



¿CÓMO SEGUIR LA PISTA DE UNA PLAGA INVASORA?
CACTOBLASTIS CACTORUM COMO EJEMPLO

Guadalupe Andraca Gómez^{1*}
Tania Garrido Garduño¹

¹Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, C. P. 04510, México.

* Autora para correspondencia: guadalupeandraca@gmail.com

Resumen

Entender cómo, cuándo y por qué surge una invasión biológica es importante para su prevención y control. En la actualidad las herramientas moleculares y bioinformáticas permiten determinar cómo ha sido el proceso de invasión y cuáles son los factores que facilitan su establecimiento. Los marcadores moleculares evalúan la diversidad y estructura genética infiriendo cual podría ser el origen de los individuos introducidos, estas inferencias se pueden realizar mediante pruebas de hipótesis. Por otro lado, con análisis de conectividad y modelos de nicho se infieren los posibles factores ambientales que limitan o permiten que una especie invasora se expanda a otras zonas. Con base en la integración de todas estas herramientas, a continuación, proponemos qué análisis realizar para así comprender los procesos de invasión.

Introducción

Las actividades humanas como los viajes, el comercio y la agricultura promueven el movimiento continuo de especies más allá de los límites de su distribución original (Williamson y Fitter, 1996). Se ha observado que las modificaciones en los ecosistemas se dan como resultado de la expansión de sitios urbanos y de zonas de cultivo (Richardson y Pyšek, 2006). Estas acciones no sólo significan la facilitación de la migración de las especies a larga distancia, también implica cambios en las cadenas tróficas promoviendo el establecimiento de especies invasoras, las cuales generalmente se encuentran en condiciones ambientales óptimas, en muchos casos libres de enemigos, lo que favorece su poder competitivo (Chen, 2016). Estas especies no nativas pueden mantenerse sin causar ningún efecto negativo. Sin embargo, si se establecen y expanden sus poblaciones causando graves daños ecológicos y económicos, entonces sí se les considera plagas invasoras (Blackburn *et al.*, 2011). Una forma de inferir indirectamente las fases que componen el proceso de invasión como la introducción, la dispersión, así como el crecimiento demográfico y la expansión a nuevas poblaciones es con ayuda de herramientas moleculares.

Los marcadores moleculares como secuencias, microsátélites y SNP's permiten realizar análisis de la variación genética y así determinar si diferentes poblaciones comparten o no variantes (Hamilton, 2009). Es a partir de cuantificar estas similitudes o diferencias entre las poblaciones, que se estiman el número de introducciones, rutas de dispersión y procesos demográficos (Sakai *et al.*, 2001; Lee, 2002; Allendorf y Lundquist 2003). La combinación de estas herramientas y análisis como modelos bayesianos (ABC) (Cornuet *et al.*, 2014), de conectividad (Taylor *et al.*, 2006) y modelado de nicho (Peterson 2011) han permitido poner a prueba hipótesis sobre rutas de invasión, discernir sobre los factores que promueven la expansión de las especies y, finalmente, predecir las zonas a las que pueden expandirse las especies invasoras. Por ello es importante en estas especies: 1) comparar la variación genética de las poblaciones en el área de distribución invadida y el área nativa; 2) evaluar si las poblaciones se encuentran estructuradas (diferenciadas entre sí); 3) conocer los factores ambientales que pueden estar promoviendo o evitando la diferenciación entre las poblaciones de ambas regiones.

Cactoblastis cactorum conocida como “la polilla del nopal” (Berg) (*Pyralidae: Phycitidae*) es originaria de Suramérica, se alimenta de un gran número de especies de *Opuntia* durante sus diferentes estadios larvales introduciéndose en las pencas (Robertson y Hoffmann, 1989; Zimmermann *et al.*, 2007). Se conoce que en 1920 se transportaron 2750 larvas desde Entre Ríos, Argentina, hasta Australia para controlar especies invasoras de *Opuntia*, de ahí se llevaron 112 600 puestas a Sudáfrica, posteriormente en 1957 a diversas islas del Caribe. En 1980, se detectaron individuos en Guantánamo (Cuba), y para 1989 se tuvo el primer reporte en los cabos de la Florida por lo que se asume que la introducción podría ser resultado de actividades humanas (Simonsen *et al.*, 2008). En general, la fecha exacta de colonización del resto de las islas del Caribe se desconoce, sin embargo, Habeck y Bennett (1993) asumen que la introducción en Cuba y en otras islas del Caribe se produjo de forma natural. Al llegar al Caribe, y en especial a Estados Unidos, la invasión ha sido muy rápida (dispersión de 120 km por año). A partir de entonces, en México se estableció una alerta, ya que su entrada representaría un desastre dada la cantidad de especies de cactáceas del género *Opuntia* que hay en el país, se reconocen 85 especies 50 de las cuales son consideradas endémicas, sin contar las pérdidas económicas que representaría ya que durante años se ha utilizado y han comercializado los cladodios y los frutos para el consumo humano (Soberón *et al.*, 2001).

En este capítulo describiremos algunos métodos utilizados en el estudio de las invasiones biológicas. Dado que para el caso de *Cactoblastis cactorum* se cuenta con fechas de introducción y posibles mecanismos de dispersión dentro de su zona introducida, constituyendo un buen modelo para ejemplificar algunos métodos utilizados para estudiar las especies biológicas invasoras. Es mediante este conocimiento que se pueden realizar monitoreos dirigidos a las zonas estimadas con las condiciones bióticas y abióticas más probables que una especie introducida se pueda establecer y causar daños.

Método

Muestreo

Cactoblastis cactorum es un organismo gremial y una sola hembra puede poner entre 70 y 90 huevos en una misma planta, lo ideal cuando se muestrean especies con estas características es coleccionar una sola larva por cladodio, de esta forma se evita un error de muestreo y, por lo tanto, una subestimación de la variación genética de las poblaciones. El tejido utilizado para la extracción de ADN para lepidópteros es el músculo de las larvas o abdomen de los adultos conservados en alcohol al 96% a -20°C .

Análisis de variación genética

La variación genética se evalúa con marcadores neutrales como marcadores mitocondriales, microsátélites, secuencias de ADN. La primera prueba que se realiza con los marcadores moleculares son las pruebas de neutralidad y equilibrio de Hardy Weinberg. Para el caso de los marcadores mitocondriales como la Citocromo oxidasa uno (COI) los parámetros de diversidad genética utilizados son; número de sitios segregantes (S), número de haplotipos y diversidad nucleotídica (p) (Rozas *et al.*, 2003). Una de las desventajas de los marcadores mitocondriales es que la variación presente no refleja procesos evolutivos recientes, si tomamos en cuenta que los procesos de invasión son eventos recientes en términos evolutivos, es conveniente utilizar otro tipo de marcadores que presenten una tasa de variación alta como los microsátélites. Con este marcador se pueden obtener otros estimadores de variación genética como: el número promedio de alelos (N_A), heterocigocidad observada (H_o), heterocigocidad

esperada (H_e), coeficiente de endogamia (F_{IS}) y riqueza alélica (RA) a través de diferentes softwares como Genepop (Rousset 2008) y MSA (Dieringer *et al.*, 2003). La diferenciación entre poblaciones es estimada generalmente con F_{ST} (Wright, 1922), este estimador se basa en identificar la heterocigosidad compartidas entre ellas. Se pueden utilizar otros estimadores como basados en alelos compartidos (D_{AS} , D_{PS}) o alelos particulares (Slatkin 1985; Barton y Slatkin 1986) para cada población evitando de esta forma errores de estimación cuando las poblaciones tienen un desbalance en la heterocigosis.

Identificación de poblaciones fuente

En especies invasoras es importante determinar las poblaciones fuente, para ello suponemos flujo génico sólo de poblaciones con registros más antiguos hacia aquellas más recientes. La fuente de procedencia más probable se estima basados en: 1) valores bajos de F_{ST} y 2) el promedio individual de las probabilidades de asignación de cada individuo de una población i al resto de las poblaciones (L_i) (Pascual *et al.*, 2007). La probabilidad L_i se calcula en GeneClass 2 (Piry *et al.*, 2004). Con este análisis se obtiene la probabilidad de asignación de cada individuo a una población, que puede ser diferente a aquella en la que fue colectado. Se evalúa la probabilidad de pertenencia de los individuos a las diferentes poblaciones colectadas, incluyendo la población en donde fue tomada la muestra; si el análisis le asigna una probabilidad estadísticamente mayor de pertenecer a otra población asume que se trata de un migrante de primera generación. Una vez que se tienen los valores de probabilidad de cada individuo, se suman todas las probabilidades para estimar entre qué par de poblaciones existe mayor probabilidad de intercambio de individuos.

Otra manera indirecta de estimar el número de poblaciones y su origen es mediante análisis de agrupación con programas computacionales como STRUCTURE (Pritchard *et al.*, 2000), BAPS (Corander *et al.*, 2003) o GENELAND (Guillot *et al.*, 2005). Estos programas permiten evaluar si hay estructura poblacional, mediante la asignación de individuos de acuerdo con las frecuencias alélicas que permiten inferir a qué población nativa se asemejan más los individuos de las poblaciones invadidas.

Aislamiento por resistencia y conectividad

La evaluación de cómo el ambiente afecta al flujo genético se realiza a través de la correlación entre la variación genética y el ambiente, esto mediante un análisis de aislamiento por resistencia (McRae y Beier 2007; McRae *et al.*, 2008). Dicho análisis permite evaluar si existe algún factor (biótico y abiótico) en la zona invadida que promueva la expansión de las poblaciones (en el Caribe los huracanes, por ejemplo). En este tipo de análisis se requiere una matriz de resistencia ambiental, primero se generan las superficies de resistencia en donde se asigna un valor de costo (valor de fricción) a las características del paisaje que se determinen que afectan o facilitan la conectividad de la especie de estudio. El valor de fricción se puede asignar de manera categórica de acuerdo con el conocimiento que se tenga de la especie o bien se puede obtener a partir de un modelo de nicho ecológico en el cual se estime dónde se puede establecer una especie, dado un conjunto de características bióticas y físicas (corrientes de viento, huracanes, temperatura, precipitación, montañas, caminos, tipo de hábitat o topografía, entre otras). Por lo tanto, en aquellas áreas donde no se reúnen dichas características que conforman el nicho ecológico podrían estar funcionando como barrera al flujo genético. Los modelos de nicho permiten estudiar la distribución geográfica de las especies, además, se puede identificar aquellos factores ambientales que limitan o permiten invadir nuevos espacios a las poblaciones de las especies (Peterson *et al.*, 2011; Cuervo *et al.*, 2017). Los modelos de nicho ecológico se generan a partir de capas raster de las variables climáticas, éstas están disponibles en la base de WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), o en información ambiental disponible en otras fuentes, donde se pueden obtener otras variables más específicas para cada área de interés como cartas de climas o tipos de suelos. En el caso de *C. cactorum* se utilizó información sólo para Argentina que puede ser consultada en www.geoinsta.gov.ar/visor/. Las variables ambientales que se utilizan en los modelos de nicho se seleccionan a partir de un análisis de PCA (Hirzel *et al.*, 2002) ya que generalmente éstas suelen estar correlacionadas, en general se recomienda utilizar no más de diez o más variables que puntos de ocurrencias (Soberón, 2014). La combinación de las variables seleccionadas será aquellas que expliquen mejor el espacio ambiental de la posible presencia de *C. cactorum*. Además, para poder generar los modelos predictivos de nicho ecológico se requiere de datos de ocurrencia (coordenadas; longitud-latitud), en trabajos filogeográficos así como de genética del paisaje se recomiendan

utilizar las coordenadas de los individuos que obtuvieron datos genéticos, sin embargo, si se quieren generar modelos sin tener datos específicos se pueden emplear fuentes de datos como: GBIF, CONABIO, UNIBIO, etcétera.

Cactoblastis cactorum es un insecto herbívoro, por lo tanto, tomar en cuenta al hospedero es importante. Entonces lo que se realiza es un modelo de nicho ecológico de *Opuntia ficus-indica* y el modelo resultante es incluido como una variable más para el modelo de nicho ecológico de *C. cactorum*. Cabe recordar que al realizar los análisis de nicho es importante utilizar puntos de toda la distribución conocida de la especie, ya que pueden existir pequeñas variaciones que subestimen nuestro modelo. Los modelos de nicho, generalmente, se generan con el programa MaxEnt (versión 3.3.3; Elith *et al.*, 2011; Phillips y Dudik, 2008).

Para Argentina, el archivo obtenido del modelo de nicho ecológico de *C. cactorum* se utilizó como base para construir la matriz de barreras ambientales (la resistencia) en Circuitscape (Versión 3.5; McRae y Shah, 2009). Para el Caribe se construyó la matriz de resistencias entre pares de poblaciones usando los datos históricos de huracanes (Landsea, 1993; Landsea *et al.*, 1996; Lugo *et al.*, 2000). Una vez que se obtienen las matrices de resistencia al ambiente, de distancia genética ($F_{ST}/1-F_{ST}$) y euclidianas (distancia geográfica lineal entre dos puntos ($Log B$)) se evalúa si existe una relación entre las barreras ambientales y la distancia genética, y entre la distancia genética y la distancia euclidiana. Los análisis que nos permite evaluar esta relación son: la prueba de Mantel (Mantel, 1967) y el correlograma de Mantel (Legendre y Legendre, 1998), en el paquete Vegan (Oksanen, 2009) y `mpmcorrelogram` en R.

Análisis ABC

Si en esta secuencia de análisis encontramos, diferencias en variación, estructura poblacional debido a algún factor ambiental, entonces se pueden poner a prueba hipótesis sobre las posibles rutas de invasión que ha tenido nuestra especie. El método de Análisis Bayesiano Computacional (ABC) permite, mediante datos moleculares, inferir escenarios complejos que consideren la historia de la invasión, acumulando evidencia demográfica y genética (cuellos de botella, múltiples introducciones o eventos de mezcla). Se puede evaluar si el viento ha propiciado la expansión (Lander *et al.*, 2015), o si una población ha funcionado como puente para la fundación de otras

poblaciones (Lombaert *et al.*, 2010). Una gran ventaja en el uso de esta herramienta es que es posible incluir en el análisis poblaciones “fantasma”. Es decir, poblaciones que son importantes en la construcción de la hipótesis y de las cuales no contamos con individuos colectados. Para analizar posibles rutas de invasión de *C. cactorum* en las islas del Caribe y Estados Unidos se podría evaluar si el principal factor de expansión ha sido la intervención humana (Simonsen *et al.*, 2008) o los huracanes (Andraca-Gómez *et al.*, 2016) este análisis de hipótesis puede realizarse en el programa DIYABC 1.0 (Cournet *et al.*, 2008). Este programa genera datos basado en diferentes hipótesis propuestas y evalúa cuál es el escenario más probable en función de la variación que comparten las poblaciones, la fecha de registro y el tiempo generacional de la especie (Estoup y Guillemaud 2010).

Posibles zonas de expansión basadas en transferencia de distribuciones potenciales

Uno de los usos del modelado de nicho es poder establecer las zonas posibles de distribución hacia donde las especies invasoras puedan expandirse. Para ello, una vez que se estimó la distribución potencial, se extrapola esa distribución a las zonas que podrían ser ocupadas por la especie por medio de una transferencia (Escobar *et al.*, 2016; Qiao *et al.*, 2017). Si la estructura genética de las poblaciones nativas está afectada por el ambiente, es decir, hay distintas combinaciones de condiciones óptimas, esto se debe considerar para generar diferentes modelos de transferencia. Una forma de ver qué tan predictivo es este modelo es sobreponiendo los datos de los registros en la zona invadida. Por ejemplo, en *C. cactorum* cuando se cotejaron los puntos de incidencia en la zona invadida con el modelaje de nicho, considerando las condiciones de toda la distribución nativa (Argentina) no existió una concordancia (Brooks *et al.*, 2012). Sin embargo, en el modelo generado por Soberon *et al.* (2001) utilizando sólo las características ambientales Entre Ríos, Argentina, de donde fueron tomadas las larvas utilizadas para control biológico para Australia, Sudáfrica y el Caribe, parece coincidir más con los puntos registrados, por lo tanto, es importante realizar diferentes transferencias cuando se tienen distintas combinaciones de características ambientales.

Conclusión

La combinación de análisis de rutas de expansión con modelado de nicho nos ayuda a ampliar el conocimiento de los factores que promueven y facilitan el establecimiento y expansión de las especies invasoras como consecuencia nos da más elementos para proponer de monitoreo y manejo de las es especies plaga invasoras.

Agradecimientos

Agradecemos el apoyo financiero al proyecto CONABIO- JE002. A los dos revisores que enriquecieron las ideas de este capítulo.

Literatura citada

- Allendorf, F. W. y Lundquist, L. L. (2003). Introduction: Population Biology, Evolution, and Control of Invasive Species. *Conservation Biology*, 17, 24-30.
- 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.
- Barton, N. H. y Slatkin, M. (1986). A Quasi-Equilibrium Theory of the Distribution of Rare Alleles in a Subdivided Population. *Heredity*, 5, 409-415.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U. y Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 333-339.
- Brooks, C. P., Ervin, G. N., Varone, L. y Logarzo, G. A. (2012). Native ecotypic variation and the role of host identity in the spread of an invasive herbivore, *Cactoblastis cactorum*. *Ecology*, 93, 402-410.
- Chen C. H. (2016). Crop domestication, global human-mediated migration, and the unresolved role of geography in pest control. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 4, 106.
- Corander J., Waldmann, P. y Sillanpaa, M. J. (2003). Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. *Genetics*, 163, 367-374.
- Cornuet, J.-M., F., Santos, M. A., Beaumont, C. P., Robert, J. M., Marin, D. J., Balding, T. Guillemaud, y A. Estoup, (2008). Inferring population history with DIYABC: a userfriendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatics*, 24, 2713-2719.
- Cuervo-Robayo, A. P., Escobar, L. E., Osorio-Olvera, L. A., Nori, J., Varela, S., Martínez-Meyer, E., Velásquez-Tibatá, J., Rodríguez-Soto, C., Munguía, M., Castañeda-Álvarez, N. P., Lira-Noriega, A., Soley-Guardia, M., Serra-Díaz, J. M. y Peterson, A. T. (2017). Introducción a los análisis espaciales con énfasis en Modelos de Nicho Ecológico. *Biodiversity Informatics*, 12, 45-57.
- Dieringer, D. y Schlötterer, C. (2003). Microsatellite analyser (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets. *Molecular Ecology Notes*, 3, 167-169.

- Escobar, L. E., Qiao, H., Phelps, N. B. D., Wagner, C. K. y Larkin, D. J. (2016). Realized niche shift associated with the Eurasian charophyte *Nitellopsis obtusa* becoming invasive in North America. *Scientific Reports*, 6, 29037.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E. y Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17, 43-57.
- Estoup, A. y Guillemaud, T. (2010). Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? *Molecular Ecology*, 19, 4113-4130.
- Guillemaud T. y Estoup, A. (2008) Inferring population history with DIYABC: a user-friendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatics*, 24, 2713-2719.
- Guillot, G., Santos, F. y Estoup, A. (2008). Analysing georeferenced population genetics data with Geneland: a new algorithm to deal with null alleles and a friendly graphical user interface. *Bioinformatics*, 24, 1406-1407.
- Habeck, D. H. y Bennett, F. D. (1990). *Cactoblastis cactorum* Berg (*Lepidoptera: Pyralidae*), a phycitine new to Florida. Fla. Department Agric. & Consumer Services, Division of Plant Industry.
- Hamilton, M. B. (2009). *Population Genetics*. Wiley Blackwell, USA. 404 pp.
- Hijmans, R. J., Cameron., S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Hirzel, A. H., Hausser, J., Chessel, D. y Perrin, N. (2002). Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83, 2027-2036.
- Lander, T. A., Klein, E. K., Oddou-Muratorio, S., Candau, J. N., Gidoin, C., Chalon, A., Roig, A., Fallour, D., Auger-Rozenberg M.-A. y Boivin, T. (2014). Reconstruction of a windborne insect invasion using a particle dispersal model, historical wind data, and Bayesian analysis of genetic data. *Ecology and Evolution*, 4, 4609-4625.
- Landsea, C. W. (1993). A climatology of intense (or major) Atlantic hurricanes. *Monthly Weather Review*, 121, 1703-1713.
- Landsea, C.W., Nicholls, N., Gray, W. M. y Ávila, L. A. (1996). Downward trends in the frequency of intense at Atlantic Hurricanes during the past five decades. *Geophysical Research Letters*, 23, 1697-1700.
- Lee, C. E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 386-391.

- Legendre, P. y Legendre, L. (1998). *Numerical ecology*. Second English edition. Developments in environmental modelling, 20 pp.
- Lombaert, E., Guillemaud, T., Cornuet, J. M., Malausa, T., Facon, B. y Estoup, A. (2010). Bridgehead Effect in the Worldwide Invasion of the Biocontrol Harlequin Ladybird. *PLOS ONE*, 5: e9743.
- Lugo, A. E., Rogers, C. S. y Nixon, S. W. (2000). Hurricanes, Coral Reefs and Rainforests: Resistance, Ruin and Recovery in the Caribbean. *AMBIO: The Journal of the Human Environment*, 29, 106-114.
- Mantel, N. (1967). The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.
- McRae, B. H. y Beier, P. (2007). Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 19885-19890.
- McRae, B. H., Shah, V. B. y Mohapatra, T. K (2013). *Circuitscape 4 User Guide*. The Nature Conservancy.
- Oksanen, J., (2009). Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. URL: <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>.
- Pascual, M., Chapuis, M. P., Mestres, F., Balanyà, J., Huey, R. B., Gilchrist, G. W., Serra, L. y Estoup, A. (2007). Introduction history of *Drosophila subobscura* in the New World: a microsatellite-based survey using ABC methods. *Molecular Ecology*, 16, 3069-3083.
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38, 817-827.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Nakamura, M., Martinez-Meyer, E. y Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographical distributions*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Phillips, S. J y Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161-175.
- Piry, S., Alapetite, A., Cornuet, J.-M., Paetkau, D., Baudouin, L. y Estoup, A. (2004). GeneClass2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *Journal of Heredity*, 95, 536-539.
- Pritchard, J. K., Stephens, M. y Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945-959.

- Qiao, H., Escobar, L. E. y Peterson, A. T. (2017). Accessible areas in ecological niche comparisons of invasive species: Recognized but still overlooked. *Scientific Reports*, 7, 12-13.
- Richardson, D. M. y Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30, 409-431.
- Robertson, H. G. y Hoffmann, J. H. (1989). Mortality and life-tables of *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera:Pyralidae) compared on two host-plant species. *Bulletin of Entomological Research*, 79, 7-17.
- Rousset, F. (2008). Genepop 007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecological Resources*, 8, 103-106.
- Rozas, J., Sánchez-DelBarrio, J. C., Messeguer, X. y Rozas, R. (2003). DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*, 19, 2496-2497.
- Sakai, A. K., Allendorf, F.W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Simberloff, D. y Stiling, P. (1996). How Risky is Biological Control? *Ecology*, 77, 1965-1974.
- Simonsen, T. J., Brown, R. L. y Sperling, F. A. H. (2008). Tracing an Invasion: Phylogeography of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in the United States Based on Mitochondrial DNA. *Annals of the Entomological Society of America*, 101, 899-905.
- Slatkin, M. (1985). Gene Flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 393-430.
- Soberon, J. (2014). Commentary on ditch, stitch and pitch: the niche is here to stay. *Journal of Biogeography*, 41, 414-417.
- Soberon, J., Golubov, J. y Sarukhán, J. (2001). The Importance of *Opuntia* in Mexico and Routes of Invasion and Impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist*, 84, 486-492.
- Taylor, P. D., Fahrig, L. y With, K. A. (2006). Landscape connectivity: a return to the basics. En: Crooks, K. R. y Sanjayan, M. (Eds.), *Connectivity Conservation* (pp. 29-43). Nueva York: Cambridge University Press.
- Williamson, M., Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, 77, 1661-1666.

Wright, S. (1922). Coefficients of Inbreeding and Relationship. *The American Naturalist*, 56, 330-338.

Zimmermann, H. G., Bloem, S. y Klein, H. (2007). *Cactoblastis cactorum*. *The Biology, history, threat, surveillance and control of the cactus moth*. México: FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture, 93 pp.



