



**Universidad Nacional Autónoma de México**

**Posgrado en Ciencias Biológicas**

Instituto de Ecología

**Ecología Evolutiva**

(PROYECTO)

**Estimación del nicho ecológico y modelación del potencial invasor  
de *Cactoblastis cactorum* en el Caribe y Norteamérica**

**T E S I S**

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

**Using process-based models to estimate the invasion dynamics of  
*Cactoblastis cactorum* in North America**

Que para optar por el grado de:

**Maestra en Ciencias Biológicas**

Presenta:

**Natalia Castillo Mendoza**

Tutor principal:

**Dr. Luis Osorio Olvera**

**Instituto de Ecología, UNAM**

Comité tutor:

**Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli**

**Instituto de Ecología, UNAM**

**Dr. Andrés Lira Noriega**

**Instituto de Ecología, INECOL**

Ciudad Universitaria, CDMX, México, Marzo, 2024



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





**Universidad Nacional Autónoma de México**

**Posgrado en Ciencias Biológicas**

**Instituto de Ecología**

**Ecología Evolutiva**

(PROYECTO)

**Estimación del nicho ecológico y modelación del potencial invasor  
de *Cactoblastis cactorum* en el Caribe y Norteamérica**

**T E S I S**

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

**Using process-based models to estimate the invasion dynamics of  
*Cactoblastis cactorum* in North America**

Que para optar por el grado de:

**Maestra en Ciencias Biológicas**

Presenta:

**Natalia Castillo Mendoza**

Bajo la dirección de:

**Dr. Luis Osorio Olvera**

**Instituto de Ecología, UNAM**

Comité tutor:

**Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli**

**Instituto de Ecología, UNAM**

**Dr. Andrés Lira Noriega**

**Instituto de Ecología, INECOL**

Ciudad Universitaria, CDMX, México, Marzo, 2024

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO  
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
OFICIO: CGEP/CPCB/ IE /0183/2024  
ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Presente

Me permito informar a usted, que el Comité Académico, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su reunión ordinaria del día **27 de noviembre de 2023**, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Evolutiva** de la alumna **CASTILLO MENDOZA NATALIA** con número de cuenta: **522004089**, por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico** titulado: **“USING PROCESS-BASED MODELS TO ESTIMATE THE INVASION DYNAMICS OF CACTOBLASTIS CACTORUM IN NORTH AMERICA”**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: **“ESTIMACIÓN DEL NICHO ECOLÓGICO Y MODELACIÓN DEL POTENCIAL INVASOR DE *Cactoblastis cactorum* en EL CARIBE Y NORTEAMÉRICA.”**, ambos realizados bajo la dirección del **DR. LUIS ALFREDO OSORIO OLVERA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER  
Vocal: DR. LÁZARO GUEVARA LÓPEZ  
Vocal: DRA. GUADALUPE ANDRACA GÓMEZ  
Vocal: DRA. ALEJANDRA CITLALLI MORENO LETELIER  
Secretario: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 14 de febrero de 2024

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/ERR/EARR/err



## **Agradecimientos Institucionales**

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México y a su programa de Posgrado en Ciencias Biológicas por brindarme las herramientas necesarias para mi formación como Maestra en Ciencias Biológicas.

Este trabajo fue posible gracias al apoyo del programa de becas nacionales del Consejo Nacional de Humanidades Ciencia y Tecnología (NUM CVU 640081). Este proyecto fue financiado por los Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (DGAPA-UNAM, IA203922, IN210922) y CONACyT-Ciencia de Frontera (CF-2023-I-115).

Quiero agradecer a mi tutor el Dr. Luis Osorio Olvera, por siempre tener la disposición, el entusiasmo y la paciencia para que este trabajo fuese fructuoso.

Agradezco a los miembros de mi comité tutor, Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli y al Dr. Andrés Lira Noriega, por su apoyo y atención durante este proceso formativo.

## Agradecimientos Personales

Quisiera agradecer a la Dra. Guadalupe Andraca Gómez por haberme integrado a este proyecto, sin ella esta bella área de la ciencia no hubiese sido parte de mi formación, además de su amistad y apoyo en todo momento. Al igual que a mi amiga Aurora Denisse González Martínez, quien me introdujo a una de mis pasiones que es la programación, y por siempre estar dispuesta a enseñarme.

A Nancy Galvez Reyes por su apoyo técnico. A los miembros del Jurado por sus valiosas aportaciones al escrito de este trabajo: Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr. Lázaro Guevara López, Dra. Guadalupe Andraca Gómez, Dra. Alejandra Citlalli Moreno Letelier y al Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli.

A la Dra. Rusby Guadalupe Contreras Díaz, al Dr. Daniel Piñero Dalmau y todas las nuevas amistades de los laboratorios de Genética y Ecología, y de Econinformática de la Biodiversidad, por su apoyo moral y entusiasmo.

A mí misma, por haber trabajado tan duro, no permitirme decaer y por seguir haciendo lo que más me gusta, que es aprender.

*Dedico este trabajo a mis padres Lucrecia Mendoza de León y Fernando Castillo González por su apoyo y cariño incondicional.*



# Índice

Agradecimientos Institucionales . . . . .	v
Agradecimientos Personales . . . . .	vi
Resumen . . . . .	ix
Abstract . . . . .	x
<b>1 Introducción</b>	<b>1</b>
<b>2 Artículo Enviado</b>	<b>4</b>
2.1 Introduction . . . . .	5
2.2 Methods . . . . .	6
2.2.1 Occurrence data gathering, thinning, and database building . . . . .	6
2.2.2 Environmental information . . . . .	7
2.2.3 Ecological niche modeling and validation . . . . .	7
2.2.4 Dispersal simulation . . . . .	9
2.3 Results . . . . .	11
2.3.1 Occurrence data and modeling layers . . . . .	11
2.3.2 Ecological niche modeling and validation . . . . .	11
2.3.3 Dispersal simulation . . . . .	11
2.4 Discussion . . . . .	15
<b>3 Discusión y Conclusiones</b>	<b>19</b>
<b>Referencias</b>	<b>22</b>
<b>Apéndices</b>	<b>28</b>

## Resumen

*Cactoblastis cactorum* (Berg) (Pyralidae: Phycitinae), mejor conocida como “palomilla del nopal” es una especie nativa de América del Sur que se alimenta del género *Opuntia*. Tras su introducción en Australia en 1925 como agente de control biológico de especies exóticas de *Opuntia*, esta fue transportada con el mismo propósito a Sudáfrica y posteriormente a las islas del Caribe, reduciendo poblaciones de especies nativas. Desde su entrada al continente Americano por Florida en el año 1989, *C. cactorum* ha sido una de las mayores amenazas para la biodiversidad de las cactáceas de América del Norte. En el año 2007, *C. cactorum* fue reportada en la Isla Mujeres, Quintana Roo, México, y fue erradicada para el año 2008. Por otro lado, está considerada como una especie de alto riesgo de entrada debido a los huracanes y la dispersión por transporte comercial. El cultivo de *Opuntia* en México es una fuente importante de forraje, alimento y pigmentos, representando más de 4,000 MDP.

En este trabajo se estimó la distribución potencial de *C. cactorum* en el mundo y se modeló su dinámica de invasión en América del Norte. Para este propósito, primero se modeló su distribución potencial usando modelos de nicho correlativos, calibrados con información bioclimática, de temperatura del suelo y de sus propiedades físicas y químicas. Después se estimó la dinámica de invasión de la especie desde los Estados Unidos hasta México y desde la península de Yucatán hacia otras partes de México. Para lo anterior, se utilizaron modelos basados en procesos en los cuales la distribución depende de la capacidad de dispersión de la especie y de la idoneidad ambiental. Se realizaron simulaciones desde dos puntos de inicio: 1) La población en Texas más cercana a la frontera norte con México. Mostrando resultados consistentes en los tres escenarios de dispersión, con un 90 % de concordancia en la ruta de mayor probabilidad de invasión que se extiende a lo largo de la Costa del Golfo de México hasta la región del sureste de Veracruz. 2) El área continental más cercana a la Isla Mujeres, Quintana Roo. En este caso, los tres escenarios de dispersión muestran dos patrones generales: el primero se dirige hacia Tamaulipas a través de la costa del Golfo de México, mientras que la segunda ruta también se dispersa hacia la costa del Golfo, dirigiéndose en un inicio hacia Guatemala.

Nuestro análisis y simulaciones coinciden con lo proyectado por los modelos de Soberon (2001), indicando que el potencial invasor de la palomilla en México se extiende a lo largo de la costa del Golfo de México, hacia la península de Yucatán, donde las condiciones ambientales son idóneas y se sobreponen con la distribución de especies nativas de *Opuntia* y de áreas de cultivo.

En conclusión, las herramientas que se utilizaron en esta tesis, brindan formas de estimar las rutas posibles de invasión, lo que permitiría la identificación de sitios de alta idoneidad para el establecimiento de especies invasoras y sitios candidatos para la conservación y monitoreo temprano. El uso de modelos de nicho correlativos y modelos basados en procesos en conjunción, es práctico para prevenir y manejar invasiones biológicas.

# Abstract

*Cactoblastis cactorum* (Berg) (Pyralidae: Phycitinae), better known as the “nopal moth” or “prickly pear moth” is a native species from South America that feeds on several species of the genus *Opuntia*. *C. cactorum* was introduced in Australia in 1925 as a biological control agent for some species of *Opuntia*, and it was intentionally transported to South Africa and subsequently to the Caribbean islands, reducing the native species populations of *Opuntia*. Since its introduction to the continent in 1989, through Florida *C. cactorum* has been considered one of the biggest threats to cacti biodiversity of North America. In 2007, *Cactoblastis cactorum* was reported on the island of Isla Mujeres, Quintana Roo, México, and was eradicated by the year 2008. On the other hand, it is still a high entry-risk species because of hurricanes and commercial trade mediated-dispersal. The cultivation of *Opuntia* in México is an important source of fodder, food, and dyes, representing more than  $\sim$  \$265 MM. Here, we assess the potential distribution of *C. cactorum* worldwide and its invasion dynamics in North America. To this end, we first modeled its potential distribution using correlative niche models calibrated with bioclimatic information, global soil-related bioclimatic variables, and soil layers. Then, we estimated the invasion dynamics of the species from the United States to México and from the Yucatán Peninsula to other parts of México. To achieve this, we used a process-based model in which the distribution depends on the dispersal capabilities of the species and its environmental suitability. Simulations started from two initial points: 1) Nearest population to the Mexican border with the United States of America in Texas. The three dispersal scenarios, in this case, showed that the general invasion course would be from the border of México and E.U.A., spreading to the coast of the Gulf of México where the invasion is more likely to occur. And 2) Closest continental area to Isla Mujeres, Quintana Roo. For this simulations, the three scenarios show two general dispersal patterns of invasion to the northern parts of the country: in the first the invasion occurs through the coast of the Gulf of México to Tamaulipas; while in the second, the models spread toward Belize and Guatemala, leading towards the Gulf of México via Chiapas.

Our analysis and simulations agree with what was predicted by Soberon (2001), indicating that the invasion potential of the moth to México would be along the coast of the Gulf of México to the Yucatán Peninsula, where environmental conditions are suitable and overlap with the distribution of native species of *Opuntia* and cultivation areas.

In summary, the tools that we used provide ways to estimate possible routes of invasion, which would allow the identification of highly suitable sites for the establishment of invasive species as well as candidate sites for conservation and early monitoring. The use of correlative niche models and process-based models in conjunction is practical for preventing and managing biological invasions.

# Capítulo 1

## Introducción

Las invasiones biológicas son la segunda causa de pérdida de biodiversidad a nivel mundial y pueden causar daños a la economía, la producción de alimentos y a la salud humana (1). La introducción de las especies no nativas a los sistemas naturales y de agricultura ha sido promovido por actividades humanas, tales como el comercio internacional, el turismo y la introducción de especies invasoras como agente de control biológico, lo cual ha facilitado las invasiones biológicas a nivel local, regional y global (2). *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Pyralidae: Phycitinae), mejor conocida como la “palomilla del nopal”, es una especie nativa de América del Sur que se alimenta de varias especies de *Opuntia* (3). Fue introducida en Australia en 1925 como agente de control biológico para controlar la invasión de especies exóticas de *Opuntia* provenientes de América del Sur (4). Subsecuentemente, *C. cactorum* fue liberada con el mismo propósito en Hawái, India, Sudáfrica, algunas islas de Caribe y en 1989 fue detectada en Florida (5). Durante su expansión en el Caribe, la palomilla causó una reducción significativa de las poblaciones de especies de *Opuntia*, el cual es uno de los géneros más importantes de la familia de las cactáceas en América, en virtud de su endemismo y usos (3). Los reportes de la Secretaría de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP) para el 2022, indican que, 78443.35 ha están destinadas para el cultivo de *Opuntia* en México, generando aproximadamente 5,000 MDP anualmente, ya que es una fuente importante de forraje, alimento y pigmento (6). En 2007, la presencia de *C. cactorum* fue reportada en la Isla Mujeres, Quintana Roo, México, y de acuerdo a las fuentes oficiales fue erradicada en el 2008 (7). Sin embargo, ha sido categorizada como una especie de alto riesgo de entrada a México, dado que las poblaciones presentes en los E.U. continúan expandiéndose a lo largo de la costa del Golfo de México (8, 9). Además, la trayectoria que atraviesan las islas del Caribe infestadas por la palomilla, impactan el territorio mexicano y podrían ser un factor importante de dispersión a larga distancia (10).

Una forma de estimar el riesgo potencial de invasión de la palomilla a México, es mediante el uso de modelos de nicho ecológico (MNE), los cuales estiman el conjunto de condiciones climáticas donde la tasa de crecimiento poblacional podría ser positiva y que además se puede proyectar su distribución potencial (11). Estos modelos han sido utilizados para fines diferentes, tales como la estimación de sitios prioritarios para su conservación, pronosticar sitios de brotes epidemiológicos, como un acercamiento para evaluar el efecto del cambio climático

sobre la distribución de las especies, y para ayudar al manejo de especies invasoras (12-14). Para entender qué es un MNE, es necesario definir el concepto de nicho ecológico, al cual se le han atribuido diferentes definiciones a lo largo del tiempo, con el objetivo de responder a la pregunta, ¿Qué delimita la distribución de las especies?. Para el caso de los NME, se toma como base la definición de Joseph Grinnell (1917), en la que la distribución de las especies está definida por las barreras físicas y climáticas, haciendo poco énfasis en la disponibilidad de alimentos y las interacciones bióticas de las especies (15). Tomando como referencia el esquema heurístico BAM (B: factores bióticos, A: factores abióticos y M: capacidad de movimiento o área accesible para la especie), que ilustra en tres dominios o conjuntos de factores que determinan la distribución de las especies, el concepto de nicho grinnelliano sería aquel que sólo considera el conjunto A, es decir, los factores abióticos idóneos donde la tasa de crecimiento de una especie sería positiva (16). Bajo esta premisa, otra definición de nicho importante para este trabajo es la de el hiperespacio ecológico, propuesta por Evelyn Hutchinson (1944), en la que el nicho está definido como la suma de todos los factores ambientales actuando sobre un organismo, así entonces el nicho ecológico es una región en el hiperespacio de  $n$  dimensiones (17). Lo que se necesita para generar un modelo de nicho grinnelliano es, alimentar al algoritmo de modelado con datos de presencia georeferenciados de la especie, tanto en su área nativa como en su área invadida, y capas de información climática. De esta manera el algoritmo genera el modelo nicho en el hiperespacio ecológico (que toma forma de elipsoide), posteriormente, este es proyectado al espacio geográfico, tanto, con el fin de identificar sitios de alto riesgo de invasión, de acuerdo a la idoneidad ambiental para la especie (18).

En los trabajos anteriores, en los cuáles se han utilizado MNE para estimar el riesgo de invasión de *C. cactorum* en México, encontraron que la ruta de mayor probabilidad de entrada es desde la región nordeste de la frontera de México con Estados Unidos de América y un menor riesgo en la región sudeste del país (19, 20). Sin embargo, estos modelos son representaciones estáticas de los procesos dinámicos que suponen que las especies están en equilibrio con el ambiente actual, ignorando su dinámica de dispersión, procesos demográficos, evolutivos y sus interacciones bióticas (12, 21-23). Recientemente, se han desarrollado modelos para integrar la dinámica de dispersión y las dimensiones ambientales de la distribución (24), tales como los modelos basados en procesos (SDM híbridos) que combinan información de los ENM correlativos y los procesos de dispersión para estimar la dinámica del área de distribución (21), generando una estimación de los procesos de invasión y los efectos del cambio climático en la distribución de las especies (25). En este trabajo se utilizó un modelo basado en procesos (range dynamic models (26)) para estimar la dinámica potencial de invasión de *C. cactorum* desde dos puntos iniciales: uno desde la población en E.U.A. más cercana a México y la segunda en la zona continental más cercana a la Isla Mujeres en el estado de Quintana Roo en la península de Yucatán, México. En la primera fase de este trabajo, utilizamos un acercamiento novedoso para estimar el potencial de distribución de la palomilla, en el cual se calibraron MNE basados en elipsoides, donde se obtuvieron un total de 4,000,000 de modelos candidatos, los cuales pasaron por filtros de significancia estadística (prueba binomial y ROC parcial) y de rendimiento (tasa de omisión y el AUC de la curva ROC), en otras palabras se aplicaron protocolos de calibración y selección de los modelos de nicho. En la segunda fase, se modeló la dinámica de dispersión de la especie para determinar áreas

de alta susceptibilidad a la invasión, por medio de modelos basados en procesos (18). Los modelos basados en procesos son representaciones matemáticas y computacionales de uno o varios procesos que caracterizan el funcionamiento de sistemas biológicos (27). En el caso particular de este estudio, se consideran: la presencia y ausencia de la especie, dinámica de dispersión (considerando un kernel de dispersión a primeros vecinos) y los modelos de idoneidad ambiental. Esta aproximación nos permitió estimar las rutas posibles de invasión de *C. cactorum* en México y probar la hipótesis de invasión de Soberon (2001), que indica que el mayor riesgo de invasión se encuentra a lo largo de la costa del Golfo de México, hacia la península de Yucatán, donde las condiciones ambientales son idóneas y se sobreponen con la distribución de especies nativas de *Opuntia* (19).

# Capítulo 2

## Artículo Enviado

Enviado al Journal of Applied Ecology el día 13 de noviembre del año 2023

### Using process-based models to estimate the invasion dynamics of *Cactoblastis cactorum* in North America

Natalia Castillo-Mendoza<sup>1</sup>, Juan E. Fornoni Agnelli<sup>2</sup>, Guadalupe Andraca-Gómez<sup>3</sup>, Andrés Lira-Noriega<sup>4</sup>, Jorge Soberon<sup>5</sup>, Luis Osorio-Olvera<sup>1\*\*</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Ecoinformática de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México

<sup>2</sup> Laboratorio de Ecología evolutiva de las interacciones bióticas, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México

<sup>3</sup> Genética de la conservación, Instituto de Biología UNAM, Coyoacán, Ciudad de México, 05410, México

<sup>4</sup> Red de Estudios Moleculares Avanzados, Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, 91073, México

<sup>5</sup> Department of Ecology and Evolutionary Biology, The University of Kansas, Lawrence, Kansas, 66045, United States of America

**\*\* Corresponding author:**

Luis Osorio-Olvera Laboratorio de Ecoinformática de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, 04510, México.  
luis.osorio@ieciologia.unam.mx

#### Abstract

1. The introduction of non-native species to agricultural and natural systems has been promoted by human activities such as the use of exotic species for plague control, which have facilitated biological invasions, at local, regional, and global scales. Here, we assess the potential distribution of *C. cactorum*, a species from South America that feeds on

several species of the genus *Opuntia*. Since its arrival to the Caribbean islands, it has reduced native populations of *Opuntia*, and it has been considered one of the biggest threats to the biodiversity of cacti in North America. The cultivation of *Opuntia* in México is a relevant source of fodder, food, and dyes, representing more than  $\sim$  \$265 MM.

2. Here, we assess the potential distribution of *C. cactorum* worldwide and its invasion dynamics in North America. To this end, we first modeled its potential distribution using correlative niche models calibrated with bioclimatic information, global soil-related bioclimatic variables, and soil layers. Then, we estimated its invasion dynamics from the United States to México and from the Yucatán Peninsula to other parts of México using a process-based model. The dynamic model shows that the success of the invasion in México is more likely to occur from the northeastern frontier of México with the United States. These suggest that the region most susceptible to invasion extends from the coast of the United States to México and only a small region between the municipality Isla Mujeres and Soledad, Quintana Roo.
3. *Synthesis and applications*: Our approach provides ways to estimate possible routes of invasion and allows the identification of highly suitable sites for the establishment of invasive species, and thus, it can be applied to estimate candidate sites for conservation and early monitoring. The use of correlative niche models and process-based models in conjunction is not just relevant but also practical for preventing and managing biological invasions. We also provide the R scripts to replicate our analyses; as our approach is general, the software can be used later in other works to estimate the invasion dynamics of any other species.

*dispersal dynamics, Ecological Niche Modeling, metapopulation model, Opuntia, prickly pear moth*

## 2.1 Introduction

Biological invasions are the second leading cause of biodiversity loss and can also cause significant damage to the economy, food production, and human health (1). The introduction of non-native species to agricultural and natural systems has been promoted by human activities such as international trade, tourism, and the use of exotic species for plague control, which have facilitated biological invasions at local, regional, and global scales (2). *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Pyralidae: Phycitinae), better known as the “nopal moth” or “prickly pear moth” is a native species of South America that feeds on several species of the genus *Opuntia* (3). It was introduced to Australia in 1925 as a biological control agent to address the invasion of *Opuntia* species from America (3). Subsequently, *C. cactorum* was released with the same purpose to Hawaii, India, South Africa, and some Caribbean Islands. In 1989 *C. cactorum* was detected in Florida (5). During its expansion in the Caribbean, it caused a significant reduction of the native populations of *Opuntia* species, which are one of the most important genera in the cacti family in America (3). In 2022 in México, reports indicate that 78, 6443.35 ha are destined for the production of *Opuntia* cultivation, accounting for nearly \$265 MM of the agricultural production since it is a relevant source of fodder, food,



and dyes (6).

In 2007, the occurrence of *C. cactorum* was reported on Isla Mujeres island in Quintana Roo, México, and according to official sources, it was eradicated by the year 2008 (7). Nevertheless, it has been categorized as a species with a high probability of entry into México because current populations from the United States of America continue to spread to the Mexican border (8, 9). In addition, hurricanes whose trajectories cover the Caribbean islands infested with *C. cactorum* impact the Mexican territory and could be an important factor that promotes long-distance dispersal (10). A way to estimate the potential risk of invasion of the moth is by using ecological niche models (ENMs), which estimate the set of environmental conditions where the population growth rate of a species is positive and can project its potential geographical distribution (11). These models have been used for different purposes, such as the estimation of the priority conservation sites, forecast of epidemiological outbreak locations, as an approach to evaluate the effect of climate change on species distributions, and to help in the management of invasive species (12-14).

In the past, works that used ENMs to estimate the invasion risk of *C. cactorum* in México, found that the highest probability of entry occurs in the northeast region of the border of México and the United States of America, with a lower risk in the southeast of the country (19, 20). However, these models are static representations of dynamic processes that assume that species are in equilibrium with their current environment, ignoring their dispersal dynamics, demographic processes, and biotic interactions (12, 21-23). More recently, other models have been developed to integrate dispersal dynamics and the environmental dimensions of distributions (24). process-based models (SDM hybrids,(26)) combine information from correlative ENM and dispersal processes to estimate the dynamics of the area of distribution (21), giving a better estimation of the invasion process and the effects of climate change species distributions (25).

Here we used a process-based model (range dynamic model (26)) to estimate the potential invasion dynamics of *C. cactorum* from two initial points: one from the nearest moth population in the United States to México, and the second at the nearest continental point to Isla Mujeres in the state of Quintana Roo in the Yucatán Peninsula, México. In the first phase of this work, we used a novel approach to estimate the potential distribution of the moth, where we applied a strict calibration and selection protocol for ecological niche models. In the second phase, we modeled the invasion dynamics of the species to determine areas of high invasion susceptibility. Our approximation allowed us to estimate the possible invasion paths of *C. cactorum* in México and to test the previous hypothesis of invasion (19).

## 2.2 Methods

### 2.2.1 Occurrence data gathering, thinning, and database building

We collected occurrence data from the native distribution of *C. cactorum* in the Argentinian provinces of Entre Rios, Santa Fe, Chaco, Córdoba, Catamarca, Santiago del Estero, Tucuman, and Jujuy. We also obtained records from (19) and the Global Biodiversity Information Facility database (28) (Figure 2.1 a). We cleaned occurrences using the protocol explained in

Cobos et al. (29). We eliminated spatial duplicates and fossil records and checked for possible georeferencing errors to avoid including erroneous information in the modeling process. All occurrences records were verified using three identification guides (30-32). To avoid problems with spatial autocorrelation, we rarefied the data spatially based on a  $\sim 20$ km distance filter using the `ntbox` R package (18). The curated database was randomly split into two subsets: 50% was used for training, while the other 50% was used for the validation process (Figure 2.1 b).

## 2.2.2 Environmental information

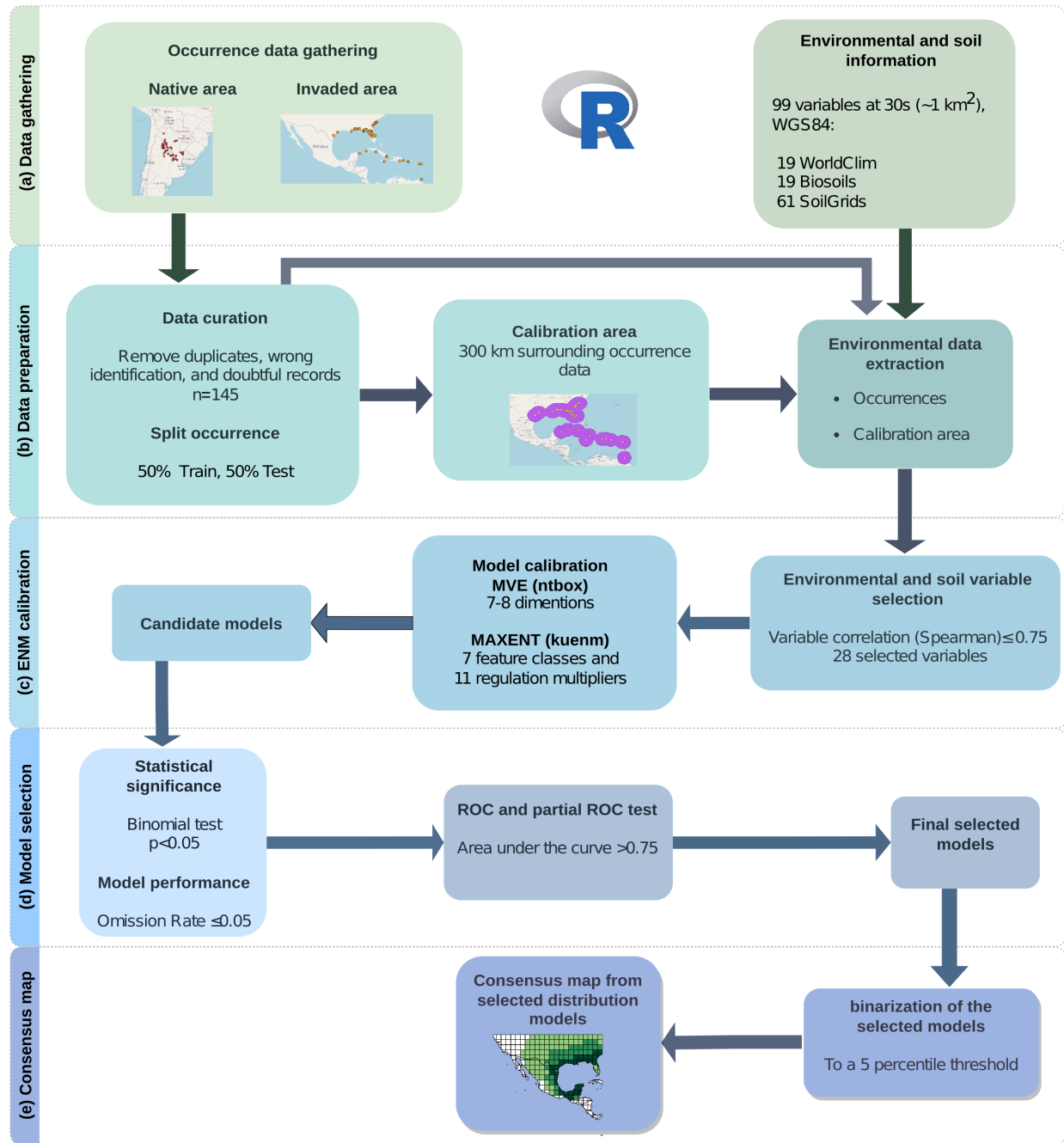
We obtained a set of 99 environmental layers: 19 bioclimatic variables at a spatial resolution of 30" ( $\sim 1 \text{ km}^2$  at the equator) from the WorldClim 2.0 database (33), 19 global soil-related bioclimatic variables from the Global Soil Bioclimatic database at 30" (34), and 61 layers from the SoilGrids database (35) at a spatial resolution of 250 m. To keep a consistent resolution, we aggregated the last one by taking the mean value of all pixels of 250 m inside pixels of 1 km; this process allowed us to have all the modeling layers at the same spatial resolution (note that the aggregate function of the `raster` package does this when applying the mean function, see script `02_res_change_soilgrids_layers.R` in supplementary material; Figure 2.1 a). We created a calibration area for our models using a buffer of 300 km around the curated occurrences. Choosing an appropriate calibration area avoids inflating performance metrics, such as the area under the curve (36, 37). The selected distance was based on the work of Andraca-Gómez (2017) who pointed out that *C. cactorum* could be long dispersed from Caribbean islands to America by hurricanes (10). We masked all selected layers using the calibration area (Figure 2.1 b). We extracted the environmental values of occurrence records (Figure 2.1 b), and to select the set of predictors used to build the ENMs, we evaluated the pairwise correlation between variables using the function `correlation_finder` from the `ntbox` R package (18). We kept the variables that had a correlation of  $\leq 0.75$  (Figure 2.1 c). This procedure reduces collinearity-related issues (38).

## 2.2.3 Ecological niche modeling and validation

To model the ecological niche of *C. cactorum*, we applied a model calibration and selection approach using two modeling algorithms. The first was minimum volume ellipsoid models (MVE) given that theoretical and empirical work sustains that fundamental niches have convex shapes (39-41) (Figure 2.1 c) and that the distance to the center of an ellipsoid is related to some fitness attributes, such as population abundance and genetic diversity (41, 42). MVE is based on the smallest volume ellipsoid that covers  $k$  of the  $n$  observations.

We calibrated MVE models using the `ntbox` R package (18) and selected the best models by applying the following criteria: (i) significant values ( $P < 0,05$ ) of both partial ROC test (43) and binomial test (44); (ii) omission rate values for training and testing data ( $OR \leq 0,05$ ) (Liu et al., 2013). We fitted MVE models using all possible combinations of the less correlated variables in 7 and 8 dimensions within the calibration area using a proportion of  $k = 0.975$  of the training data (Figure 2.1c).

The second modeling algorithm we used was Maxent, which applies the maximum entropy



**Figura 2.1:** Schematic representation of methods used to obtain ecological niche models and dispersal dynamics for *Cactoblastis cactorum*. a) Data gathering, b) Data preparation, c) ENM Calibration, d) Model selection, d) Model selection, e) Consensus Map.

principle to estimate a probability distribution that deviates from a uniform distribution as minimally as required to explain the observations. The Maxent algorithm has proven to have high predictive performance (45, 46). We calibrated Maxent models (47) through the `kuenm` R package (48). We used 11 regulation multiplier values (0.25, 0.5, 0.75, 1, 1.25, 1.5, 2, 2.5, 3, 3.5, and 4) and eight feature classes (L, Q, P, LQ, LP, QP, and LQP, LQTP), where L is linear, Q is quadratic, P is the product. All models were fitted using the less correlated variables. We asked `kuenm` to keep models showing significant values of the partial ROC test ( $P < 0,05$ ), omission rate values ( $OR \leq 0.05$ ) (44), and delta values of the AkaikeInformation Criterion corrected for small samples  $\Delta AICc \leq 2$  (Figure 2.1 c).

As a final selection filter, we kept only those models with AUC values  $\geq 0,75$ . To assess variable importance for both ellipsoid and Maxent models, we performed the Jackknife test using AUC values on test data for those models that passed all selection criteria (Figure 2.1 d). We binarized the selected models using the five percentile of the training data. Then, we created a standardized consensus map by summing the models and dividing the resulting map by the number of selected models (Figure 2.1 e).

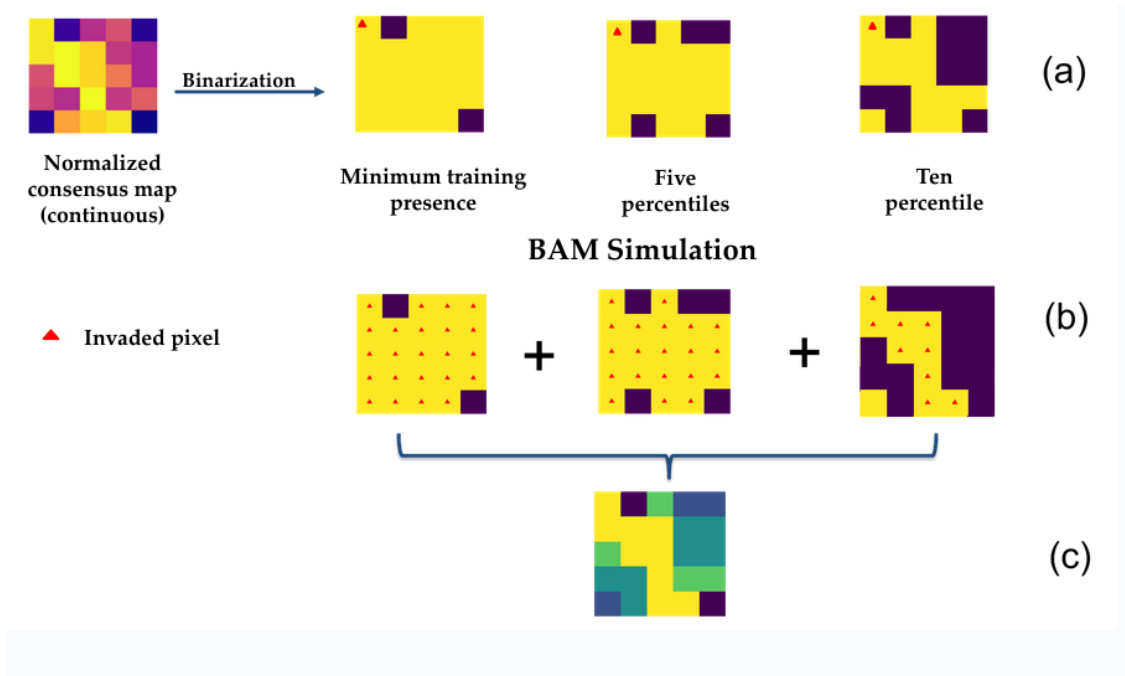
Finally, to identify the most susceptible areas for the invasion, given that there are niche conditions and host, we collected occurrence data of native species of *Opuntia* from México, from GBIF (49), and overlapped them with the final consensus model (S3).

## 2.2.4 Dispersal simulation

We used the final consensus model to simulate the invasion dynamics of the moth. Simulations started from two initial points. The first initiated from the nearest population to the Mexican border with the United States of America in Rockport, Texas; the second started in the Mexican territory at the most accessible point from the nearest occurrence at Pinar del Rio, Cuba to Isla Mujeres in the state of Quintana Roo in the Yucatán Peninsula where *C. cactorum* was reported in 2007 (3, 50).

Simulations were performed using the cellular automaton model included in `bamm` R package (51). An example of an application is in Núñez-Penichet et al. (2023) (52). Under this model, given an occupied area at time  $t$ , two layers of information are needed to obtain the occupied area at time  $t + 1$ : (i) a binary map where values of zero and one mean unsuitable and suitable cells, respectively; (ii) a connectivity matrix, which is defined by the ability of species to reach adjacent cells per time unit. Each suitable cell can be either occupied or not at each time step, therefore, if one cell is occupied, the neighboring cells can be visited by the species, and if such are suitable, they become occupied (21). In general, connectivity matrices depend on the dispersal capacity assumed for a species, and the `bamm` package uses the idea of the “neighborhood of Moore” (53) to estimate adjacent cells. Compared to the Von Neumann neighborhood, Moore’s includes the 4 pixels at the corner of the starting point pixel (54). The model in the `bamm` package has been used in other works to estimate the dispersal dynamics (see (55, 56)).

With the final consensus model for *C. cactorum* we performed a set of simulations in which we estimated the invasion dynamics of the species under different degrees of landscape connectivity (see figure 2.4) as defined by *C. cactorum* dispersal capabilities and the connectivity of suitable



**Figure 2.2:** Graphic representation of applying different binarization thresholds to the consensus map to estimate invasion dynamics using the BAM model in a hypothetical geographic space  $\mathbf{G}$ . (a) Binarized maps were generated from the selected suitability models using three thresholds (minimum training presence, five percentile, and ten percentile). The red triangle represents an invaded pixel at time  $t$ ; (b) Invaded suitability patches after running the **BAM**; (c) Simulation consensus map. Scale color represents the frequency of occupied patches where empty pixels are represented in purple, and the most likely route to be invaded is represented in yellow.

pixels in the thresholded consensus model. To accomplish this, we tested three dispersal scenarios, and 100 suitability thresholds were used to binarize the consensus model, starting from the minimum training presence to the tenth percentile. Note that a low suitability threshold, like the minimum training presence, generates binary maps with suitable pixels more connected than maps binarized with more restrictive thresholds. By using these thresholds, we were able to explore a prediction spectrum that goes from less to more conservative models (Figure 2.4) (57).

The dispersal scenarios used to construct connectivity matrices were one, three, and five neighbor cells at a spatial resolution of  $\sim 2$  km. The election of these dispersal scenarios was based on the maximum dispersal capacity of *C. cactorum* reported in Florida of 75 km in one year (58-60). According to this distance, the moth disperses  $\sim 0.20$  km per day; therefore, it would take  $\sim 10$  days to rove one pixel of  $\sim 2$  km to *C. cactorum*. Although this is a very coarse approximation, it allows having an idea of time units in the simulation.

Given each dispersal scenario and binarized niche model, we iterated the cellular automata 800 times ( $\sim 8,000$  days) to ensure reaching a steady state of simulations; this process generated 100 simulated layers per time unit (recall that we tested for 100 suitability thresholds). For each time, we summed the results to estimate occupation frequencies of each pixel at time

$t$ : a score of 100 in a cell indicates that the species occupied it in all suitability thresholds, whereas a value of 0 means that the species never occupied that cell. Thus, more frequently visited cells are more susceptible to invasion.

## 2.3 Results

### 2.3.1 Occurrence data and modeling layers

We obtained a total of 438 records, and after the thinning process, 146 occurrences were retained to build the final occurrence database (Figure 2.1b). From 99 climatic and soil variables, 28 variables presented correlations  $\leq 0.75$ : seven bioclimatic variables from the WorldClim 2.0 database (33), 13 from the Global Soil Bioclimatic database (34), and seven layers from the SoilGrids database (35) (Figure 2.1c).

### 2.3.2 Ecological niche modeling and validation

The calibration process using Maxent algorithm via `kuenm` resulted in nonsignificant models (Table S1 in Appendix 1). In the case of MVEs, 543 out of 4,292,145 candidate models met the statistical and omission rate criteria, and only 275 had an AUC  $> 0.75$  (Figure 2.1 d). The Jackknife test (Figure S1 in Appendix 2) showed that the five climatic and soil variables that contributed the most to the selected models were: Precipitation Seasonality (Bio 15), Mean Temperature of Driest Quarter (BIO9), Maximum Temperature of the soil in the Warmest Month (BIOSOIL 5 5-15 cm), Annual Mean Temperature (BIO1), and Soil Temperature in November (SOILT 11 0-5 cm).

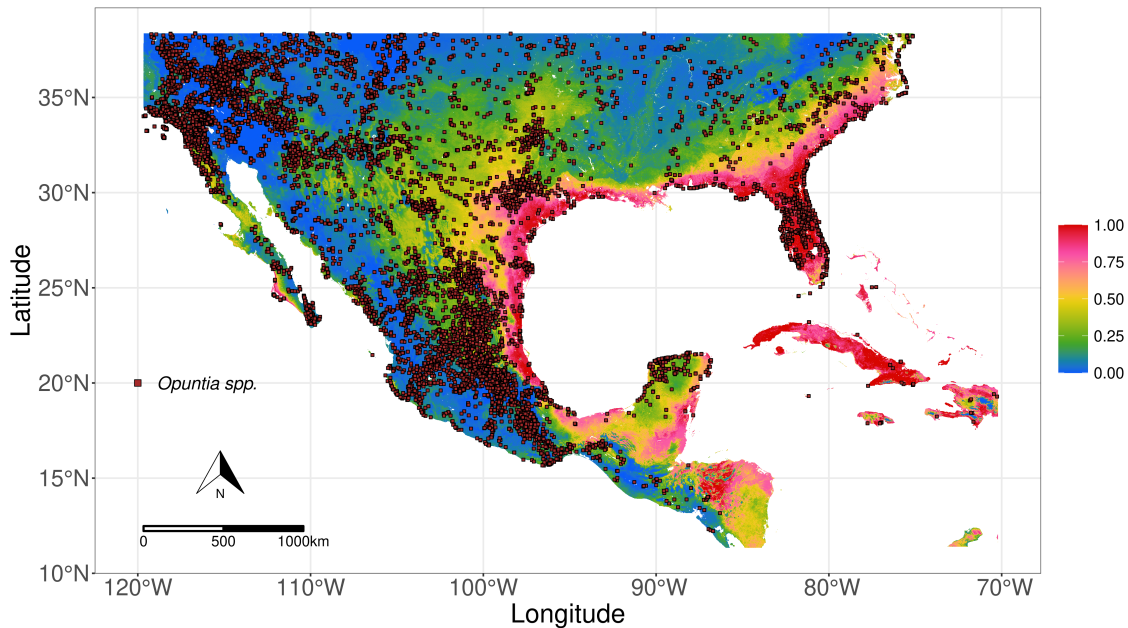
The normalized consensus map allowed us to visualize that the most susceptible region to being invaded by the moth (according to abiotic factors) is the shoreline of the Coast of the Gulf of México from the eastern part of the United States (Georgia, Alabama, Louisiana, and Texas) to México (Nuevo León, Tamaulipas, and Veracruz) (Figure 2.3). Our search in GBIF shows that *Opuntia*, the insect's substrate, is also present in this area (Figure 2.5; see species list in Appendix S3). Although the map shows suitable places in the Peninsula of Yucatán, in most parts of this region, only a small proportion ( $\sim 0.20$ ) of the selected models predicted it as suitable (Figure 2.3). Further, except for Baja California Norte and Sur, almost all the states along the Pacific coast of México had no suitable areas.

### 2.3.3 Dispersal simulation

Simulations for the three dispersal scenarios starting from Rockport, Texas, E.U.A. (the initial point) showed that the general invasion course would be from the border of México and E.U.A. through the state of Tamaulipas, spreading to the coast of the Gulf of México where invasion is more likely to occur (purple color in Figure 2.4). Simulations start to show less agreement in the southern part of the state of Veracruz where the Trans Mexican Volcanic Belt intersects the Llanura Costera del Golfo Norte (see green colors of Figure 2.4a).

Times estimated by the simulations in the three different dispersal scenarios to reach the Mexican border with the E.U.A. and the Yucatán peninsula are as follows: for the one pixel

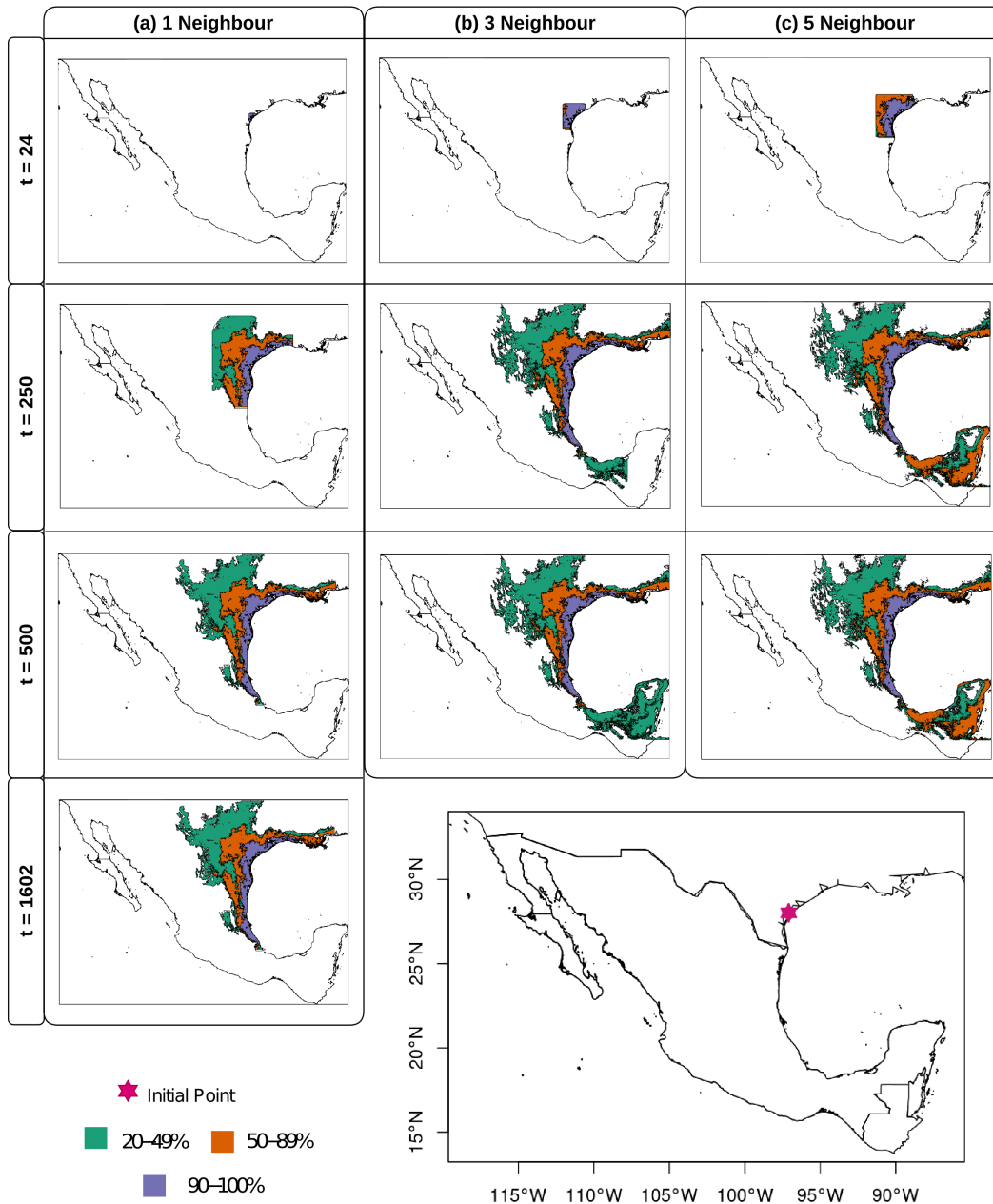




**Figura 2.3:** Suitable areas for *Cactoblastis cactorum* derived from the summation of 272 selected models. The scale shows the proportion of models that predicted a pixel as suitable. Brown dots indicate occurrences of native species of *Opuntia*.

per time unit scenario, 4.16 and 26 years (Figure 2.4a); for the 3 pixels per time unit scenario, 1.07 and 9.87 years (Figure 2.4b), and for the 5 pixels per time unit scenario, 0.64 and 6.13 years (Figure 2.4c), respectively. In all dispersal scenarios, the route that showed the highest invasion risk (according to 90 to 100 % of the simulations) extends along the Coast of the Gulf of México across Texas, spreading further to Mexican territory through the state of Tamaulipas as far as the natural reserve “Sierra de Tamaulipas” reaching out to Paso del Macho, Veracruz. The intermediate invasion risk route, determined by 50 to 89 % of occupation frequencies are slightly different between the three dispersal scenarios. These cover a common area that extends further to continental territory, reaching San Antonio, Texas, entering México through the state of Coahuila as far as Villa Union municipality, and surrounding the natural reserve “Sierra de Tamaulipas” to the Victoria municipality. The most marked differences in this intermediate risk route occur in the southern part of México, where only simulations for dispersal scenarios of three and five pixels reach Quintana Roo. The low invasion risk route (20-49 % of agreement) also shows some differences between scenarios; short distance dispersal scenario extends up to El Navegante, Chihuahua (Figure 2.4a), while the other two reach the state of Sonora, México.

The simulations for three dispersal scenarios starting in Isla Mujeres Quintana Roo, México, showed two general dispersal patterns of invasion to the northern parts of the country: in the first, the invasion occurs through the cost of the Coast of the Gulf of México and then goes to Tamaulipas; in the second, the moth invades Belize and Guatemala reentering to the Mexican territory through the natural reserve “Biósfera Montes Azules”, Chiapas, then it goes to the north through the cost of the Gulf of México.



**Figura 2.4:** Simulation of potential invasion dynamics for *Cactoblastis cactorum* from the starting point in Rock Port, Texas, E.U.A. The column panels represent the three dispersal scenarios: (a) 1 neighbor dispersal capacity, (b) 3 neighbors, and (c) 5 neighbors. Horizontal panels indicate the time step. The color scale indicates the frequency of the models, in percentage, that invade certain areas. The black lines delineate 100 – 90 %, 89 – 50 %, and 49 – 20 % of the models invading an area.



In all dispersal scenarios, the high-risk invasion route (90-100 % of simulations agreement) covers a common area from the municipalities Lazaro Cardenas, Isla Mujeres, and Puerto Morelos to Punta Maroma beach at Solaridad, Quinata Roo. In the intermediate risk route, simulations follow the two general patterns of invasion to the northern parts of the country, but in the case of the three neighbors dispersal scenario, invasion stops at the southern part of Veracruz where this state intersects with the Trans-Mexican Volcanic Belt. For the low-risk invasion route (20 to 49 % of the models), the three dispersal scenarios showed two routes of invasion: 1) the south route, which starts from the initial point and expands to the south to Belize and Guatemala; 2) the other path goes to the north reaching central parts of México such as Moctezuma, San Luis Potosí, the lowest areas of the natural reserve “Biósfera Sierra de Tamaulipas,” and Ocampo, Chihuahua.

The estimated time for the moth to reach Rock port, Texas from Quintana Roo for three dispersal scenarios are as follows: for the one pixel per time unit scenario, 26 years; (Figure 2.4a) for the three pixels per time unit scenario, 8.72 years (Figure 2.4b), and for the five pixels per time unit scenario, 5.14 years (Figure 2.4).

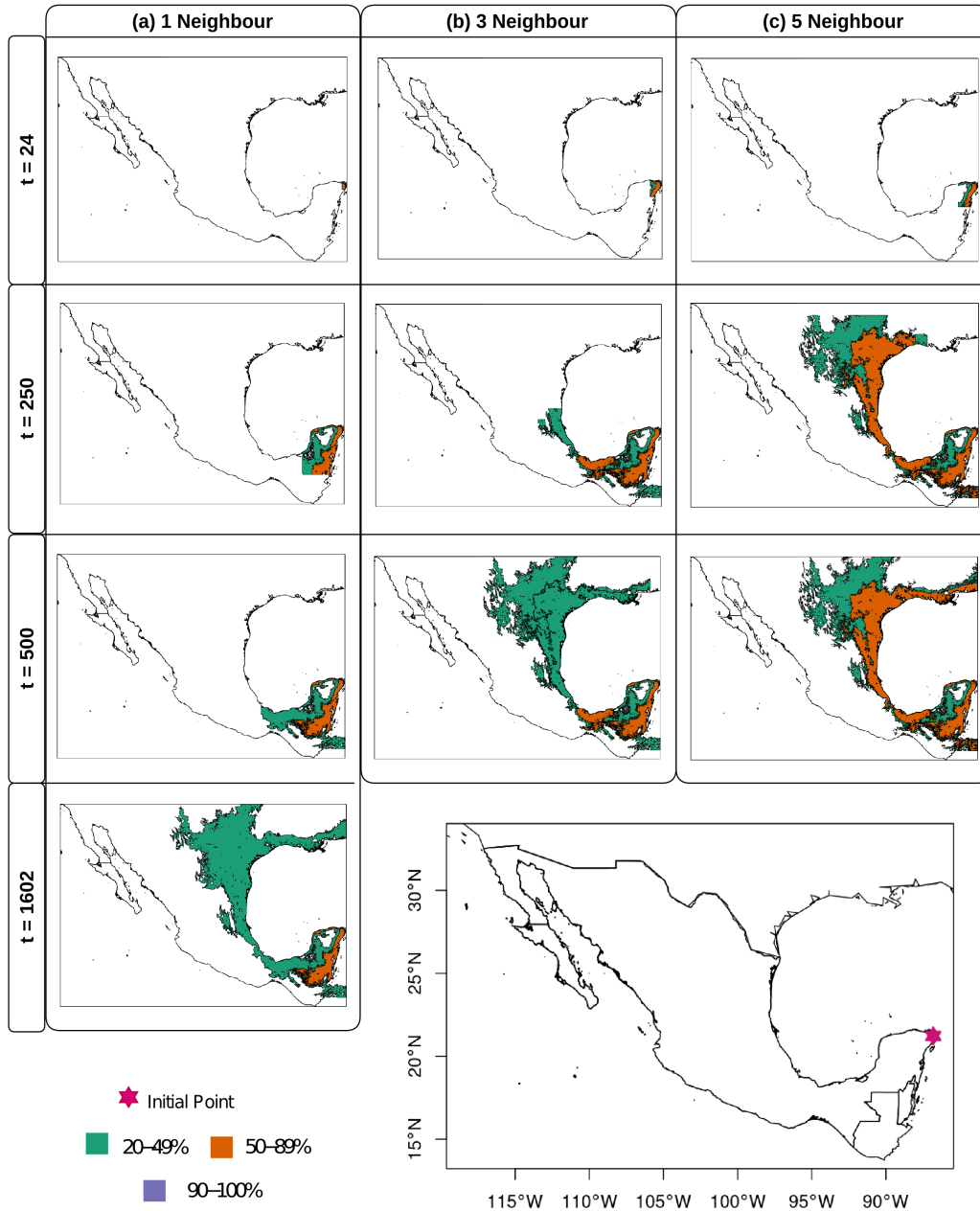
## 2.4 Discussion

In this work, we modeled the potential distribution and invasion dynamics of *Cactoblastis cactorum* in North America. In particular, we estimated its potential invasion routes starting from two points: one in Rockport, United States, and another in the continental part of the municipality of Isla Mujeres.

According to our ecological niche models, the most susceptible region to invasion is the Gulf of the Mexican coast, which includes areas in the states of Georgia, Alabama, Louisiana, and Texas in the United States and the Mexican states of Nuevo León, Tamaulipas, and Veracruz, including a small region between the municipality of Isla Mujeres and Soledad, Quintana Roo. This result accords with the findings of Soberon et al. (2001) (19), who applied correlative niche models to estimate the potential invasion of the moth. In addition, Perez-De la O et al. (2020) (20) also predicted high suitability on the southeastern coast of the United States. Unlike our results, their estimations indicate high suitability at Coahuila, Durango, Chihuahua, and Sonora. However, those previous studies used only climatic predictors, and no model calibration and no variable-selection protocols were used. Here, we tested more than 4 million ellipsoid-based niche models. Ellipsoid models have been used to study relationships between the distance to the niche centroid and fitness attributes such as population abundance and genetic diversity (41, 42). Another improvement of our work is that we estimated probable invasion routes of the moth using a process-based model (26). Process-based models are characterized by their dynamic and mechanistic nature in contrast to conventional niche modeling, which is typically a static and correlational approach. A significant amount of concepts within the field of process-based models can be traced back to classical ecological theory (61, 62) or find their roots in metapopulation ecology (21, 63-65). Our ENMs were built based on a combination of climatic and soil data, such as temperature and its chemical and physical properties (34, 35) to account for two crucial factors determining the distribution and abundance of *C. cactorum*: 1) one being that this moth spends the pupal stage at the superficial layer of the soil ( $\approx 0 - 10$  cm) (3, 32) and 2) soil properties are one of the most influential factors determining the distribution of *Opuntia* species', their host. Thus, an indirect relationship between soil properties and the distribution of *C. cactorum* is also expected.

Studies have pointed out that edaphic variables in ENMs improve model accuracy for plant species, whereas models restricted to climate data could lead to overestimation (66-71). The soil variables that contributed the most to the ENM models are soil temperature and cation exchange capacity (CEC; both at 0 to 5cm depth). Soil pH is essential for CEC because as pH increases (becomes less acid), the number of negative charges on the colloids increases, thereby increasing CEC. The direct relationship between soil properties and the moth is yet to be determined by physiological experiments (unpublished). Regarding the relation between soil properties and the distribution of *Opuntia* species, it has been reported they develop well in soils with pH between 6.5 and 8.5 (72), which goes in line with our findings for *C. cactorum* where we detected very suitable sites in soils with pH values between 4.7 and 8.2.

Our dynamic models indicate that the invasion route most likely to occur is from Rockport, Texas, and expands to the South of Veracruz through the coast of the Gulf of Mexico. The



**Figura 2.5:** Simulation of potential invasion dynamics for *Cactoblastis cactorum* from the starting point in Quintana Roo, México. Vertically the three panels represent the three dispersal capacity scenarios, (a) 1 neighbor dispersal capacity, (b) 3 neighbors dispersal capacity, and (c) 5 neighbors dispersal capacity. Horizontally the panels indicate the time step. The color scale indicates the frequency of the models, in percentage, that invade certain areas. The black lines delineate 90 %, 50 %, and 20 % of the models invading an area.

above is a relevant result since it gives us a starting point to suggest possible monitoring sites for the insect. In this route, the ecoregions that cover larger areas (such as Western Gulf coastal grasslands, Veracruz moist forest, Tamaulipan Mezquital, and East-central Texas forests) show an appropriate interval of precipitation for the moth, which is between  $\approx 750$  and 1500mm per year. Such precipitation values overlap with the most suitable area for the moth at its native distribution, the Arid Chaco of Argentina, where the annual precipitation ranges between 600 and 120mm (73, 74).

The interval of temperatures at this invasion route ranges between  $\approx 20-24$  °C , and according to the findings of McLean et al. 2006 (75), these temperatures are appropriate for the specie's development since the minimum temperature at which eggs hatch is above 15 °C, and female longevity is longer at 18 °C (decreasing as the temperature rises), the optimum reproduction occurs at an interval from 26-30 °C (76), this also echoes in the ENM variable contribution as three out of the five most relevant variables for the models are temperature variables. As seen in Figure 2.3 there is also presence of native wild species of *Opuntia*, as well as the overlap with cultivation areas along Tamaulipas (8).

Although the cellular automaton model that we used is simple (21) and there are alternatives, such as *demoniche* (77), these alternatives require demographic information that is seldom available (26, 41); even if demographic information is estimated using static life table that requires less sampling effort (78), they would need information from the native and invaded area to have a precise estimation on how do demographic parameters change as a function of environmental suitability and thus niche structure (23, 24, 42). Given that our model does not account for demographic processes, the arrival times of the moth might be inaccurate. On the other hand, the simulations gave us a coarse estimation of its invasion routes. The advantages of cellular automaton models are that their conceptual structure is easy to understand, they have few assumptions and can produce coarse-grained outputs, thus making it better suited to model large geographic extents and finer spatial resolutions. Although cellular automata may look too "simple", they are capable of generating complex spatial dynamics (79). The model used in this study depends on parameters that are relatively easy to obtain: a presence-absence matrix with the locations of initial populations, information about dispersal capacity, and a thresholded suitability model under the assumption that if a pixel has a value of one, then the growth rate is positive (21). This simplicity makes our model an attractive alternative to studying the dispersal dynamics of any species from an insect to a shark see (52, 55, 56). Our analysis and simulations indicate the potential invasion of the moth to México along the coast of the Coast of the Gulf of México to the Yucatán Peninsula, where environmental conditions are suitable and overlap with the distribution of native species of *Opuntia* and cultivation areas (8, 80). These results give more insight to reinforce monitoring at high entrance risk areas as well as containing dispersal of *C. cactorum*.

In summary, the tools that we used provide ways to estimate possible routes of invasion, which would allow the identification of highly suitable sites for the establishment of invasive species as well as candidate sites for conservation and early monitoring. Given that the detectability of invasive species influences the cost and effects of biological control and how feasible it is to eradicate plagues, the use of correlative niche models and process-based models in conjunction is not just relevant but also practical for preventing and managing biological invasions (81,

82).

# Capítulo 3

## Discusión y Conclusiones

En este trabajo se modeló el nicho ecológico para estimar la distribución potencial y se simuló la dinámica de invasión de *Cactoblastis cactorum* en América del Norte. En particular, se estimaron las rutas potenciales de invasión desde dos puntos de inicio: el primero, desde Rockport, Texas, Estados Unidos y el segundo, en la zona continental del municipio Isla Mujeres, Quintana Roo. De acuerdo con nuestros modelos de nicho ecológico, la región más susceptible a la invasión es la costa del Golfo de México, lo cual incluye zonas de los Estados Unidos tales como Alabama, Louisiana y Texas, mientras que en el territorio mexicano se extiende por Nuevo León, Tamaulipas y Veracruz, incluyendo pequeñas regiones entre el municipio de Isla Mujeres y Soledad del estado de Quintana Roo. Estos resultados concuerdan con lo observado por Soberón et al. (2001) (19), en cuyo estudio se utilizaron modelos correlativos para estimar el potencial invasor de la palomilla. Además, Pérez de la O y colaboradores (2020) (20), también predijeron alta idoneidad ambiental en la costa sureste de los Estados Unidos. A diferencia de nuestros resultados, sus estimaciones indican alta idoneidad en Coahuila, Durango, Chihuahua y Sonora. En estudios previos, se utilizan algoritmos cuyos protocolos de calibración de los modelos y selección de los mismos, podrían parecer simples, sin embargo, están acorde a la capacidad computacional disponible en aquel entonces. Los avances tecnológicos del presente, nos permitieron tener la capacidad computacional necesaria para utilizar protocolos de calibración y selección de modelos minuciosos, permitiéndonos probar más de 4 millones de modelos de elipsoides de mínimo volumen (EMV). Los modelos de elipsoides han sido utilizados para estudiar la relación entre la distancia al centroide del nicho y los atributos de educación tales como abundancia y diversidad genética (41, 42). Otro aporte de este trabajo es la estimación de rutas de invasión posibles de la palomilla utilizando modelos basados en procesos (26). Los modelos basados en procesos se caracterizan por su naturaleza dinámica y mecánica, en contraste con el modelado de nicho convencional, lo cual, es usualmente un acercamiento estático y correlativo. Una cantidad significativa de conceptos en el campo de modelos basados en procesos pueden ser rastreados desde la teoría clásica de la ecología (61, 62) o se pueden encontrar sus raíces en la ecología de metapoblaciones (21, 63-65). Con respecto a nuestros MNE se construyen con una combinación de datos de clima y temperatura, características físicas y químicas del suelo (34, 35), para considerar dos factores cruciales que determinan la distribución y abundancia de *C. cactorum*: 1) El primero, siendo que esta palomilla pasa la fase de pupa en las capas superficiales del suelo ( $\approx$  0-10 cm) (3,

32) y 2) las propiedades del suelo es uno de los factores más influyentes para su hospedero. Por lo tanto, se esperan relaciones directas e indirecta entre las propiedades del suelo y la distribución de *C. cactorum*.

Algunos estudios han resaltado que las variables edáficas en MNE mejoran la precisión para especies de plantas, mientras que los modelos restringidos a datos de clima podrían conllevar la sobreestimación (66-71). Las variables que más contribuyeron a los MNE son: La temperatura del suelo y la capacidad de intercambio catiónico (CEC; ambas a una profundidad de 0 a 5 cm). El pH del suelo es esencial para la CEC dado que a medida que el pH aumenta (es menos ácido), el número de cargas negativas en los coloides aumenta, por lo tanto, incrementando la CEC. La relación directa de las propiedades del suelo y la palomilla aún está por determinarse mediante experimentos fisiológicos (por publicar). Respecto a la relación entre las propiedades del suelo y la distribución de especies de *Opuntia*, se ha reportado que se desarrollan en suelos con pH entre 6.5 y 8.5 (72), lo cual concuerda con lo que se encontró para *C. cactorum* donde se detectaron sitios altamente idóneos en suelos cuyo pH se encuentra entre 4.7 y 8.2. Nuestros modelos dinámicos indican que la ruta de mayor probabilidad de invasión sería desde Rockport, Texas, expandiéndose al sur de Veracruz, a través de la costa del Golfo de México. Los resultados mencionados anteriormente son relevantes, ya que nos dan un punto de inicio para sugerir sitios de monitoreo. En esta ruta, las ecorregiones que cubren áreas más grandes (tales como los pastizales costeros del Golfo Occidental, bosque húmedo de Veracruz, mezquital de Tamaulipas, y los bosques del centro este de Texas) muestran un intervalo apropiado de precipitación para la palomilla, lo cual está entre  $\approx 450$  y 1500 mm por año. Tales valores de precipitación se superponen con las áreas de mayor idoneidad para la palomilla en distribución nativa, el Chaco Árido de Argentina, donde la precipitación se encuentra entre 600 a 1200 mm (73, 74).

El intervalo de temperatura en esta ruta de invasión está entre  $\approx 20$ -24 C°, y de acuerdo a McLean et al. (2006) (75), estas temperaturas son apropiadas para el desarrollo de la palomilla, ya que la temperatura mínima para la eclosión de los huevecillos es de 15 C°, y la longevidad de las hembras es mayor a 18 C° (disminuye a medida que la temperatura aumenta), la reproducción óptima ocurre entre 26-36 C° (76), esto concuerda con la contribución de las variables más importantes para los modelos, las cuales 3 de las 5 variables son de tipo temperatura. Como se ha visto en la Figura 2.3, también hay presencia de especies nativas de *Opuntia*, al igual que la sobreposición de áreas de cultivo en Tamaulipas.

Aun cuando el modelo autómatas celular que se utilizó es simple (21), y que hay alternativas tales como *Demoniche* (77), estas alternativas requieren información demográfica que rara vez está disponible (26, 41); aun cuando la información demográfica sea estimada utilizando una tabla de vida estática que requiere esfuerzo de muestreo (78), se necesitaría información del área nativa e invadida para tener una estimación precisa de cómo los parámetros demográficos cambian en función de la idoneidad ambiental y, por lo tanto, de la estructura del nicho (23, 24, 42). Dado que nuestro modelo no toma en cuenta los procesos demográficos, los tiempos de dispersión de la palomilla podrían ser inexactos. Por otro lado, la simulación nos da una estimación de sus rutas de invasión. La ventaja de los modelos de autómatas celular son que, su estructura conceptual no es difícil de entender, tienen un par de supuestos, y pueden producir salidas de grano grueso, de tal forma que los hace más adecuados para modelar

grandes extensiones geográficas y resoluciones espaciales más finas. Aunque los autómatas celulares podrían parecer muy “Simples” son capaces de generar dinámicas espaciales complejas (79). Un ejemplo exitoso de la aplicación de este tipo de modelos es el de las simulaciones generadas para *Vespa mandarinia* en el trabajo de Niñez-Penichet (2021), el cual predijo acertadamente la dispersión de la especie cuyo punto de inicio se ubica en las coordenadas de los registros de la avispa en el estado de Washington, hacia el noroeste de Canadá. En un estudio publicado recientemente por Looney (2023), se reportan presencias de esta avispa en Columbia Británica, Canadá (55, 83). El modelo utilizado en este estudio depende de parámetros que son relativamente fáciles de obtener: una matriz de presencia, ausencia con ubicaciones de las poblaciones iniciales, información acerca de la capacidad de dispersión, y un modelo de idoneidad restringida bajo el supuesto de que si un pixel tiene valor de 1, entonces la tasa de crecimiento es positiva (21). Esta sencillez hace de nuestro modelo una alternativa para el estudio de la dinámica de dispersión de cualquier especie (ver 52, 55, 56). Nuestro análisis y simulaciones indican que el potencial invasor de la palomilla en México se extiende a lo largo de costa del Golfo de México, hacia la Península de Yucatán, donde las condiciones ambientales son idóneas y se sobreponen tanto con la distribución de especies nativas de *Opuntia* como con las áreas de cultivo (8, 80). Estos resultados brindan más información para reforzar los esfuerzos de monitoreo que ya se realizan en las áreas de mayor riesgo de introducción, al igual que la contención de dispersión *C. cactorum*, desde el año 2010 se han implementado actividades de Vigilancia Epidemiológica por medio del establecimiento de rutas de vigilancia, rutas de trampeo, parcela centinela y exploración de las áreas de cultivo de nopal, a lo largo de la costa del Golfo de México hasta la costa de Quintana Roo (8, 84).

En conclusión, las herramientas que se utilizaron brindan formas de estimar las rutas posibles de invasión, lo que permitiría la identificación de sitios de alta idoneidad para el establecimiento de especies invasoras, sitios candidatos para la conservación y monitoreo temprano. Dado que la detectabilidad de especies invasoras influye en el costo y efectividad del control biológico, así como en la factibilidad de erradicar las plagas, el uso combinado de modelos de nicho correlativos y modelos basados en posesos es práctico para prevenir y manejar las invasiones biológicas (81, 82).



# Referencias

- (1) Vitousek, P. M., Dantonio, C. M., Loope, L. L., Rejmánek, M. y Westbrooks, R. NZJcol21<sub>11</sub>.pdf, inf. téc., 1997, págs. 1-16.
- (2) Lockwood, J. L., Hoopes, M. F. y Marchetti, M. P., *Invasion ecology*, 2013, págs. 1-16.
- (3) Zimmerman, H., Bloem, S. y Klein, H., *Biología, historia, amenaza, monitoreo y control de la palomilla del nopal Cactoblastis cactorum*. del Val, E., ed.; OIEA VIENA, OIEA/FAO, IEA Vienna, IEA/FAO-BSC/CM: Vienna, 2007, pág. 1823.
- (4) Imms, A. D. (1941). The prickly-pear problem in Australia. *Nature* 148, 303-305.
- (5) Marsico, D., Wallace, L., Erwin, G., Brooks, C. P., McClare, J. E. y Welch, M. E. (2010). Geographic patterns of genetic diversity from native range of *Cactoblastis cactorum* (Berg) support for documental history of invasion and multiple introductions for invasive populations. *Biology Invasion* 13, 1384-3547.
- (6) SIAP Anuario Estadístico de la Producción Agrícola, 2021.
- (7) NAPPO Detección y erradicación de protección de Brote de palomilla de nopal (*Cactoblastis cactorum*), municipio de Isla Mujeres, Quintana Roo, México, 2020.
- (8) SENASICA (2021). Análisis estratégico de riesgos sanitarios. 12.
- (9) CONABIO en *Sistema de información sobre especies invasoras en México*; Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad: México DF, 2017, pág. 3.
- (10) Andraca-Gómez, G. Genética de poblaciones y Filogeografía de *Cactoblastis cactorum*, Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, 2017, pág. 100.
- (11) Peterson, A. T. y Vieglais, D. (2001). Predicting species invasions using ecological niche modeling. *BioSciences* 51, 363-371.
- (12) Guisan, A. y col. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16, ed. por Arita, H., 1424-1435.
- (13) Escobar, L. E. (2020). Ecological Niche Modeling: An Introduction for Veterinarians and Epidemiologists. *Frontiers in Veterinary Science* 7, 1-15.
- (14) Peterson, A. T., *Ecological niches and geographic distributions*; 11, 2012; vol. 49, págs. 49-6266-49-6266.
- (15) Grinnell, J. (1917). The Niche Relationships of the Californi Thrasher. 427-433.
- (16) Soberón, J. y Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 19644-19650.
- (17) Sánchez-Hernández, J. (2021). George Evelyn Hutchinson's legacy in modern ecology and limnology. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 115, 175-185.

- (18) Osorio-Olvera, L., Lira-Noriega, A., Soberón, J., Peterson, A. T., Falconi, M., Contreras-Díaz, R. G., Martínez-Meyer, E., Barve, V. y Barve, N. (2020). ntbox: An r package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches. *Methods in Ecology and Evolution*, DOI: [10.1111/2041-210X.13452](https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452).
- (19) Soberon, J. S., Golubov, J. y Sarukhán, J. en *Florida Entomologist*, 2001.
- (20) Pérez-De la O, N. B., Espinosa-Zaragoza, S., López-Martínez, V., Hight, S. D. y Varone, L. (2020). Ecological niche modeling to calculate ideal sites to introduce a natural enemy: The case of apanteles opuntiarum (hymenoptera: Braconidae) to control cactoblastis cactorum (lepidoptera: Pyralidae) in north america. *Insects* 11, 1-14.
- (21) Soberón, J. y Osorio-Olvera, L. (2023). A dynamic theory of the area of distribution. *Journal of Biogeography* 50, 1037-1048.
- (22) Zurell, D., Jeltsch, F., Dormann, C. F. y Schröder, B. (2009). Static species distribution models in dynamically changing systems: How good can predictions really be? *Ecography* 32, 733-744.
- (23) Osorio-Olvera, L., Soberón, J. y Falconi, M. (2019). On population abundance and niche structure. *Ecography* 42, 1415-1425.
- (24) Osorio-Olvera, L. A., Falconi, M. y Soberón, J. (2016). Sobre la relación entre idoneidad del hábitat y la abundancia poblacional bajo diferentes escenarios de dispersión. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87, 1080-1088.
- (25) Pagel, J. y Schurr, F. M. (2012). Forecasting species ranges by statistical estimation of ecological niches and spatial population dynamics. *Global Ecology and Biogeography* 21, 293-304.
- (26) Zurell, D., Thuiller, W., Pagel, J., Cabral, J. S., Münkemüller, T., Gravel, D., Dullinger, S., Normand, S., Schiffrers, K. H., Moore, K. A. y Zimmermann, N. E. (2016). Benchmarking novel approaches for modelling species range dynamics. *Global change biology* 22, 2651-2664.
- (27) Buck-Sorlin, G. en *Encyclopedia of Systems Biology*, Dubitzky, W., Wolkenhauer, O., Cho, K.-H. y Yokota, H., eds.; Springer New York: New York, NY, 2013, págs. 1755-1755.
- (28) GBIF.org GBIF Home page, 2021.
- (29) Cobos, M. E., Jiménez, L., Nuñez-Penichet, C., Romero-Alvarez, D. y Simoes, M. (2018). Sample data and training modules for cleaning biodiversity information. *Biodiversity Informatics*, DOI: [10.17161/bi.v13i0.7600](https://doi.org/10.17161/bi.v13i0.7600).
- (30) SADER y SENASICA Guía de síntomas y daños de la Palomilla del nopal (Cactoblastis cactorum), 2019.
- (31) Habeck, D. y Bennett, F. (1990). Cactoblastis cactorum Berg (Lepidoptera: Pyralidae), a Phycitine New to Florida. *Entomology Circular* 333, 1-4.
- (32) Folgarait, P. J., Montenegro, G. A., Plowes, R. M. y Gilbert, L. (2018). A Study of Cactoblastis cactorum (Lepidoptera: Pyralidae) in its Native Range: Further Insights into Life Cycle, Larval Identification, Developmental Parameters, Natural Enemies, and Damage to the Host Plant Opuntia ficus-indica (Caryophyllales: Cactaceae. *Florida Entomologist* 101, 559-572.
- (33) Fick, S. e Hijmans, R. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37, 4302-4315.
- (34) Lembrechts, J. J. y col. (2022). Global maps of soil temperature. *Global Change Biology* 28, 3110-3144.

- 
- (35) Batjes, N. H., Ribeiro, E. y Van Oostrum, A. (2020). Standardised soil profile data to support global mapping and modelling (WoSIS snapshot 2019). *Earth System Science Data*, DOI: [10.5194/essd-12-299-2020](https://doi.org/10.5194/essd-12-299-2020).
- (36) Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A. y Real, R. (2008). AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17, 145-151.
- (37) Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J. y Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222, 1810-1819.
- (38) Feng, X., Park, D. S., Liang, Y., Pandey, R. y Papeş, M. (2019). Collinearity in ecological niche modeling: Confusions and challenges. *Ecology and Evolution*, DOI: [10.1002/ece3.5555](https://doi.org/10.1002/ece3.5555).
- (39) Maguire, B. (1973). *The American Society of Naturalists Niche Response Structure and the Analytical Potentials of Its Relationship to the Habitat* Published by : The University of Chicago Press for The American Society of Naturalists Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2.107>, 213-246.
- (40) Jiménez, L., Soberón, J., Christen, J. A. y Soto, D. (2019). On the problem of modeling a fundamental niche from occurrence data. *Ecological Modelling* 397, 74-83.
- (41) Osorio-Olvera, L., Yañez-Arenas, C., Martínez-Meyer, E. y Peterson, A. T. (2020). Relationships between population densities and niche-centroid distances in North American birds. *Ecology Letters* 23, 555-564.
- (42) Ochoa-Zavala, M., Osorio-Olvera, L., Cerón-Souza, I., Rivera-Ocasio, E., Jiménez-Lobato, V. y Núñez-Farfán, J. (2022). Reduction of Genetic Variation When Far From the Niche Centroid: Prediction for Mangrove Species. *Frontiers in Conservation Science* 2, DOI: [10.3389/fcosc.2021.795365](https://doi.org/10.3389/fcosc.2021.795365).
- (43) Peterson, A. T., Papeş, M. y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, DOI: [10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008).
- (44) Anderson, R. P., Lew, D. y Peterson, A. T. (2003). Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162, 211-232.
- (45) Guillera-Aroita, G., Lahoz-Monfort, J. J. y Elith, J. (2014). Maxent is not a presence-absence method: A comment on Thibaud et al. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 1192-1197.
- (46) Elith, J. y col. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129-151.
- (47) Phillips, S. B., Aneja, V. P., Kang, D. y Arya, S. P. (2006). Modelling and analysis of the atmospheric nitrogen deposition in North Carolina. *International Journal of Global Environmental Issues* 6, 231-252.
- (48) Cobos, M. E., Townsend Peterson, A., Barve, N. y Osorio-Olvera, L. (2019). Kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, DOI: [10.7717/peerj.6281](https://doi.org/10.7717/peerj.6281).
- (49) GBIF The Global Biodiversity Information Facility: occurrence download *Opuntia*, 2023.

- (50) Andraca-Gómez, G., Ordano, M., Boege, K., Domínguez, C. A., Piñero, D., Pérez-Ishiwara, R., Pérez-Camacho, J., Cañizares, M. y Fornoni, J. (2015). A potential invasion route of *Cactoblastis cactorum* within the Caribbean region matches historical hurricane trajectories. *Biological Invasions* 17, 1397-1406.
- (51) Osorio-Olvera, L. y Soberón, J. (2023). bamm: Species Distribution Models as a Function of Biotic, Abiotic and Movement Factors (BAM). R package version 0.4.4.
- (52) Nuñez-Penichet, C., Soberón, J. y Osorio-Olvera, L. (2023). The dispersal patterns of a migratory insect are driven by biotic interactions. *Journal of Biogeography* 50, 1464-1472.
- (53) Gray, L. (2002). A Mathematician Looks at Wolfram ' s New Kind of Science. *Notices of the AMS* 50, 200-211.
- (54) Sharma, P., Diwakar, M. y Lal, N. (2013). Edge Detection using Moore Neighborhood. *International Journal of Computer Applications* 61, 26-30.
- (55) Nuñez-Penichet, C., Osorio-Olvera, L., Gonzalez, V. H., Cobos, M. E., Jiménez, L., DeRaad, D. A., Alkische, A., Contreras-Díaz, R. G., Nava-Bolaños, A., Utsumi, K., Ashraf, U., Adeboje, A., Townsend Peterson, A. y Soberon, J. (2021). Geographic potential of the world's largest hornet, *Vespa mandarinia* Smith (Hymenoptera: Vespidae), worldwide and particularly in North America. *PeerJ*, DOI: [10.7717/peerj.10690](https://doi.org/10.7717/peerj.10690).
- (56) De Wysiecki, A. M., Cortés, F., Jaureguizar, A. J. y Barnett, A. (2022). Potential global distribution of a temperate marine coastal predator: The role of barriers and dispersal corridors on subpopulation connectivity. *Limnology and Oceanography* 67, 1805-1819.
- (57) Pearson, R. G. y Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, DOI: [10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x](https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x).
- (58) Hight, S. D., Carpenter, J. E., Bloem, K. A., Bloem, S., Pemberton, R. W. y Stiling, P. (2002). Expanding geographical range of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in North America. *Florida Entomologist* 85, 527-529.
- (59) Johnson, D. M. y Stiling, P. D. (1998). Distribution and Dispersal of *Cactoblastis cactorum* ( Lepidoptera : Pyralidae ), an Exotic *Opuntia*-Feeding Moth , in Florida Author ( s ): Derek M . Johnson and Peter D . Stiling Source : The Florida Entomologist , Mar . , 1998 , Vol . 81 , No . 1 ( Mar . 81, 12-22.
- (60) Stiling, P. (2002). Potential non-target effects of a biological control agent, prickly pear moth, *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae), in North America, and possible management actions. *Biological Invasions* 4, 273-281.
- (61) Fisher, S., Ronald Aylmer (1937). 152: The Wave of Advance of Advantageous Genes. *Annals of Eugenics* 7, 355-369.
- (62) Skellman, J. G. (1939). random dispersal in theoretical populations. *Conservancy, The Nature*, 196-218.
- (63) Hanski, I. (1999). Habitat Connectivity , Habitat Continuity , and Metapopulations in Dynamic Landscapes. 87, 209-219.
- (64) HANSKI, I. y GILPIN, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42, 3-16.
- (65) Hanski, I. y Ovaskainen, O. (2002). Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology* 16, 666-673.

- (66) Beauregard, F. y De Blois, S. (2014). Beyond a climate-centric view of plant distribution: Edaphic variables add value to distribution models. *PLoS ONE* 9, DOI: [10.1371/journal.pone.0092642](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092642).
- (67) Coudun, C., Gégout, J. C., Piedallu, C. y Rameau, J. C. (2006). Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: An illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography* 33, 1750-1763.
- (68) Bertrand, R., Perez, V. y Gégout, J. C. (2012). Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: The case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology* 18, 2648-2660.
- (69) Diekmann, M., Michaelis, J. y Pannek, A. (2015). Know your limits - The need for better data on species responses to soil variables. *Basic and Applied Ecology* 16, 563-572.
- (70) Velazco, S. J. E., Galvão, F., Villalobos, F. y De Marco, P. (2017). Using worldwide edaphic data to model plant species niches: An assessment at a continental extent. *PLoS ONE* 12, 1-24.
- (71) Zuquim, G., Costa, F. R., Tuomisto, H., Moulatlet, G. M. y Figueiredo, F. O. (2020). The importance of soils in predicting the future of plant habitat suitability in a tropical forest. *Plant and Soil* 450, 151-170.
- (72) Riuiz-López, S., *El nopal: propiedades y paquete tecnológico para su producción*; Fundación Produce Sinaloa, A.C., SAGARPA, CVTTS: Rosarip, Sinaloa, México, 2011.
- (73) Karlin, M. S. (2012). Cambios temporales del clima en la subregión del Chaco árido. *Multequina* 21, 3-16.
- (74) Poveda-Martínez, D., Noguerales, V., Hight, S. D., Logarzo, G., Emerson, B. C., Varone, L. y Hasson, E. (2023). Geography, climate and shifts in host plants distribution explain the genomic variation in the cactus moth. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11, 1-14.
- (75) McLean, S. C., Bloem, K. A., Bloem, S., Hight, S. D. y Carpenter, J. E. (2006). Effect of temperature and length of exposure time on percent egg hatch of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist* 89, 340-347.
- (76) Legaspi, J. C. y Legaspi, B. C. (2007). Life table analysis for *Cactoblastis cactorum* immatures and female adults under five constant temperatures: Implications for pest management. *Annals of the Entomological Society of America* 100, 497-505.
- (77) Nenzén, H. K., Swab, R. M., Keith, D. A. y Araújo, M. B. (2012). demoniche - an R-package for simulating spatially-explicit population dynamics. *Ecography* 35, 577-580.
- (78) Huggard, D. J. (1999). Static life-table analysis of fall rates of subalpine fir snags. *Ecological Applications* 9, 1009-1016.
- (79) Molofsky, J. y Bever, J. D. (2004). A new kind of ecology? *BioScience* 54, 440-446.
- (80) Calva, V. y Larson, J., *Nopales, tunas y xoconostles*, 2009, págs. 2-3.
- (81) Reaser, J. K., Burgiel, S. W., Kirkey, J., Brantley, K. A., Veatch, S. D. y Burgos-Rodríguez, J. (2020). The early detection of and rapid response (EDRR) to invasive species: a conceptual framework and federal capacities assessment. *Biological Invasions* 22, 1-19.
- (82) Fletcher, R. y Fortin, M.-J., *Spatial Ecology and Conservation Modeling*; Springer Nature Switzerland: Cham, 2018, pág. 531.
- (83) Looney, C., Carman, B., Cena, J., Cichorz, C., Iyer, V., Orr, J., Roueché, N., Salp, K., Serrano, J. M., Udo, L., van Westendorp, P., Wilson, T. M., Wojahn, R. y Spichiger,

- S. E. (2023). Detection and description of four *Vespa mandarinia* (Hymenoptera, Vespidae) nests in western North America. *Journal of Hymenoptera Research* 96, 1-20.
- (84) SADER y SENASICA PALOMILLA DEL NOPAL *Cactoblastis cactorum* Berg Lepidoptera: Pyralidae Aviso público del riesgo y situación actual, inf. téc., 2019.

# Apéndice

## Apéndice 1

### Tabla S1.- Estadísticos y resultados de la calibración de los modelos de Maxent

La siguiente tabla muestra información acerca de la cantidad de modelos que cumplen los criterios de selección que usa la función KUENM.

Tabla S1. Estadísticas generales de los modelos que cumplieron criterios distintos.

Criteriaos	Number of models
Todos los modelos candidatos	77
Modelos estadísticamente significativos	77
Modelos que cumplieron el criterio de taza de omisión	0
Modelos que cumplen el cirterio AICc	1
Modelos estadísticamente sigificativos	0
que cumplen el criterio de taza de omisión Modelos estadísticamente sigificativos	1
que cumplen el criterio de AICc Modelos estadísticamente sigificativos que cumplen los criterios de omisión y AICc	0

### Tabla S2.-Modelos de Maxent selccionados de acuerdo a los criterios definidos por el usuario

Notar que si la selección de argumentos es “ORAICc”, los valores de delta AICc fueron recalculados solo entre los modelos que cumplen los criterios de la taza de omisión.

Tabla S2. Las estadíticas de rendimiento de todos los modelos candidatos de Maxent (una muestra de 500 modelos). Los encabezados de las columnas 5 y 7 representan los siguiente: Criterio de infromación Akaike (AICc), la diferencia entre el AICc de un modelo dado y el AICc del modelo con el AICc más bajo (deltaAICc), Akaike weight(calculado como la probabilidad relativa de un modelo ) ( $\exp(-0,5 * \text{delta.AICc})$ ) (WAICc).

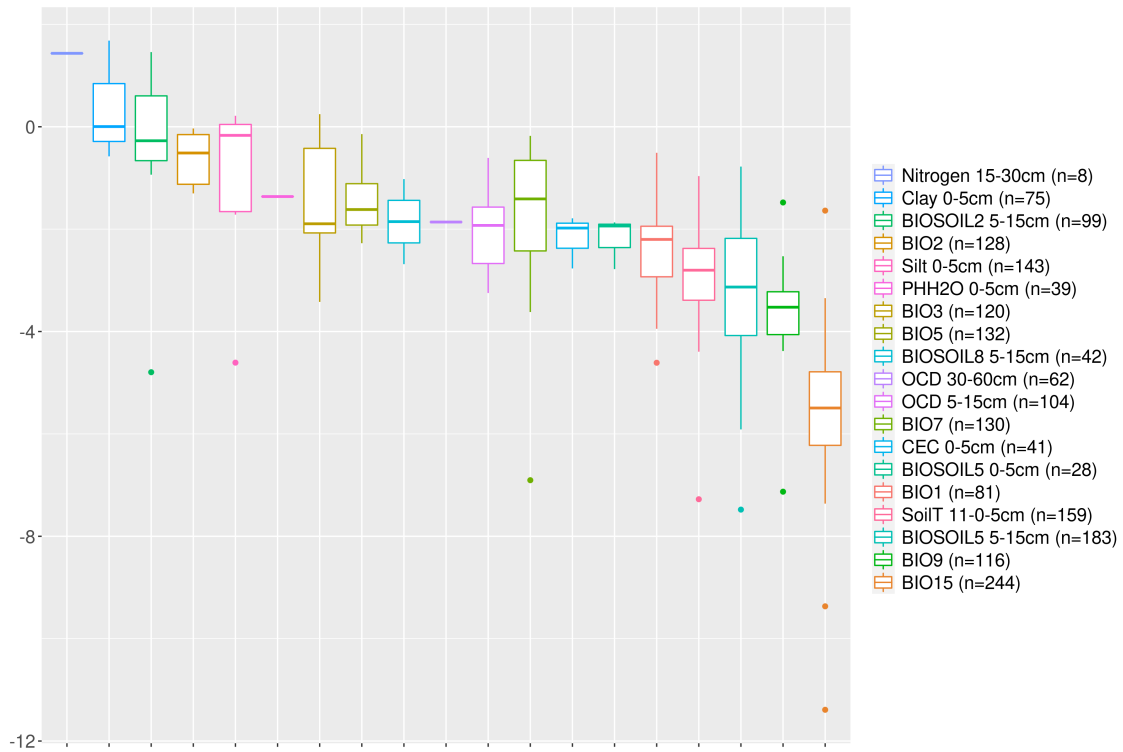
Model	Mean AUC ratio	p-value (pROC)	Omission rate at 5 %	AICc	$\Delta$ AICc	AICc weight	N parameters
M_0.25_F_l_swd_bg	1.98E+00	0.00E+00	9.43E-02	2.35E+03	2.46E+01	3.42E-06	1.60E+01
M_0.25_F_q_swd_bg	1.97E+00	0.00E+00	7.55E-02	2.36E+03	4.07E+01	1.04E-09	1.60E+01
M_0.25_F_p_swd_bg	1.81E+00	0.00E+00	2.83E-01	2.85E+03	5.26E+02	4.82E-115	7.90E+01
M_0.25_F_lq_swd_bg	1.98E+00	0.00E+00	2.45E-01	2.34E+03	1.96E+01	4.15E-05	3.00E+01
M_0.25_F_lp_swd_bg	1.71E+00	0.00E+00	3.02E-01	3.02E+03	6.98E+02	1.88E-152	8.30E+01
M_0.25_F_qp_swd_bg	1.92E+00	0.00E+00	3.40E-01	3.07E+03	7.48E+02	3.39E-163	8.40E+01
M_0.25_F_lqp_swd_bg	1.87E+00	0.00E+00	3.40E-01	4.40E+03	2.08E+03	0.00E+00	9.50E+01
M_0.5_F_l_swd_bg	1.98E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.35E+03	2.48E+01	3.04E-06	1.60E+01
M_0.5_F_q_swd_bg	1.96E+00	0.00E+00	9.43E-02	2.36E+03	4.10E+01	9.36E-10	1.60E+01



Model	Mean AUC ratio	p-value (pROC)	Omission rate at 5%	AICc	$\Delta$ AICc	AICc weight	N parameters
M_0.5_F_p_swd_bg	1.78E+00	0.00E+00	2.26E-01	2.70E+03	3.73E+02	6.37E-82	7.30E+01
M_0.5_F_lq_swd_bg	1.97E+00	0.00E+00	2.45E-01	2.35E+03	2.46E+01	3.33E-06	2.90E+01
M_0.5_F_lp_swd_bg	1.85E+00	0.00E+00	2.26E-01	2.98E+03	6.61E+02	2.69E-144	8.20E+01
M_0.5_F_qp_swd_bg	1.94E+00	0.00E+00	2.64E-01	2.89E+03	5.69E+02	1.71E-124	8.00E+01
M_0.5_F_lqp_swd_bg	1.87E+00	0.00E+00	2.64E-01	2.86E+03	5.38E+02	1.32E-117	7.90E+01
M_0.75_F_l_swd_bg	1.98E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.35E+03	2.51E+01	2.58E-06	1.60E+01
M_0.75_F_q_swd_bg	1.97E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.37E+03	4.13E+01	7.94E-10	1.60E+01
M_0.75_F_p_swd_bg	1.97E+00	0.00E+00	2.26E-01	2.51E+03	1.81E+02	3.20E-40	6.20E+01
M_0.75_F_lq_swd_bg	1.97E+00	0.00E+00	2.26E-01	2.35E+03	2.18E+01	1.33E-05	2.80E+01
M_0.75_F_lp_swd_bg	1.97E+00	0.00E+00	2.26E-01	2.50E+03	1.78E+02	2.03E-39	6.10E+01
M_0.75_F_qp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	2.45E-01	2.75E+03	4.24E+02	7.79E-93	7.50E+01
M_0.75_F_lqp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	2.64E-01	2.94E+03	6.16E+02	1.45E-134	8.10E+01
M_1_F_l_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.35E+03	2.56E+01	2.08E-06	1.60E+01
M_1_F_q_swd_bg	1.98E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.37E+03	4.17E+01	6.44E-10	1.60E+01
M_1_F_p_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	2.26E-01	2.57E+03	2.48E+02	8.25E-55	6.60E+01
M_1_F_lq_swd_bg	1.98E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.35E+03	2.82E+01	5.42E-07	2.80E+01
M_1_F_lp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.55E+03	2.30E+02	1.03E-50	6.50E+01
M_1_F_qp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	2.26E-01	2.56E+03	2.34E+02	9.23E-52	6.50E+01
M_1_F_lqp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	2.26E-01	2.73E+03	4.05E+02	7.96E-89	7.40E+01
M_1.25_F_l_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.35E+03	2.61E+01	1.62E-06	1.60E+01
M_1.25_F_q_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.37E+03	4.22E+01	4.93E-10	1.60E+01
M_1.25_F_p_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	2.08E-01	2.43E+03	1.08E+02	2.27E-24	5.30E+01
M_1.25_F_lq_swd_bg	1.98E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.35E+03	2.29E+01	7.68E-06	2.60E+01
M_1.25_F_lp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.45E+03	1.26E+02	2.64E-28	5.50E+01
M_1.25_F_qp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	2.08E-01	2.54E+03	2.17E+02	6.45E-48	6.30E+01
M_1.25_F_lqp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	2.08E-01	2.53E+03	2.04E+02	3.67E-45	6.20E+01
M_1.5_F_l_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.35E+03	2.67E+01	1.19E-06	1.60E+01
M_1.5_F_q_swd_bg	1.98E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.36E+03	4.00E+01	1.49E-09	1.50E+01
M_1.5_F_p_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.40E+03	7.82E+01	7.75E-18	4.70E+01
M_1.5_F_lq_swd_bg	1.98E+00	0.00E+00	7.55E-02	2.35E+03	2.13E+01	1.77E-05	2.40E+01
M_1.5_F_lp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.42E+03	9.60E+01	1.05E-21	5.00E+01
M_1.5_F_qp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	2.08E-01	2.49E+03	1.68E+02	2.30E-37	5.80E+01
M_1.5_F_lqp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.46E+03	1.36E+02	2.48E-30	5.50E+01
M_2_F_l_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.51E-01	2.34E+03	1.95E+01	4.25E-05	1.30E+01
M_2_F_q_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.37E+03	4.12E+01	8.29E-10	1.50E+01
M_2_F_p_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.37E+03	4.35E+01	2.69E-10	4.00E+01
M_2_F_lq_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.35E+03	2.87E+01	4.36E-07	2.40E+01
M_2_F_lp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.39E+03	6.14E+01	3.34E-14	4.30E+01
M_2_F_qp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.39E+03	6.49E+01	6.07E-15	4.40E+01
M_2_F_lqp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.41E+03	8.17E+01	1.33E-18	4.70E+01
M_2.5_F_l_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.70E-01	2.34E+03	2.03E+01	2.92E-05	1.30E+01
M_2.5_F_q_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.37E+03	4.27E+01	3.99E-10	1.50E+01
M_2.5_F_p_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.34E+03	1.51E+01	3.97E-04	3.20E+01
M_2.5_F_lq_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.36E+03	3.15E+01	1.05E-07	2.20E+01
M_2.5_F_lp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.37E+03	4.18E+01	6.04E-10	3.80E+01
M_2.5_F_qp_swd_bg	1.98E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.40E+03	7.70E+01	1.40E-17	4.40E+01
M_2.5_F_lqp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.37E+03	4.22E+01	5.13E-10	3.80E+01
M_3_F_l_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.70E-01	2.35E+03	2.12E+01	1.83E-05	1.30E+01
M_3_F_q_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.37E+03	4.74E+01	3.83E-11	1.60E+01
M_3_F_p_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.33E+03	4.37E+00	8.27E-02	2.80E+01
M_3_F_lq_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.35E+03	2.55E+01	2.19E-06	1.80E+01
M_3_F_lp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.35E+03	2.15E+01	1.57E-05	3.20E+01
M_3_F_qp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.51E-01	2.35E+03	2.44E+01	3.76E-06	3.30E+01
M_3_F_lqp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.51E-01	2.34E+03	1.64E+01	2.03E-04	3.10E+01
M_3.5_F_l_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.35E+03	2.23E+01	1.07E-05	1.30E+01
M_3.5_F_q_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.37E+03	4.68E+01	5.13E-11	1.50E+01
M_3.5_F_p_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.34E+03	1.61E+01	2.29E-04	2.90E+01
M_3.5_F_lq_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.13E-01	2.35E+03	2.79E+01	6.43E-07	1.80E+01
M_3.5_F_lp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.32E+03	0.00E+00	7.36E-01	2.50E+01
M_3.5_F_qp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.34E+03	1.98E+01	3.65E-05	3.00E+01
M_3.5_F_lqp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.34E+03	1.83E+01	7.71E-05	3.00E+01
M_4_F_l_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.89E-01	2.35E+03	2.64E+01	1.40E-06	1.40E+01
M_4_F_q_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.37E+03	4.60E+01	7.60E-11	1.40E+01
M_4_F_p_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.33E+03	3.83E+00	1.08E-01	2.40E+01
M_4_F_lq_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.35E+03	3.04E+01	1.82E-07	1.80E+01
M_4_F_lp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.33E+03	5.80E+00	4.06E-02	2.50E+01
M_4_F_qp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.33E+03	6.41E+00	2.99E-02	2.50E+01
M_4_F_lqp_swd_bg	1.99E+00	0.00E+00	1.32E-01	2.34E+03	1.20E+01	1.80E-03	2.70E+01

## Apéndice 2

**Figura S1.- Prueba de Jackknife.** Resultados de la prueba de Jackknife para el AUC de la contribución individual de las variables climáticas y de suelo. Los valores negativos indican la disminución del AUC the los modelos de MVE cuando una variable es removida, por lo tanto, esta variable mejora el modelo. Mientras que, si el valor es negativo, la inclusión de la variable disminuye el rendimiento del modelo.



## Apéndice 3

Tabla S3.- Lista de especies de *Opuntia* cuyos registros aparecen en la Figura 3.

- *Opuntia species*
- *Opuntia xrooneyi*
- *Opuntia aciculata*
- *Opuntia albicarpa*
- *Opuntia andersonii*
- *Opuntia atrispina*
- *Opuntia auberi*
- *Opuntia aureispina*
- *Opuntia basilaris*
- *Opuntia bravona*
- *Opuntia chaffeyi*
- *Opuntia chianguiana*
- *Opuntia chisosensis*
- *Opuntia chlorotica*
- *Opuntia clarkiorum*
- *Opuntia cochenillifera*
- *Opuntia cochinera*
- *Opuntia deamii*
- *Opuntia decumbens*
- *Opuntia dejecta*
- *Opuntia depressa*
- *Opuntia elizondoana*
- *Opuntia engermanii*
- *Opuntia excelsa*
- *Opuntia feracantha*
- *Opuntia feroacantha*
- *Opuntia ficus-indica*
- *Opuntia fuliginosa*

- *Opuntia gallegiana*
- *Opuntia gosseliniana*
- *Opuntia hitchcockii*
- *Opuntia huajuapensis*
- *Opuntia humifusa*
- *Opuntia hyptiacantha*
- *Opuntia inaperta*
- *Opuntia lagunae*
- *Opuntia lasiacantha*
- *Opuntia leucotricha*
- *Opuntia littoralis*
- *Opuntia macrocentra*
- *Opuntia macrorhiza*
- *Opuntia magarrhiza*
- *Opuntia microdasys*
- *Opuntia miquelii*
- *Opuntia occidentalis*
- *Opuntia olmeca*
- *Opuntia oricola*
- *Opuntia parviclada*
- *Opuntia perotensis*
- *Opuntia phaeacantha*
- *Opuntia pilifera*
- *Opuntia polycantha*
- *Opuntia potsii*
- *Opuntia preciadae*
- *Opuntia puberula*
- *Opuntia pubescens*
- *Opuntia pusilla*
- *Opuntia pycnantha*

- *Opuntia robisonii*
- *Opuntia robusta*
- *Opuntia rufida*
- *Opuntia scheri*
- *Opuntia senilis*
- *Opuntia setispina*
- *Opuntia soederstromiana*
- *Opuntia spinosibacca*
- *Opuntia spinulifera*
- *Opuntia stenopetala*
- *Opuntia streptacantha*
- *Opuntia stricta*
- *Opuntia tapona*
- *Opuntia tehuacana*
- *Opuntia tehuantepecana*
- *Opuntia tezontepecana*
- *Opuntia tomentosa*
- *Opuntia vaseyi*
- *Opuntia velutina*
- *Opuntia wilcoxii*
- *Opuntia xcarstenii*
- *Opuntia xoccidentalis*