Cook, L. G. (2012a). Phylogenetic niche conservatism: What are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist*, 196(3), 681-694. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04298.x>
- Crisp, M. D., & Cook, L. G. (2012b). Phylogenetic niche conservatism: What are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist*, 196(3), 681-694. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04298.x>
- Cristescu, M. E. (2015). Genetic reconstructions of invasion history. *Molecular Ecology*, 24(9), 2212-2225. <https://doi.org/10.1111/mec.13117>
- Darimont, C. T., Carlson, S. M., Kinnison, M. T., Paquet, P. C., Reimchen, T. E., & Wilmers, C. C. (2009). Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(3), 952-954. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809235106>
- Davis, M. B., Shaw, R. G., & Etterson, J. R. (2005). Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, 86(7), 1704-1714. <https://doi.org/10.1890/03-0788>
- Dlugosch, K. M., & Parker, I. M. (2008). Founding events in species invasions: Genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, 17(1), 431-449. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03538.x>
- Domisch, S., Amatulli, G., & Jetz, W. (2015). Near-global freshwater-specific environmental variables for biodiversity analyses in 1 km resolution. *Scientific Data*, 2(1), 150073. <https://doi.org/10.1038/sdata.2015.73>
- Dukes, J. S., & Mooney, H. A. (2004). Disruption of ecosystem processes in western North America by invasive species. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77(3). <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2004000300003>
- Dulvy, N. K., Rogers, S. I., Jennings, S., Stelzenmiller, V., Dye, S. R., & Skjoldal, H. R. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: A biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology*, 45(4), 1029-1039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01488.x>

- Ehrenfeld, J. G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6(6), 503-523. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0151-3>
- Endler, J. A. (1986). *Natural selection in the wild*. Princeton University Press.
- Fine, P. V. A. (2015). Ecological and evolutionary drivers of geographic variation in species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 369-392. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054102>
- Fryxell, J. M., Avgar, T., Liu, B., Baker, J. A., Rodgers, A. R., Shuter, J., Thompson, I. D., Reid, D. E. B., Kittle, A. M., Mosser, A., Newmaster, S. G., Nudds, T. D., Street, G. M., Brown, G. S., & Patterson, B. (2020). Anthropogenic disturbance and population viability of woodland caribou in ontario. *The Journal of Wildlife Management*, 84(4), 636-650. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21829>
- Futuyma, D. J. (2005). *Evolution*. Sinauer Associates.
- Gallien, L., Mazel, F., Lavergne, S., Renaud, J., Douzet, R., & Thuiller, W. (2015). Contrasting the effects of environment, dispersal and biotic interactions to explain the distribution of invasive plants in alpine communities. *Biological Invasions*, 17(5), 1407-1423. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0803-1>
- García-Berthou, E. (2001). Size- and depth-dependent variation in habitat and diet of the common carp (*Cyprinus carpio*). *Aquatic Sciences*, 63(4), 466-476. <https://doi.org/10.1007/s00027-001-8045-6>
- Gido, K. B., & Franssen, N. R. (2007). Invasion of stream fishes into low trophic positions. *Ecology of Freshwater Fish*, 16(3), 457-464. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00235.x>
- Goren, M., & Galil, B. S. (2005). A review of changes in the fish assemblages of Levantine inland and marine ecosystems following the introduction of non-native fishes. *Journal of Applied Ichthyology*, 21(4), 364-370. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00674.x>
- Gotanda, K. M., Correa, C., Turcotte, M. M., Rolshausen, G., & Hendry, A. P. (2015). Linking macro trends and microrates: Re-evaluating microevolutionary support for Cope's rule: BRIEF COMMUNICATION. *Evolution*, 69(5), 1345-1354. <https://doi.org/10.1111/evo.12653>
- Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I., & Copp, G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76(4), 751-786. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02566.x>

- Grant, P. R., & Grant, B. R. (1995). Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution*, 49(2), 241. <https://doi.org/10.2307/2410334>
- Grieve, B., Curchitser, E., & Rykaczewski, R. (2016). Range expansion of the invasive lionfish in the Northwest Atlantic with climate change. *Marine Ecology Progress Series*, 546, 225-237. <https://doi.org/10.3354/meps11638>
- Gui, J., & Zhou, L. (2010). Genetic basis and breeding application of clonal diversity and dual reproduction modes in polyploid *Carassius auratus gibelio*. *Science China Life Sciences*, 53(4), 409-415. <https://doi.org/10.1007/s11427-010-0092-6>
- H Hairston, N. G., Ellner, S. P., Geber, M. A., Yoshida, T., & Fox, J. A. (2005). Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time: Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecology Letters*, 8(10), 1114-1127. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00812.x>
- Hendry, A. P., Farrugia, T. J., & Kinnison, M. T. (2008). Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Molecular Ecology*, 17(1), 20-29. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03428.x>
- Hendry, A. P., Gotanda, K. M., & Svensson, E. I. (2017). Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1712), 20160028. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0028>
- Hendry, A. P., Grant, P. R., Rosemary Grant, B., Ford, H. A., Brewer, M. J., & Podos, J. (2006). Possible human impacts on adaptive radiation: Beak size bimodality in Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1596), 1887-1894. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3534>
- Hendry, A. P., & Kinnison, M. T. (1999). Perspective: The pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution*, 53(6), 1637. <https://doi.org/10.2307/2640428>
- Hill, M. P., Chown, S. L., & Hoffmann, A. A. (2013). A predicted niche shift corresponds with increased thermal resistance in an invasive mite, *Halotydeus destructor*. Niche shift for an invasive mite. *Global Ecology and Biogeography*, 22(8), 942-951. <https://doi.org/10.1111/geb.12059>
- Houle, D., & Rossoni, D. M. (2022). Complexity, evolvability, and the process of adaptation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53(1), 137-159. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102320-090809>

- Hovick, S. M., & Whitney, K. D. (2014). Hybridisation is associated with increased fecundity and size in invasive taxa: Meta-analytic support for the hybridisation-invasion hypothesis. *Ecology Letters*, 17(11), 1464-1477. <https://doi.org/10.1111/ele.12355>
- Jackson, D. A., & Mandrak, N. (2002). Changing fish biodiversity: Predicting the loss of cyprinid biodiversity due to global climate change. Fisheries in a changing climate (ed. by N.A. McGinn), pp. 89-98. American Fisheries Society, Symposium 32, Bethesda.
- Jombart, T., Balloux, F., & Dray, S. (2010). *adephylo*: New tools for investigating the phylogenetic signal in biological traits. *Bioinformatics*, 26(15), 1907-1909. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq292>
- Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010-1020. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Kinnison, M. T., & Hendry, A. P. (2001). The pace of modern life II: From rates of contemporary microevolution to pattern and process. *Genetica*, 112-113, 145-164.
- Kinnison, M. T., Unwin, M. J., & Quinn, T. P. (2008a). Eco-evolutionary vs. habitat contributions to invasion in salmon: Experimental evaluation in the wild. *Molecular Ecology*, 17(1), 405-414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03495.x>
- Kinnison, M. T., Unwin, M. J., & Quinn, T. P. (2008b). Eco-evolutionary vs. habitat contributions to invasion in salmon: Experimental evaluation in the wild. *Molecular Ecology*, 17(1), 405-414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03495.x>
- Koehn, J. D. (2004). Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways. *Freshwater Biology*, 49(7), 882-894. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01232.x>
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001a). Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4), 199-204. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001b). Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4), 199-204. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Kovacevic, A., Latombe, G., & Chown, S. L. (2019). Rate dynamics of ectotherm responses to thermal stress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1902), 20190174. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0174>

- Kueffer, C., Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2013). Integrative invasion science: Model systems, multi-site studies, focused meta-analysis and invasion syndromes. *New Phytologist*, 200(3), 615-633. <https://doi.org/10.1111/nph.12415>
- Lahti, D. C., Johnson, N. A., Ajie, B. C., Otto, S. P., Hendry, A. P., Blumstein, D. T., Coss, R. G., Donohue, K., & Foster, S. A. (2009). Relaxed selection in the wild. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(9), 487-496. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.010>
- Lande, R. (2009). Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(7), 1435-1446. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01754.x>
- Lavergne, S., Evans, M. E. K., Burfield, I. J., Jiguet, F., & Thuiller, W. (2013). Are species' responses to global change predicted by past niche evolution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1610), 20120091. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0091>
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., & Ronce, O. (2010). Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1), 321-350. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628>
- Lee, C. E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 386-391. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02554-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02554-5)
- Lever, C. (1996). *Naturalized fishes of the world*. Acad. Press.
- Levin, B., Simonov, E., Franchini, P., Mague, N., Golubtsov, A., & Meyer, A. (2021). *Adaptive radiation and burst speciation of hillstream cyprinid fish Garra in African river*. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2021.05.04.442598>
- Lin, Y., Chen, Y., Yi, C., Fong, J. J., Kim, W., Rius, M., & Zhan, A. (2017). Genetic signatures of natural selection in a model invasive ascidian. *Scientific Reports*, 7(1), 44080. <https://doi.org/10.1038/srep44080>
- Liu, C., Wolter, C., Xian, W., & Jeschke, J. M. (2020). Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(38), 23643-23651. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004289117>
- Lockwood, J., Hoopes, M., & Marchetti, M. (2009). *Invasion ecology*. John Wiley & Sons.

- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(5), 223-228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- Machordom, A., & Doadrio, I. (2001). Evolutionary history and speciation modes in the cyprinid genus *Barbus*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1473), 1297-1306. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1654>
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3), 689-710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010)
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450-453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- Moroń, D., Lenda, M., Skórka, P., Szentgyörgyi, H., Settele, J., & Woyciechowski, M. (2009). Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes. *Biological Conservation*, 142(7), 1322-1332. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.036>
- N. Reznick, D., & K. Ghalambor, C. (2001). [No title found]. *Genetica*, 112/113, 183-198. <https://doi.org/10.1023/A:1013352109042>
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the world* (4th ed). John Wiley.
- Neubauer, P., & Andersen, K. H. (2019). Thermal performance of fish is explained by an interplay between physiology, behaviour and ecology. *Conservation Physiology*, 7(1), coz025. <https://doi.org/10.1093/conphys/coz025>
- Ni, P., Li, S., Lin, Y., Xiong, W., Huang, X., & Zhan, A. (2018). Methylation divergence of invasive *Ciona* ascidians: Significant population structure and local environmental influence. *Ecology and Evolution*, 8(20), 10272-10287. <https://doi.org/10.1002/ece3.4504>
- Ohlberger, J., Mehner, T., Staaks, G., & Hölker, F. (2008). Temperature-related physiological adaptations promote ecological divergence in a sympatric species pair of temperate freshwater fish, *Coregonus* spp. *Functional Ecology*, 22(3), 501-508. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01391.x>
- Olden, J. D., & Poff, N. L. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162(4), 442-460. <https://doi.org/10.1086/378212>

- Olden, J. D., & LeRoy Poff, N. (2004). Clarifying biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(6), 282-283. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.03.024>
- Otto, S. P. (2018). Adaptation, speciation and extinction in the Anthropocene. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1891), 20182047. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2047>
- Özuluğ, M., Meriç, N., & Freyhof, J. (2004). The distribution of *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (Teleostei: Cyprinidae) in Thrace (Turkey). *Zoology in the Middle East*, 31(1), 63-66. <https://doi.org/10.1080/09397140.2004.10638023>
- Pagel, M., Meade, A., & Barker, D. (2004). Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic Biology*, 53(5), 673-684. <https://doi.org/10.1080/10635150490522232>
- Palumbi, S. R. (2001). Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science*, 293(5536), 1786-1790. <https://doi.org/10.1126/science.293.5536.1786>
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 637-669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O., & Randin, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3), 149-158. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence: Ecological niche conservatism. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817-827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- Phillips, B. L., Brown, G. P., & Shine, R. (2010). Evolutionarily accelerated invasions: The rate of dispersal evolves upwards during the range advance of cane toads: Dispersal evolution during range advance. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(12), 2595-2601. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02118.x>
- Pimm, S. L. (1991). *The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities*. University of Chicago Press.
- Pinsky, M. L., Worm, B., Fogarty, M. J., Sarmiento, J. L., & Levin, S. A. (2013). Marine taxa track local climate velocities. *Science*, 341(6151), 1239-1242. <https://doi.org/10.1126/science.1239352>
- Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., Brander, K., Bruno, J. F., Buckley, L. B., Burrows, M. T., Duarte, C. M., Halpern, B. S., Holding, J., Kappel, C. V., O'Connor, M. I., Pandolfi, J. M.,

- Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S. A., & Richardson, A. J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10), 919-925. <https://doi.org/10.1038/nclimate1958>
- Pörtner, H. O., & Knust, R. (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, 315(5808), 95-97. <https://doi.org/10.1126/science.1135471>
- Qiao, H., Liu, W., Zhang, Y., Zhang, Y., & Li, Q. Q. (2019). Genetic admixture accelerates invasion via provisioning rapid adaptive evolution. *Molecular Ecology*, 28(17), 4012-4027. <https://doi.org/10.1111/mec.15192>
- Quintero, I., & Wiens, J. J. (2013). Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. *Ecology Letters*, 16(8), 1095-1103. <https://doi.org/10.1111/ele.12144>
- Rabosky, D. L., Chang, J., Title, P. O., Cowman, P. F., Sallan, L., Friedman, M., Kaschner, K., Garilao, C., Near, T. J., Coll, M., & Alfaro, M. E. (2018). An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. *Nature*, 559(7714), 392-395. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0273-1>
- Reusch, T. B. H., & Wood, T. E. (2007). Molecular ecology of global change: Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology*, 16(19), 3973-3992. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03454.x>
- Revell, L. J. (2012). Phytools: An r package for phylogenetic comparative biology (And other things): *phytools: r package*. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217-223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Reznick, D. A., Bryga, H., & Endler, J. A. (1990). Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, 346(6282), 357-359. <https://doi.org/10.1038/346357a0>
- Rhymer, J. M., & Simberloff, D. (1996). Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 83-109. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83>
- Ricciardi, A. (2001). Facilitative interactions among aquatic invaders: Is an «invasional meltdown» occurring in the Great Lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(12), 2513-2525. <https://doi.org/10.1139/f01-178>
- Ricciardi, A., & Atkinson, S. K. (2004). Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems: Distinctiveness magnifies impact of invaders. *Ecology Letters*, 7(9), 781-784. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00642.x>

- Richardson, D. M. (2011). *Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton*. Wiley-Blackwell.
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 30(3), 409-431. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2008). Fifty years of invasion ecology - the legacy of Charles Elton: The legacy of Charles Elton. *Diversity and Distributions*, 14(2), 161-168. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00464.x>
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity Distributions*, 6(2), 93-107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Ricker, W. E. (1981). Changes in the average size and average age of pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38(12), 1636-1656. <https://doi.org/10.1139/f81-213>
- Rodriguez-Muncoz, R., Nicieza, A. G., & Brana, F. (2001). Effects of temperature on developmental performance, survival and growth of sea lamprey embryos. *Journal of Fish Biology*, 58(2), 475-486. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02266.x>
- Roman, J., & Darling, J. (2007). Paradox lost: Genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(9), 454-464. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.07.002>
- Rose, K. E., Louda, S. M., & Rees, M. (2005). Demographic and evolutionary impacts of native and invasive insect herbivores on *cirsium canescens*. *Ecology*, 86(2), 453-465. <https://doi.org/10.1890/03-0697>
- Roy, K., Jablonski, D., & Valentine, J. W. (2002). Body size and invasion success in marine bivalves. *Ecology Letters*, 5(2), 163-167. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00316.x>
- Salamin, N., Wüest, R. O., Lavergne, S., Thuiller, W., & Pearman, P. B. (2010). Assessing rapid evolution in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(12), 692-698. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.009>
- Sanderson, S., Beausoleil, M., O'Dea, R. E., Wood, Z. T., Correa, C., Frankel, V., Gorné, L. D., Haines, G. E., Kinnison, M. T., Oke, K. B., Pelletier, F., Pérez-Jvostov, F., Reyes-Corral, W. D., Ritchot, Y., Sorbara, F., Gotanda, K. M., &

- Hendry, A. P. (2022). The pace of modern life, revisited. *Molecular Ecology*, 31(4), 1028-1043. <https://doi.org/10.1111/mec.16299>
- Savini, D., Occhipinti-Ambrogi, A., Marchini, A., Tricarico, E., Gherardi, F., Olenin, S., & Gollasch, S. (2010). The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related activities: The top 27 animal alien species introduced into Europe. *Journal of Applied Ichthyology*, 26, 1-7. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01503.x>
- Sax, D., Stachowicz, J., Brown, J., Bruno, J., Dawson, M., Gaines, S., Grosberg, R., Hastings, A., Holt, R., & Mayfield, M. (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(9), 465-471. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.009>
- Schluter, D. (2000). Ecological character displacement in adaptive radiation. *The American Naturalist*, 156(S4), S4-S16. <https://doi.org/10.1086/303412>
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Pagad, S., Pyšek, P., Van Kleunen, M., Winter, M., Ansong, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brockerhoff, E. G., Brundu, G., Capinha, C., Causton, C. E., Celesti-Grapow, L., ... Essl, F. (2018a). Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(10). <https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115>
- Sharma, S., Jackson, D. A., Minns, C. K., & Shuter, B. J. (2007). Will northern fish populations be in hot water because of climate change? *Global Change Biology*, 13(10), 2052-2064. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01426.x>
- Sharpe, D. M. T., & Chapman, L. J. (2018). Contemporary phenotypic change in correlated characters in the African cyprinid, *Rastrineobola argentea*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 124(1), 85-98. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly027>
- Sheridan, J. A., & Bickford, D. (2011). Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*, 1(8), 401-406. <https://doi.org/10.1038/nclimate1259>
- Simberloff, D. (2011). How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biological Invasions*, 13(5), 1255-1268. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9956-3>
- Stachowicz, J. J., Fried, H., Osman, R. W., & Whitlatch, R. B. (2002). Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: Reconciling pattern and process. *Ecology*, 83(9), 2575-2590. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002))

- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., & McNeill, John. (2011). The Anthropocene: Conceptual and historical perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 369(1938), 842-867. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0327>
- Stohlgren, T. J., Pyšek, P., Kartesz, J., Nishino, M., Pauchard, A., Winter, M., Pino, J., Richardson, D. M., Wilson, J. R. U., Murray, B. R., Phillips, M. L., Ming-yang, L., Celesti-Grapow, L., & Font, X. (2011). Widespread plant species: Natives versus aliens in our changing world. *Biological Invasions*, 13(9), 1931-1944. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0024-9>
- Stokes, A., Douglas, G. B., Fourcaud, T., Giadrossich, F., Gillies, C., Hubble, T., Kim, J. H., Loades, K. W., Mao, Z., McIvor, I. R., Mickovski, S. B., Mitchell, S., Osman, N., Phillips, C., Poesen, J., Polster, D., Preti, F., Raymond, P., Rey, F., ... Walker, L. R. (2014). Ecological mitigation of hillslope instability: Ten key issues facing researchers and practitioners. *Plant and Soil*, 377(1-2), 1-23. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2044-6>
- Strauss, S. Y., Lau, J. A., & Carroll, S. P. (2006). Evolutionary responses of natives to introduced species: What do introductions tell us about natural communities?: Evolutionary responses of natives to introduced species. *Ecology Letters*, 9(3), 357-374. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00874.x>
- Streftaris, N., & Papathanassiou, A. Z. & E. (2005). Globalisation in marine ecosystems: The story of non-indigenous marine species across european seas. En *Oceanography and Marine Biology*. CRC Press.
- Trigal, C., & Degerman, E. (2015). Multiple factors and thresholds explaining fish species distributions in lowland streams. *Global Ecology and Conservation*, 4, 589-601. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.10.009>
- Van De Pol, I., Flik, G., & Gorissen, M. (2017). Comparative physiology of energy metabolism: Fishing for endocrine signals in the early vertebrate pool. *Frontiers in Endocrinology*, 8. <https://doi.org/10.3389/fendo.2017.00036>
- Van Wilgen, N. J., & Richardson, D. M. (2012). The roles of climate, phylogenetic relatedness, introduction effort, and reproductive traits in the establishment of non-native reptiles and amphibians. *Conservation Biology*, 26(2), 267-277. <https://www.jstor.org/stable/41416356>
- Venditti, C., Meade, A., & Pagel, M. (2011). Multiple routes to mammalian diversity. *Nature*, 479(7373), 393-396. <https://doi.org/10.1038/nature10516>

- Vila-Gispert, A., Alcaraz, C., & García-Berthou, E. (2005). Life-history traits of invasive fish in small Mediterranean streams. *Biological Invasions*, 7(1), 107-116. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-9640-y>
- Visser, M. E. (2008). Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1635), 649-659. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0997>
- Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., Schlesinger, W. H., & Tilman, D. G. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 7(3), 737-750. <https://doi.org/10.1890/1051-0761>
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195122343.001.0001>
- Westley, P. A. H. (2011). What invasive species reveal about the rate and form of contemporary phenotypic change in nature. *The American Naturalist*, 177(4), 496-509. <https://doi.org/10.1086/658902>
- Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(12), 639-644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 519-539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- Yoshida, T., Jones, L. E., Ellner, S. P., Fussmann, G. F., & Hairston, N. G. (2003). Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature*, 424(6946), 303-306. <https://doi.org/10.1038/nature01767>
- Zenni, R. D., Bailey, J. K., & Simberloff, D. (2014). Rapid evolution and range expansion of an invasive plant are driven by provenance-environment interactions. *Ecology Letters*, 17(6), 727-735. <https://doi.org/10.1111/ele.12278>
- Zhou, Z., Yang, J., Lv, H., Zhou, T., Zhao, J., Bai, H., Pu, F., & Xu, P. (2023). The adaptive evolution of *leuciscus waleckii* in lake dali nur and convergent evolution of cypriniformes fishes inhabiting extremely alkaline environments. *Genome Biology and Evolution*, 15(5). <https://doi.org/10.1093/gbe/evad082>

7. ANEXOS

Anexo 1. Tasas *Branch-wise* para rasgos de historia de vida y temperatura. Los valores de r para cada rama en la filogenia se muestran en colores e indican si el rasgo evolucionó a una tasa de Browniana constante ($r = 1$, ramas grises), a tasas más lentas ($r < 1$, ramas azules) o a tasas más rápidas que la tasa Browniana constante ($r > 1$, ramas rojas).

