



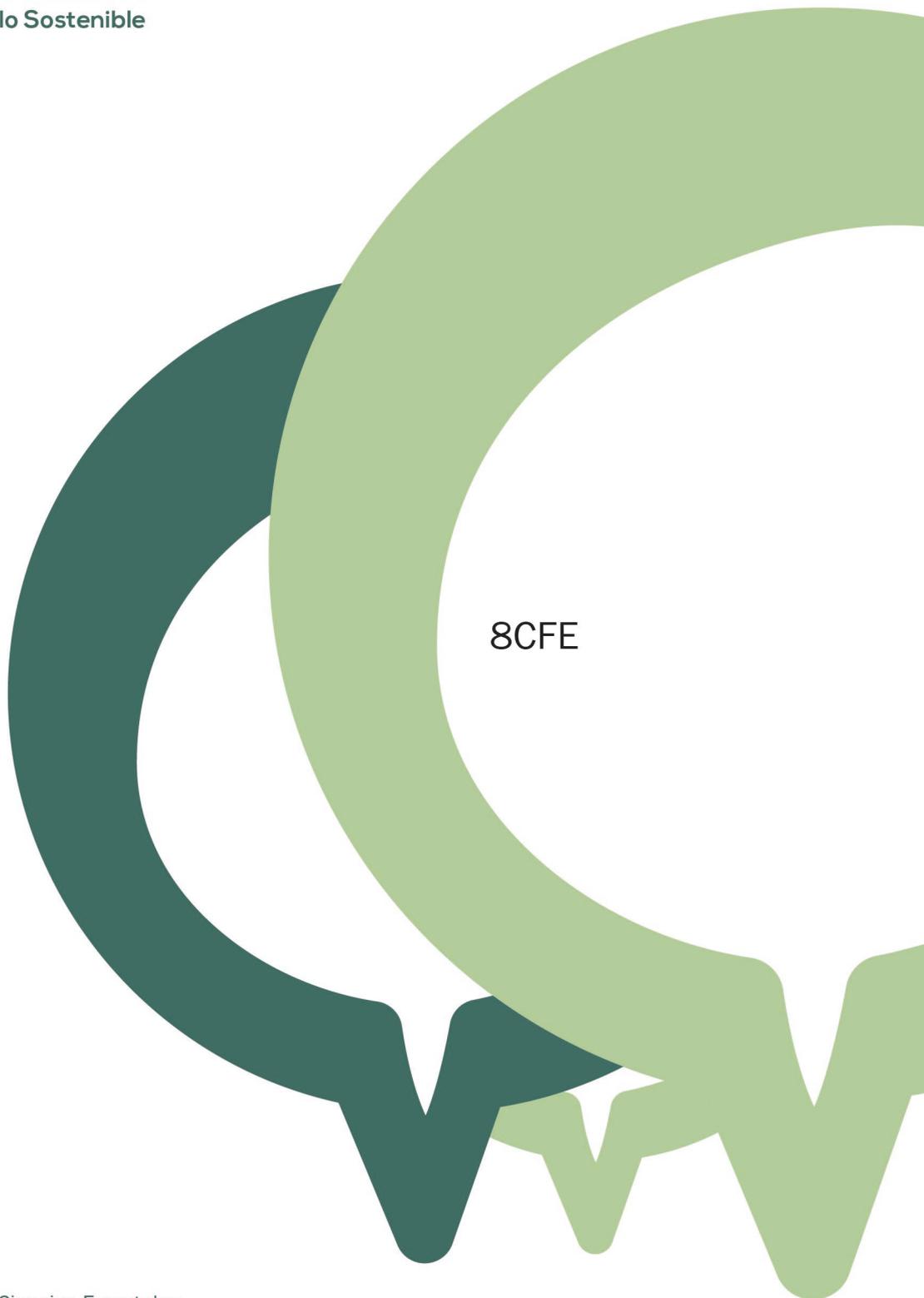
2022
Lleida

27·1
junio · juny
julio · juliol

Cataluña
Catalunya

8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**



8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022

ISBN 978-84-941695-6-4

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Organiza



Predicciones de la distribución e impacto de la invasora polilla del boj (*Cydalima perspectalis*)

CANELLES, Q¹., BASSOLS, E.², VAYREDA, J^{1,3}., BROTONS, L^{1,3,4}.

¹ InForest Jru (CREAF-CTFC), Crta. de Sant Llorenç de Morunys, Km. 2, 25280 Solsona, Spain.

² Parc Natural de la Zona Volcànica de la Garrotxa, Olot, Spain.

³ CREAF, Campus de Bellaterra (UAB), Edifici C, 08193 Cerdanyola del Vallès, Spain.

⁴ CSIC, 08193 Cerdanyola del Vallès, Spain.

Resumen

Las especies invasoras pueden dar lugar a graves impactos en los ecosistemas invadidos tanto de manera directa como indirecta mediante la interacción con otras perturbaciones. En este trabajo estudiamos la distribución e impacto de la polilla del boj (*Cydalima perspectalis*) mediante la combinación de modelos de distribución de especies y sus proyecciones en el futuro. Los resultados muestran que la especie está fuertemente influenciada por la presencia de su planta huésped, la capacidad de dispersión y la idoneidad climática (definida por un efecto de continentalidad), pero no por factores de hábitat. La idoneidad climática restringió más fuertemente el proceso de impacto en términos de defoliación que el proceso de propagación, indicando que la especie puede distribuirse fácilmente por el territorio, pero tener un impacto desigual según zonas. Las proyecciones futuras de clima parecen perjudicar la expansión e impacto de *C. perspectalis*, condicionando la dinámica de población del insecto y de la planta nutricia. Aun así, se requieren nuevos estudios sobre la recuperación del hábitat después de la perturbación en un contexto de cambio climático para una mejor comprensión de esta especie invasora.

Palabras clave

Sanidad forestal, especie invasora, plaga forestal, modelo de distribución, modelo de simulación, dinámica del paisaje.

1. Introducción

Las perturbaciones forestales son elementos integrados en la dinámica del paisaje forestal (SEIDL et al., 2017). Durante las últimas décadas ha habido un aumento en la frecuencia e impacto de las perturbaciones forestales debido a una mayor presión antropogénica y al cambio global consecuente (AYRES & LOMBARDERO, 2018). Este es el caso de las plagas de insectos forestales que recientemente están experimentando un aumento debido principalmente al cambio climático, ya que tiene efectos directos en el desarrollo, reproducción y dinámica de población de los insectos (KINGSLOVER et al., 2011) y al cambio de usos del suelo que afecta la distribución y la viabilidad de las poblaciones (ROSENBERG et al., 2017). Además, el movimiento internacional de mercancías ha favorecido la introducción de especies invasoras en nuevos ecosistemas (HULME, 2009). La relación entre la actividad humana y la llegada de especies invasoras es tan fuerte que momentos clave en la historia de la humanidad, como el final de la Edad Media, la revolución industrial o la reciente globalización de los mercados, han coincidido con picos en la redistribución de especies invasoras (HULME, 2009).

Los impactos directos de las plagas forestales de insectos tienen su origen en la herbivoría y la xilofagia que comprometen el crecimiento, regeneración y supervivencia de las plantas nutrias. Estos impactos pueden ocurrir a escala de hábitat o de paisaje, provocando el colapso de ecosistemas enteros. Además, las plagas pueden tener efectos indirectos a través de la interacción con otras perturbaciones completando un diagrama complejo de relaciones sinérgicas y antagónicas que alteran el ecosistema (CANELLES et al., 2021). Estos efectos implican no solamente impactos

ecológicos, sino también impactos sociales/culturales, así como impactos económicos (principalmente debido a la pérdida en el mercado de extracción de madera para productos de madera y biofuel, y a la pérdida de uso recreativo de zonas forestales). Se estima que las plagas de insectos forestales afectan a unos 35 millones de ha/año lo que corresponde a una pérdida económica de 10.000 millones de \$/año.

La polilla del boj (*Cydalima perspectalis* W.), originaria de Asia, es una especie invasora que llegó a Europa en 2007 y está teniendo un alto impacto sobre los ecosistemas forestales. Durante su fase de larva, *C. perspectalis* se alimenta de especies del género *Buxus* (principalmente *B. sempervirens* L. en Europa), produciendo una defoliación completa de la planta nutricia (Figura 1). Los efectos ecológicos del decaimiento del boj incluyen la pérdida de especies alojadas en los bojes (MITCHELL et al., 2018) además de poner en peligro ecosistemas de montaña mediterránea donde es la principal especie de sotobosque (DI DOMENICO et al., 2012). En Cataluña, el insecto llegó el año 2014 a la comarca de la Garrotxa (BASSOLS & OLIVERAS, 2014) y desde entonces se ha expandido en dirección oeste provocando cambios severos en el paisaje. La polilla del boj representa una oportunidad idónea para estudiar las plagas de especies forestales invasoras y sus efectos en los bosques pirenaicos.



Figura 1 a). Individuo adulto de *C. perspectalis*. b) Bosque de boj con alto impacto de alta severidad.

2. Objetivos

En este trabajo hemos descrito la dinámica de distribución e impacto severo de la polilla del boj en Cataluña. Nuestros objetivos concretos fueron buscar una metodología para estudiar la dinámica de las especies invasoras mediante la comparación de datos del área de origen (Asia) y el área de invasión (Europa); identificar los principales requisitos ecológicos de la especie para su distribución y su impacto severo; y proyectar la dinámica futura de la especie en un contexto de cambio climático.

3. Metodología

3.1. Especie y área de estudio

La polilla del boj *C. perspectalis* W. (Lepidoptera: Crambidae) es un insecto nativo de Asia, principalmente China, Japón, Corea e India (MARUYAMA & SHINKAJI, 1987). Esta especie fue introducida en Europa en 2007, entrando en Alemania a través del comercio de boj es ornamentales de China y en un período de 10 años se ha extendido por toda Europa y Asia Menor (BRAS et al., 2019). *C. perspectalis* tiene un ciclo clásico huevo-oruga-pupa-adulto donde las fases de apareamiento de los adultos comienzan en la primavera y terminan a fines del verano con un ciclo de 2-3 generaciones por año, aunque se han reportado hasta 5 generaciones por año en China (LEUTHARDT, 2013). Se ha estudiado que el éxito de la eclosión de los huevos se produce entre 15 y 30°C (MARUYAMA & SHINKAJI, 1987), mientras que las temperaturas umbral de desarrollo y los grados día (dd) fueron 10,9°C y 45 dd para la etapa de huevo; 8,4°C y 322 dd para el estadio larvario; y 11,5 °C y 133 dd para el estadio de pupa (NACAMBO et al., 2014). La polilla del boj fue identificada en la Península Ibérica por primera vez en Tomiño (Galicia) en 2014 y posteriormente en Besalú (Cataluña) ese mismo año (BASSOLS & OLIVERAS, 2014). Desde estas primeras observaciones la especie se ha dispersado siguiendo la distribución del boj y afectando principalmente las provincias de Girona, Barcelona y Navarra.

El área de estudio fue Cataluña, una región con un clima predominantemente mediterráneo. Cataluña está ampliamente cubierta por bosques (40%) y matorrales (16%), principalmente dominados por pino carrasco (*Pinus halepensis* M.), encina (*Quercus ilex* L.), pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y pino negro europeo (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii* A.). *B. sempervirens* está ampliamente distribuido en el área de estudio, siendo dominante en el sotobosque de algunos ecosistemas, pero también frecuente en áreas abiertas de arbustos. Normalmente se encuentra en calizas de ambientes submediterráneos, aunque también se puede encontrar en bosques subalpinos y mediterráneos cubriendo un rango de 100-1900 m s.n.m. (FOLCH, 1985). Cataluña tiene una alta concentración de especies exóticas debido a la alta densidad de población (y los consiguientes movimientos comerciales y antropización del paisaje) y las condiciones climáticas moderadas (GASSÓ et al., 2009).

3.2. Visión general del modelo

La investigación presentada en este trabajo comprende diferentes modelos interconectados:

1. ClimEu: Modelo de idoneidad climática para la distribución de *C. perspectalis* calibrado en el área invadida, Europa, y utilizando información ponderada del área nativa, Asia. Este modelo fue proyectado con condiciones climáticas de futuro.
2. DistCat: Modelo de nicho ecológico de *C. perspectalis* en Cataluña que utiliza información climática proveniente de ClimEu así como otras como variables topográficas, de hábitat y de dispersión. Se construyó una versión de este modelo utilizando menos variables de entrada (DistCat-Reduced).
3. SeverCat: Modelo de impacto severo de *C. perspectalis* en Cataluña que utiliza información climática proveniente de ClimEu así como otras como variables topográficas, de hábitat y de dispersión. Se construyó una versión de este modelo utilizando menos variables de entrada (SeverCat-Reduced).

Los modelos antes mencionados se basan en la metodología Species Distribution Modeling (SDM, GUIBAN, THUILLER y ZIMMERMANN, 2017). El código de modelado está disponible en https://github.com/quimcanellestrabal/Cydalima_QuimCanelles.

3.3. Modelo de idoneidad climática

Los modelos de distribución de especies (SDM) se utilizan comúnmente para definir el nicho de idoneidad y la distribución potencial de las especies (UDEN et al., 2015). Los SDM se basan en algoritmos que se entrenan con las ocurrencias de una especie determinada, complementadas con

pseudo-ausencias donde no se asume la ausencia de la especie, y los datos ambientales asociados (GUISAN, THUILLER y ZIMMERMANN, 2017). Sin embargo, la aplicación de SDM con especies invasoras (SDMi) está en discusión porque, en estos casos, los nichos ecológicos no son estables en el espacio y el tiempo además que la especie estudiada no está en equilibrio con el medio ambiente (BARBET-MASSIN et al., 2018; ELITH & GRAHAM, 2009). Así, hay lugares climáticamente adecuados en los que es posible que las especies invasoras aún no hayan llegado debido a las limitaciones de dispersión y la historia de la invasión. Por lo tanto, la muestra de pseudo-ausencias considerada en el modelo puede incluir ausencias tanto "verdaderas" como "falsas", conduciendo a un error de les estimación del modelo (GALLIEN et al., 2012).

Con el objetivo de usar una metodología correcta de SDM en especies invasoras, seguimos las recomendaciones de GALLIEN et al. (2012) donde indica que las pseudo-ausencias de un SDMi deben ser ponderadas por el SDM del área de origen proyectado en el área de invasión. Por eso construimos un modelo de idoneidad climática para *C. perspectalis* en Asia, lo proyectamos en Europa y ponderamos las pseudo-ausencias en Europa según la fórmula presentada por GALLIEN et al (2012):

$$\text{Peso pseudo. ausencia } (x) = \frac{1}{1 + \left(\frac{\text{SDM}_{\text{Asia proyectado en Europa}}(x)}{\text{SDM}_{\text{Asia proyectado en Europa}}(x) - 1} \right)^2}$$

La construcción de los SDMs en Asia y Europa se basaron en los datos de presencia de *C. perspectalis* obtenidos de Global Biodiversity Information Facility (GBIF) y se complementaron con citas bibliográficas (KIM & PARK, 2013; WAN et al., 2014). Se obtuvo un conjunto final de 83 y 3074 datos de ocurrencia de Asia y Europa, respectivamente. Para calibrar el modelo de idoneidad climática, se crearon 10.000 puntos de pseudo-ausencia generados aleatoriamente en cada área de modelado (PHILLIPS et al., 2009). Relacionamos las presencias y pseudo-ausencias de *C. perspectalis* con ocho variables climáticas explicativas obtenidas de CHELSA (KARGER et al., 2017) con una resolución de 30" (aprox. 1000 m) y valores medios para 1979-2013 (Tabla 1). Estas ocho variables fueron la selección final de un conjunto inicial de 19 variables climáticas que se sometieron a una prueba de multicolinealidad utilizando el coeficiente de correlación de Pearson y el análisis del factor de inflación de la varianza (VIF) tanto en las regiones de Asia como en Europa (umbral de aceptación de $|r| > 0.7$ y $\text{VIF} > 10$, respectivamente; MARQARIDT, 1970).

Los modelos de idoneidad climática para *C. perspectalis* en Asia y Europa fueron construidos con MaxEnt en R 3.6.1 (R Core Team, 2019), mediante los paquetes *dismo* y *maxnet* (HIJMANS et al., 2012). MaxEnt es un algoritmo de aprendizaje automático que se utiliza para describir distribuciones de probabilidad siguiendo el principio de máxima entropía, sujeto a restricciones impuestas por la presencia de especies y su entorno circundante. Realizamos un procedimiento de división de datos de muestra para evaluar los modelos: 1) calibración con el 70% de los datos iniciales; 2) correr los modelos 10 veces tomando el promedio de los outputs como modelo final; 3) evaluación con el 30% restante de los datos iniciales con el área bajo la curva Característica Operativa del Receptor (AUC; HANLEY & MCNEIL, 1982) y el Índice Continuo de Boyce (CBI; BOYCE, VERNIER, NIELSEN, & SCHMIEGELOW, 2002). AUC es un índice de valores entre 0 y 1, donde valores cercanos a 0,5 son equivalentes a una predicción aleatoria; los valores superiores a 0,8 se consideran una predicción fiable y 1 representan una concordancia perfecta del modelo con los datos observados. Los valores de CBI son continuos entre -1 y +1, donde los valores positivos indican un modelo que presenta predicciones consistentes con la distribución de ocurrencias en la evaluación; los valores cercanos a cero indican un modelo equivalente a un modelo aleatorio y los valores negativos indican predicciones contrarias (por ejemplo, prediciendo que no ocurrirá en áreas donde se registra la presencia real).

Tabla 1. Resumen de las variables incluidas en cada modelo.

Variable	Tipo	Modelo	
Rango diario de temperatura (bio2) [°C]	Bioclimático	ClimEu	
T. máxima del mes más cálido (bio5) [°C]			
T. mínima del mes más frío (bio6) [°C]			
Precipitación anual (bio12) [mm/año]			
Estacionalidad de precipitaciones (bio15) [coeficiente de variación]			
Precipitación del trimestre más seco (bio17) [mm/trimestre]			
Precipitación del trimestre más cálido (bio18) [mm/trimestre]			
Precipitación del trimestre más frío (bio19) [mm/trimestre]			
Idoneidad climática [%]	Topográfico	DistCat y SeverCat	
Elevación [m]			
Orientación [N-O-S-E]			
Cobertura forestal en un radio de 1km [%]	Composición de hábitat		
Área basal media en un radio de 1km [m ² *ha ⁻¹]			
Fragmentación del hábitat (nº teselas de paisaje / nº clases de hábitat)			
Heterogeneidad del hábitat (nº teselas de paisaje * nº clases de hábitat)			
Cobertura de <i>Buxus sempervirens</i> en un radio de 10km [%]			
Distancia mínima entre las observaciones de <i>C. perspectalis</i> [m]	Dispersión		DistCat
Distancia mínima entre las observaciones de severidad alta de <i>C. perspectalis</i> [m]			SeverCat

3.4. Modelos de nicho para la distribución y defoliación severa

Construimos un modelo de distribución potencial y otro de defoliación severa en Cataluña, donde el control de la calidad de los datos y la dinámica de distribución era más manejable que a escala

global. Los datos de ocurrencia utilizados en Cataluña se obtuvieron del proyecto de ciencia ciudadana Alerta Forestal (AF, <http://www.alertaforestal.com/>), una herramienta colaborativa donde los usuarios aportan observaciones de campo de perturbaciones forestales (incendios, sequías o algunas plagas forestales) proporcionando una imagen, sus coordenadas y el nivel de severidad de la perturbación (baja, moderada, alta y muy alta según el porcentaje de defoliación). Combinamos datos de AF con observaciones obtenidas del Cos Agents Rurals de la Generalitat de Catalunya entre 2018-2020 que realizaron transectos para determinar el grado de afectación en el boj en todas las comarcas de Cataluña donde esta especie está presente informando del nivel de severidad de la defoliación (cuatro niveles según el porcentaje de defoliación, equivalente a los datos de AF). La calidad de los datos se verificó descartando observaciones sin coordenadas asociadas e incorrecciones en la ubicación o identificación de especies. Los niveles de severidad de las perturbaciones fueron evaluados posteriormente por expertos que revisaron el porcentaje de defoliación utilizando la imagen facilitada. Se recopiló tres conjuntos finales de 566, 1022 y 1596 puntos de datos de ocurrencia en Cataluña para los años 2018, 2019 y 2020, respectivamente. Los datos de 2018 y 2019 fueron usados para la calibración de los modelos, así como la generación de un conjunto aleatorio de 10000 pseudo-ausencias en Cataluña. Los datos de 2020 fueron usados para la validación del modelo.

La distribución potencial y la severidad se definieron con el uso de variables bióticas y abióticas (Tabla 1), las cuales fueron seleccionadas según descripciones ecológicas de la especie. Las variables abióticas fueron la elevación y la orientación (obtenidas del Modelo Digital de Elevación del Instituto Geográfico Nacional de España; Ministerio de Fomento, 2011) y la proyección del modelo ClimEu como resumen de información climática. Los determinantes bióticos se definieron por la cantidad de hábitat adecuado para la especie, incluyendo el porcentaje de bosque y el área basal media en un radio de 1 km alrededor de cada parcela de observación (obtenido de Variables Biofísicas de l'Arbrat de Catalunya; BOZAL & ORRIOLS 2016); la fragmentación y heterogeneidad del hábitat a partir del número de parches y clases de hábitat por kilómetro cuadrado considerados en el Mapa de Cobertes del Sol de Catalunya (IBÁÑEZ et al., 2002); y el porcentaje de presencia de *B. sempervirens* en un radio de 10 km alrededor de cada parcela (que es la distancia máxima de vuelo reportada por año para adultos de *C. perspectalis*; BRAS et al., 2019; STRATEN & MUUS, 2010), obtenido a partir de información del Cuarto Inventario Forestal Nacional de España (IFN4, 2008-2017) y el Mapa de Hábitats de Catalunya (CARRERAS, 2004). Finalmente, definimos la capacidad de dispersión de la especie calculando la distancia mínima entre observaciones de la especie en años consecutivos. Para la dinámica de defoliación severa de *C. perspectalis* (modelo SeverCat), repetimos la misma metodología, pero seleccionamos solo observaciones de alta severidad y calculamos la distancia mínima a tales puntos. Toda la información variable para los modelos SeverCat y DistCat se preparó con una resolución de píxel de 1 km.

El modelo de distribución potencial se calibró con los datos de ocurrencia de 2019 y clima, topografía, composición del hábitat y mapa de distancias entre 2018 y 2019 como variables explicativas, utilizando el algoritmo MaxEnt en R 3.6.1, con los paquetes *dismo* y *maxnet*. El modelo de defoliación severa también fue calibrado con datos de ocurrencia de 2019 y las mismas variables explicativas, pero usando mapa de distancias a puntos de alta severidad. Los modelos fueron proyectados al 2020 y usamos las observaciones de este mismo año para su validación restante mediante los índices AUC y CBI.

La distribución de *C. perspectalis* puede limitarse a la distribución de su planta nutricia y la capacidad de dispersión. Para analizar la relevancia de las variables, generamos los modelos DistCat-Reduced y SeverCat-Reduced que eran repeticiones de los modelos anteriores, pero utilizando un nuevo conjunto de pseudo-ausencias distribuidos aleatoriamente en un búfer de 10 km alrededor de cada presencia (eliminando así el factor de distancia; (GALLIEN et al., 2012) y considerando solo las ubicaciones con presencia de boj.

3.5. Proyecciones futuras

El modelo climático ClimEu en Cataluña fue proyectado en condiciones climáticas futuras. Estos escenarios de cambio climático se basaron en datos obtenidos de Representative Concentration Pathways (RCPs) construidas en el informe de evaluación del cambio climáticos IPCC5 (MOSS et al., 2010). Seleccionamos las proyecciones RCP 4.5 (escenario intermedio) y RCP 8.5 (escenario severo) para los periodos 2021-2040 y 2061-2080.

4. Resultados

4.1. Modelo de idoneidad climática

La validación del modelo climático ClimEu obtuvo un valor alto de AUC (0,92) y CBI (0,78). Las principales variables explicativas del modelo climático fueron la Precipitación del trimestre más seco (bio17), la Temperatura mínima del mes más frío (bio6), la Estacionalidad de la precipitación (bio15) y el Rango diurno de temperatura (bio2). Las áreas más adecuadas para *C. perspectalis* son aquellas con precipitaciones superiores a 90 mm en el trimestre más seco y una baja variación de la precipitación durante el año. Las temperaturas suaves (mínimas anuales entre -2 y 2°C) y la baja variación diurna (inferiores a 12°C) parecen favorecer la presencia de *C. perspectalis*.

Estas variables definieron el área de alta idoneidad para *C. perspectalis* en Europa (Figura 2). Los países de Europa central, incluido el Reino Unido, fueron las principales áreas adecuadas para la especie. Se observó una disminución de la idoneidad al aumentar la continentalidad siendo más idóneas las áreas cercanas al mar (el patrón se observa en el mar Mediterráneo, el mar Cantábrico, el mar Negro, el mar Báltico y el mar del Norte). Las principales cadenas montañosas como los Alpes, los Pirineos, los Balcanes y los Cárpatos aparecieron como áreas poco adecuadas para la especie.

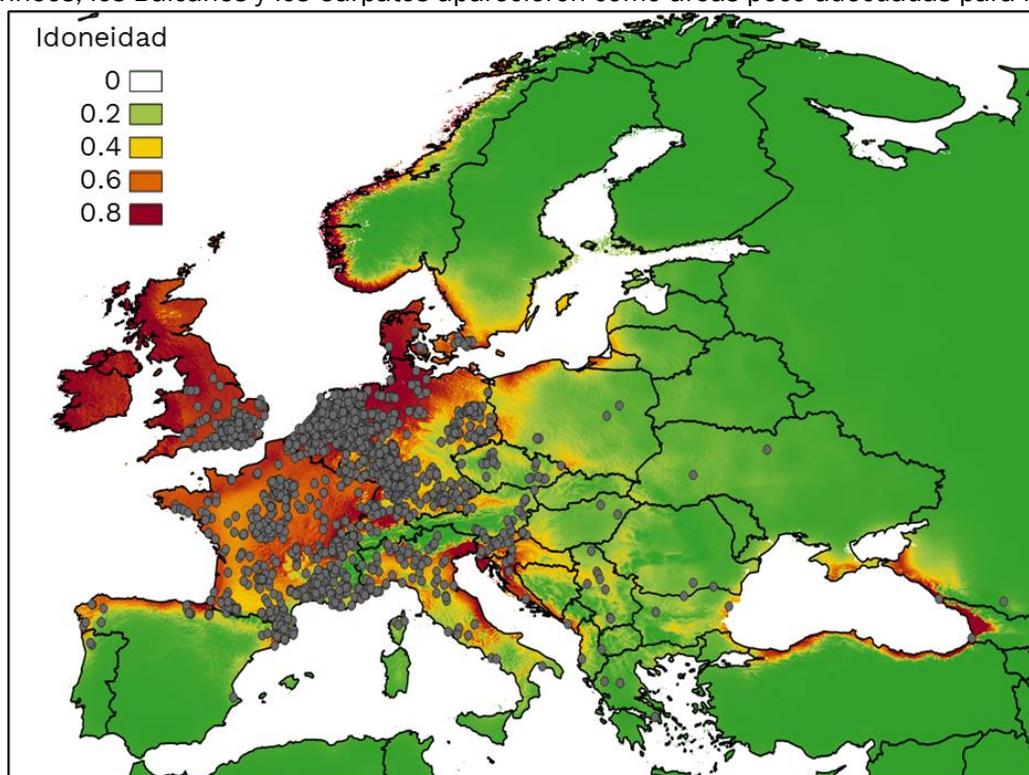


Figura 2. Mapa de la idoneidad climática en el área de invasión según el modelo ClimEu. La escala de color indica el índice de idoneidad climática mientras que los puntos grises indican las observaciones de *C. perspectalis*.

4.2. Modelo de nicho ecológico

Los modelos de nicho ecológico para la polilla del boj en Cataluña mostraron un buen ajuste con los datos de validación (DistCat, AUC = 0,87 y CBI = 0,98; SeverCat, AUC = 0,91 y CBI = 0,92). La presencia de boj y la distancia mínima a *C. perspectalis* en el año anterior fueron las dos variables principales que explicando la distribución de la especie y la defoliación severa (en el modelo DistCat, la presencia de boj y la distancia mínima entre observaciones explicaron el 27% y el 59% de la variabilidad de los modelos, respectivamente; en el modelo SeverCat explicaron el 44% y el 43%, respectivamente; Figura 3). Las curvas de respuesta indicaron que la probabilidad de presencia de la especie y la gravedad de la defoliación aumentaron casi linealmente con el aumento de la cobertura de boj, mientras que esta probabilidad disminuye a medida que las observaciones de la mínima distancia a *C. perspectalis* superan los 15 km para DistCat y 40 km para SeverCat.

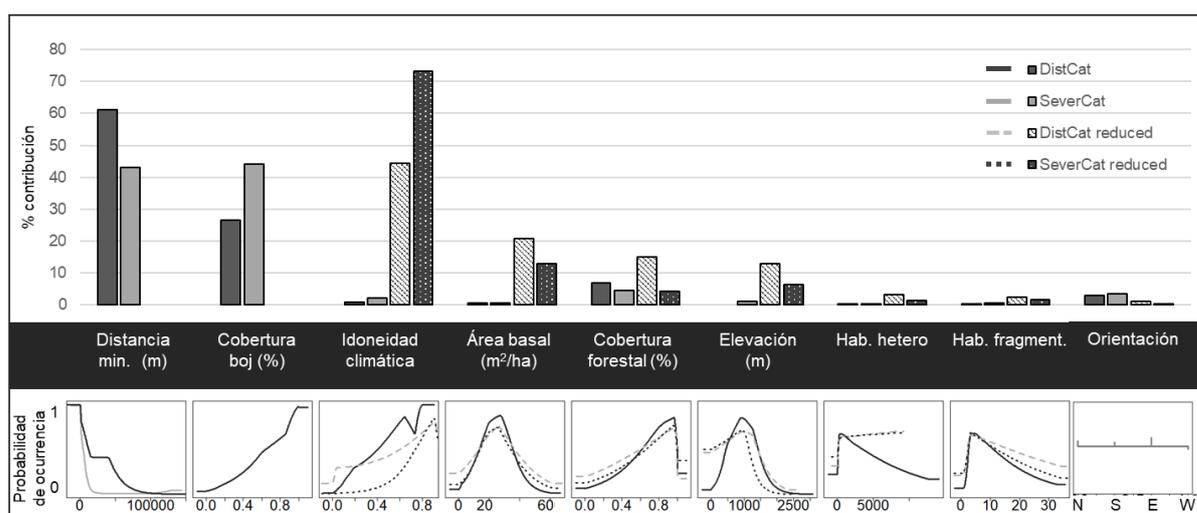


Figura 3. Estimación de la contribución relativa y la curva de respuesta de cada variable a los modelos de nicho ecológico.

Los modelos DistCat-Reduced y SeverCat-Reduced revelaron el papel de otras variables más allá de la presencia de bojes y la distancia entre las observaciones de *C. perspectalis* (Figura 3). Ambos modelos mostraron un buen ajuste con los datos observados (DistCat-Reduced, AUC = 0,75 y CBI = 0,68; SeverCat-Reduced, AUC = 0,80 y CBI = 0,74). El modelo SeverCat-Reduced resultó estar más estrechamente relacionado con la variable de idoneidad climática (73%) que cualquier otro factor (ninguno superior al 13%). Por el contrario, las contribuciones de las variables en el modelo DistCat-Reduced fueron más equilibradas (44% para la variable de idoneidad climática, 21% para el área basal y 15% para la cobertura forestal). La elevación fue marginalmente relevante mientras que las variables de orientación, heterogeneidad del hábitat y fragmentación del hábitat no proporcionaron información adicional relevante al modelo.

Las observaciones de *C. perspectalis* en 2018 en Cataluña se concentraban en la zona nor-oriental de Cataluña, mientras que las observaciones en 2019 y 2020 se expandieron más al oeste y al sur. Así, los modelos DistCat y SeverCat para 2019 y sus proyecciones para 2020 produjeron mapas con esta misma tendencia hacia la parte occidental del territorio. Los modelos definieron 540.000 ha del área de distribución y 317.000 ha de defoliación severa para *C. perspectalis* en 2019, mientras que las proyecciones para 2020 predijeron 643.000 ha y 380.000 ha, respectivamente (Figura 4). Estas áreas permanecen fuertemente relacionadas con el área de distribución del boj y con ubicaciones de idoneidad climática alta para *C. perspectalis* (Figura 5).

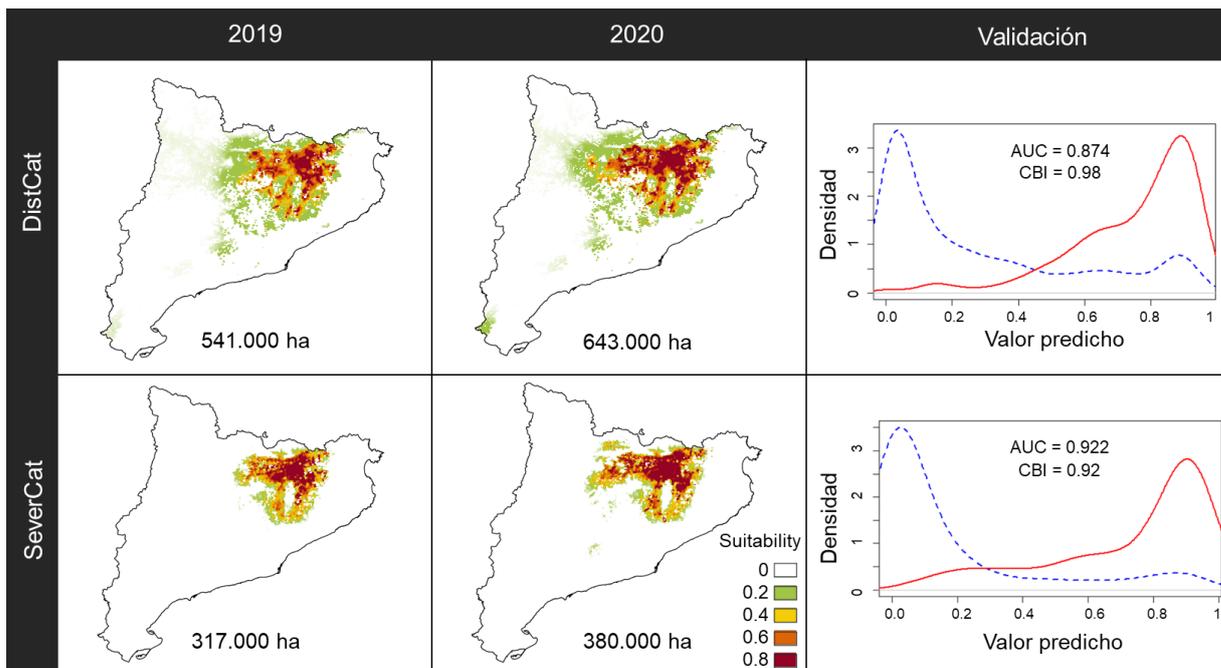


Figura 4. Modelos de distribución (DistCat) y modelo de defoliación severa (SeverCat) por el 2019 y proyectados al 2020. Se incluye la densidad de los valores predichos para las observaciones de 2020 (rojo) y para las pseudo-ausencias (azul) así como los valores de AUC y CBI usados para validar los modelos.

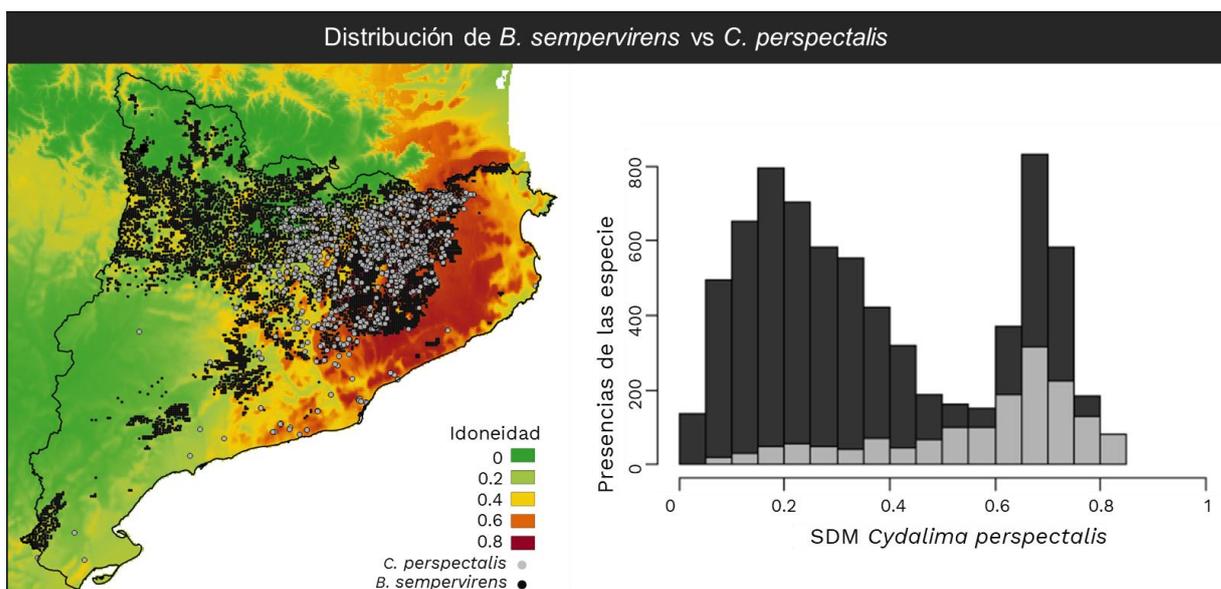


Figura 5. Sincronización espacial entre la distribución de *B. sempervirens* (gris oscuro) y *C. perspectalis* (gris claro) según la idoneidad climática de *C. perspectalis* (escala de colores en el panel izquierdo; eje de las X en el panel derecho).

4.3. Proyecciones futuras

Las proyecciones de idoneidad climática de *C. perspectalis* en el futuro mostraron que el área de máxima adecuación es reducida en condiciones de cambio climático (Figura 6). La idoneidad climática alta queda concentrada en las provincias de Girona y Barcelona. Este efecto es más

evidente en condiciones de cambio climático severo (RCP8.5) que en condiciones de cambio climático moderado (RCP4.5).

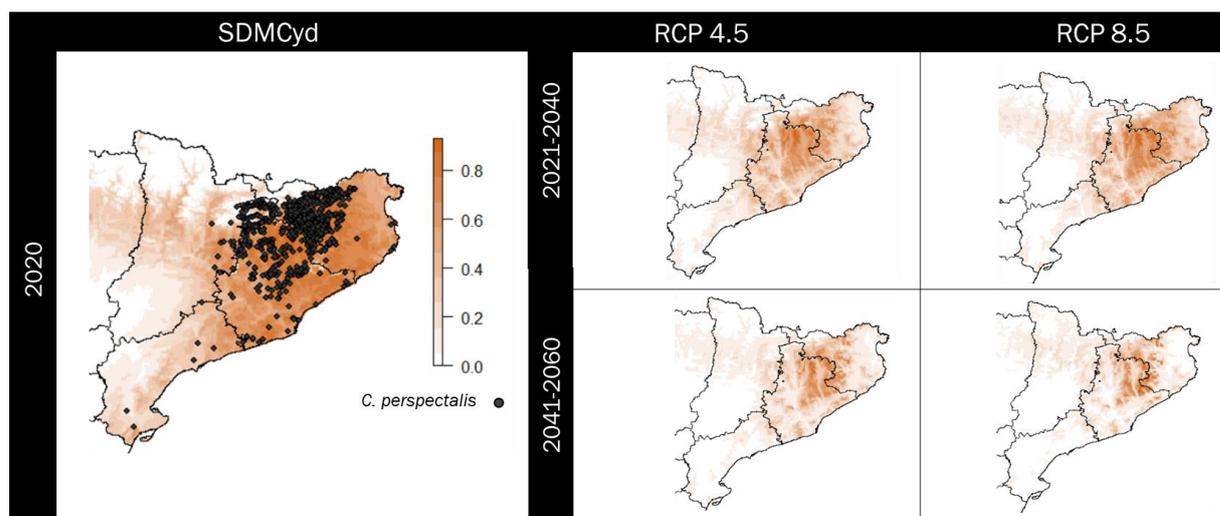


Figura 6. Modelo de idoneidad climática de *C. perspectalis* en Cataluña en la actualidad y en proyecciones futuras según un escenario de cambio climático moderado (RCP4.5) y un escenario de cambio severo (RCP8.5).

5. Discusión

5.1 Modelos de adecuación climática en especies invasoras

La aplicación de SDM con especies invasoras es controvertida porque estas están aún en expansión y no están en equilibrio con el nuevo entorno, hecho que puede generar una gran cantidad de falsos positivos (localidades donde la especie no es observada, pero no porque las condiciones sean adversas, sino porque no ha tenido tiempo de llegar; GALLIEN et al., 2012). Para abordar este problema, usamos una combinación de información procedente del área nativa y el área invadida. Otra opción hubiera sido generar un único modelo a escala global, pero el desequilibrio de cantidad de datos entre Asia y Europa hubiera supuesto un sesgo importante para el modelo. Nuestra metodología pretende evitar la influencia de los falsos negativos manteniendo los verdaderos positivos del modelo regional y permitiendo que las variables climáticas a nivel regional refinaran el modelo y, por lo tanto, ofreció un aumento en la precisión de la predicción. El modelo ClimEu coincidió perfectamente con las ocurrencias en Europa y estimó que el nicho de *C. perspectalis* puede ser ligeramente más ancho que el nicho realizado, indicando que la especie todavía tiene espacio para expandirse.

5.2 Nicho ecológico

En este estudio hemos presentado un diseño de modelado que consideró las limitaciones de dispersión de las especies (estimado con las distancias entre observaciones), el ambiente biótico (incluidas las variables de hábitat) y las condiciones ambientales abióticas (incluida la idoneidad climática). Las observaciones de *C. perspectalis* fueron agrupadas, en general sin exceder una distancia de 15 km. Este patrón de agregación es común en especies invasoras, que aumentan su radio de dispersión más rápidamente en los primeros años de la invasión (ROQUES et al., 2016). Sin embargo, la dispersión inducida por el hombre es un factor crítico en la distribución de *C. perspectalis* y puede facilitar una tasa de dispersión más rápida que la estimada por los modelos.

La disponibilidad de boj también fue un factor clave para comprender la distribución de las especies y la defoliación severa. *C. perspectalis* depende totalmente del boj como especie nutricia. Los bojes se utilizan generalmente en jardinería (parques, cementerios, jardines privados, etc.) que pueden desempeñar un papel clave como conectores entre los bojes silvestres. Se consideraron otros factores bióticos (descriptores de hábitat en términos de fragmentación y heterogeneidad) pero no fueron relevantes para la distribución o severidad de *C. perspectalis*, indicando que la especie no es especialista en hábitat. La cobertura forestal y el área basal media también se consideraron descriptores de hábitat, así como por su influencia en las condiciones microclimáticas (radiación directa, temperatura del bosque, etc.) que pueden afectar el desarrollo de los insectos. La distribución de *C. perspectalis* fue sensible a estos factores, presentando una mejor respuesta en áreas de alta cobertura forestal y área basal entre 20 y 30 m²/ha, y esto puede sugerir que *C. perspectalis* se desempeña mejor en boj del sotobosque que en áreas abiertas de arbustos. Sin embargo, tal relación debe cuestionarse específicamente porque sí hay observaciones de defoliación severa en ambos tipos de ambientes, como lo confirmaron AARTOLA (2019) y DANÉS et al. (n.d.).

Los factores ambientales abióticos se consideraron a través de la idoneidad climática y las dos variables topográficas. Aunque la idoneidad climática no se relacionó con la distribución de las especies y no afectó los modelos DistCat y SeverCat, fue el factor principal cuando se excluyó la distancia entre las observaciones y la cobertura de boj, es decir, el clima es crítico una vez que la especie llega a un área de boj. Los modelos climáticos describieron la idoneidad de *C. perspectalis* a través de condiciones climáticas suaves, con baja estacionalidad de precipitación combinada con un rango diurno de temperatura pequeño. La relevancia de esas variables climáticas también ha sido enfatizada por otros estudios que identificaron las condiciones climáticas durante el desarrollo larvario como la clave para el éxito de la especie (NACAMBO et al., 2014; Suppo et al., 2020). Las temperaturas suaves (mínimas alrededor de 0°C) y la baja estacionalidad de las precipitaciones influyen directamente en la actividad, el crecimiento y la fenología de los insectos (JAWORSKI & HILSZCZANSKI, 2014).

Las condiciones climáticas expuestas definieron como idóneo el clima de Europa occidental y las Islas Británicas, así como el Océano Atlántico, el Mar Negro, el Mar del Norte y las costas mediterráneas. Así, la idoneidad climática para *C. perspectalis* se caracterizó por un cierto efecto de continentalidad, siendo más adecuada en la costa que en el interior, tanto en su área nativa como invasora (Figura 2). Aunque la variable de elevación no fue significativa en nuestro modelo, las condiciones climáticas definieron una menor idoneidad climática en elevaciones más altas.

5.3 Dinámica en condiciones cambio climático

Las proyecciones de la idoneidad climática de *C. perspectalis* anticiparon una regresión del área favorable en el futuro. Esta pérdida de nicho climático fue más notable en proyecciones climáticas más severas (mayor regresión de distribución en condiciones RCP 8.5 que en RCP 4.5). Este resultado puede parecer contradictorio a primera vista ya que el aumento de las temperaturas suele estar asociado a un aumento de las condiciones adecuadas para *C. perspectalis* que implica un posible desplazamiento de la especie hacia zonas de mayor elevación. Probablemente, la polilla puede tener mejores condiciones para su desarrollo durante un mayor tiempo, lo que implica más generaciones viables por año y un posterior impacto más severo en el boj, como ocurre con otras especies de plagas (ROBINET et al., 2007). Sin embargo, (MUERS & CORY, 2013) postularon que el cambio climático que conduce a temperaturas más cálidas puede reducir la frecuencia de los brotes de lepidópteros en los bosques. En el caso de *C. perspectalis*, se demostró que las condiciones climáticas templadas, incluidas las precipitaciones abundantes con baja estacionalidad y un rango diurno de temperatura reducido, son las condiciones climáticas óptimas para la especie. Por lo tanto, un futuro marcado por el cambio climático, en el que aumentaran la sequía, la estacionalidad de las precipitaciones y la temperatura, irá en detrimento de *C. perspectalis*.

5.4 Etapas de la invasión: dispersión e impacto

Una descripción de los procesos por los cuales *C. perspectalis* ha invadido Cataluña es crucial para comprender la etapa de invasión de la especie (siguiendo el progreso de llegada, establecimiento, dispersión e impacto). *C. perspectalis* está presente de forma continuada en Cataluña desde 2014, lo que indica que se han superado las fases de llegada y establecimiento. Modelar la dinámica de distribución (como un proxy de la dispersión) y la severidad de la defoliación (como un proxy del impacto) por separado nos permitió diferenciar los mecanismos detrás de los dos procesos. Aunque ambos modelos mostraron una alta sensibilidad a las mismas variables, la idoneidad climática contribuyó más al modelo de impacto (SeverCat), por lo que este puede ser un factor determinante para la severidad de la defoliación, es decir, la especie podría extenderse a diferentes localidades, pero el daño a los boj es sería grave solo donde hay una mayor idoneidad climática.

Los modelos indicaron que las áreas de distribución y defoliación severa estaban vinculadas, es decir, cuanto mayor era la probabilidad de ocurrencia de la especie, mayor era el impacto de la defoliación (Figura 4). Además, las proyecciones para 2020 indicaron que las áreas potenciales de distribución y defoliación severa pueden aumentar a un ritmo similar. Sin embargo, las limitaciones climáticas a la defoliación severa combinadas con el patrón de continentalidad de idoneidad climática pueden reducir el avance hacia el interior de la severidad. Esto puede causar una ligera asincronía entre la distribución y la defoliación severa, que se podría acentuar por las condiciones climáticas futuras (Figura 6), pero los datos recogidos durante 3 años no son suficientes para verificar tales patrones.

Los enemigos naturales como aves, murciélagos, otros insectívoros o parasitoides pueden jugar un papel importante controlando la distribución de *C. perspectalis* (WAN et al., 2014). Pocos estudios han descrito los enemigos naturales en Europa, aunque sí se ha descrito la depredación de *C. perspectalis* por *Passer domesticus* L., *Parus major* L., *Turdus merula* L. y *Ficedula albicollis* Tem (BAKAY & KOLLAR, 2018). Además, *C. perspectalis* puede interactuar con enfermedades bióticas como los hongos *Cylindrocladium* sp. (HENRICOT et al., 2000) que también impacta en *B. sempervirens*, aunque este tema no ha sido estudiado hasta la fecha

5.5 Impacto en el paisaje y gestión de la plaga

Los períodos consecutivos de defoliación del boj por *C. perspectalis* pueden provocar la descomposición o la muerte de la planta nutricia. Aunque el boj puede rebrotar después de los ataques de defoliación, la sincronía entre la generación de nuevas hojas y la aparición de nuevas generaciones de insectos comprometen la viabilidad de los boj es (ARTOLA, 2019; STRATEN & MUUS, 2010). La pérdida de boj tiene consecuencias culturales, económicas y ecológicas. Ecológicamente, los boj es albergan cientos de especies; de hecho, 63 de ellos se encuentran solo en esta planta huésped (MITCHELL et al., 2018). A escala del paisaje, los boj es representan un elemento clave de diferentes hábitats mediterráneos, tanto como especie del sotobosque como especie dominante en los matorrales (DI DOMENICO et al., 2012). En Cataluña, el boj es abundante en un 30% de la superficie forestal (CARRERAS, 2004; DANÉS et al., n.d.) y está presente en algunos bosques singulares (COMAS et al., 2013). La pérdida de boj es del sotobosque puede alterar la dinámica de la comunidad al reducir la competencia interespecífica por el consumo de agua del suelo o mediante cambios de combustible (en términos de cantidad y continuidad) que podrían modificar el régimen de incendios en áreas particulares.

El impacto de *C. perspectalis* en los boj es preocupa a los gestores de montes. Este estudio enfatiza que dos factores clave en la distribución y el impacto de las especies son la capacidad de dispersión de insectos y la idoneidad climática (considerando la presencia de boj). Debido a que *C. perspectalis* no puede viajar largas distancias por sí sola, el control de las actividades humanas (a través de intercambios comerciales de plantas ornamentales o mediante dispersión antropocora accidental) es crucial para limitar la rápida expansión de la especie. Por otro lado, la idoneidad climática se describió como una variable importante en el impacto severo de *C. perspectalis*. Nuestros resultados sugieren que la idoneidad climática está sujeta a un efecto de continentalidad (menos idoneidad tierra adentro) y no coexiste con la distribución del boj (Figura 5). Por lo tanto, los boj es situados en áreas con condiciones climáticas menos favorables para el insecto (es decir, tierra adentro y elevada altitud) estarían a salvo de una defoliación severa. Además, se prevé que el cambio climático mitigue el impacto de las plagas en algunas regiones, como sucede con otras plagas forestales (IMS et al., 2008; JOHNSON et al., 2010).

Esta información debe ser valorada antes de aplicar otras herramientas de gestión más intrusivas, como el uso de biocidas o la introducción de enemigos naturales. A pesar de que se demostró que la fumigación con *Bacillus thuringensis* es letal para la polilla del boj (MATOSEVIC, 2013; WAN et al., 2014), la aplicación de biocidas es muy costosa y su efectividad a escala de paisaje aún es discutida ya que puede interferir la denso-regulación de la población (LIEBHOLD, 2012). Además, el uso de plaguicidas está en discusión porque es difícil asegurar que el tratamiento afecte solo a las especies objetivo (PIMENTEL, 1995). Ha surgido una controversia similar al considerar la introducción de enemigos naturales de *C. perspectalis* provenientes del área nativa, como *Chelonus tabonus* Sonan., un himenóptero perteneciente a una subfamilia que se sabe que suele ser específica de un huésped, se deben realizar más investigaciones antes de implementar una medida de este tipo en nuevos hábitats (LIEBHOLD, 2012; WAN et al., 2014). Las estrategias de manejo menos intrusivas incluyen la remoción de boj es muertos y la remoción mecánica de larvas, pero esta estrategia no es factible a escala de monte, solo en jardines particulares o rodales forestales específicos en peligro de extinción altamente valiosos.

Finalmente, es necesario cuestionar cuál será el futuro de *C. perspectalis* en las áreas invadidas. Cuando *C. perspectalis* impacta los boj es, su viabilidad podría verse comprometida debido a la escasez de alimentos a la vez que sufrir las consecuencias de una reducción de área climáticamente idónea. Esto podría conducir a una disminución fatal en la población del insecto o a una relación cíclica entre la defoliación-rebrote del boj y la dinámica de la población del insecto.

6. Conclusiones

En este estudio definimos que la distribución de *C. perspectalis* depende principalmente de la presencia de su planta hospedante y de su capacidad para propagarse, por lo que en un futuro cercano (con tiempo suficiente para que *C. perspectalis* se propague por completo), todos los boj es podrían verse afectados por el insecto. Sin embargo, la idoneidad climática puede ser un obstáculo para el desarrollo de *C. perspectalis* en algunas áreas. El nicho climático se caracteriza por una corta estacionalidad de las precipitaciones y temperaturas y rangos diurnos bajos, lo que define una mayor idoneidad en Europa occidental y en las zonas costeras. Además, las proyecciones climáticas futuras prevén una reducción del área de idoneidad climática para *C. perspectalis*. Los descriptores de hábitat y las variables topográficas no fueron relevantes en nuestros modelos indicando que esta especie no es selectiva de hábitat. Sin embargo, la especie no se encuentra en pseudo-equilibrio con el ambiente invadido, por lo que aún se desconocen los procesos de interacción con nuevos competidores y especies depredadoras.

Comprender las fases de invasión en el área de afectación es fundamental para diferenciar los procesos de dispersión e impacto. Encontramos que un alto efecto climático impacta marcadamente

el proceso, lo que indica que en algunas áreas donde la especie podría diseminarse, su impacto puede verse mitigado debido a la presencia de condiciones climáticas inadecuadas. Esta información es valiosa al diseñar planes de manejo, pero quedan dudas sobre la capacidad de recuperación del boj después de la defoliación.

7. Agradecimientos

Este estudio se ha realizado gracias a los datos aportados por Míriam Sangerman y Pedro Carballal y recogidos por Agents Rurals de la Generalitat de Catalunya (Departament d'Acció Climàtica, Alimentació i Agenda Rural, Generalitat de Catalunya), y las observaciones aportadas por los voluntarios de Alerta Forestal y GBIF, especialmente Jenny Llopis, autora de la fotografía de la especie. Este estudio fue financiado por el Gobierno de España a través del INMODES (CGL2017-89999-C2-2-R).

8. Bibliografía

ARTOLA, J., 2019. Seguiment de la biologia i la fenologia de la papallona del boj (*Cydalima perspectalis*) al Parc Natural de la Zona Volcànica de la Garrotxa. General. Catalunya; Dep. Territ. i Sostenibilitat.

AYRES, M.P., LOMBARDERO, M.J., 2018. Forest pests and their management in the Anthropocene. *Can. J. For. Res.* 48, 292–301. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0033>

BAKAY, L., KOLLÁR, J., 2018. The spread rate of *Cydalima perspectalis* (Walker 1859) in Slovakia (2013-2015). *Plants Urban Areas Landsc.* 51–54. <https://doi.org/https://doi.org/10.15414/PUAL/2018.51-54>

BARBET-MASSIN, M., ROME, Q., VILLEMANT, C., COURCHAMP, F., 2018. Can species distribution models really predict the expansion of invasive species? *PLoS One* 13, 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193085>

BASSOLS, E., OLIVERAS, J., 2014. *Cydalima perspectalis* (Walker , 1859), una nova espècie invasora a Catalunya (Lepidoptera : *Butll. Soc. Cat. Lep.* 105, 71–78.

BOYCE, M.S., VERNIER, P.R., NIELSEN, S.E., SCHMIEGELOW, F.K.A., 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecol. Modell.* 157, 281–300. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)

BOZAL, M. C., ORRIOLS, A. J. 2016. Mapes de variables biofísiques de l'arbrat de Catalunya. Generalitat de Catalunya, Institut Cartogràfic i Geològic de Catalunya.

BRAS, A., AVTZIS, D.N., KENIS, M., LI, H., VÉTEK, G., BENRARD, A., COURTIN, C., ROUSSELET, J., ROQUES, A., AUGER-ROZENBERG, M.A., 2019. A complex invasion story underlies the fast spread of the invasive box tree moth (*Cydalima perspectalis*) across Europe. *J. Pest Sci.* 92, 1187–1202. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01111-x>

CANELLES, Q., AQUILUÉ, N., JAMES, P.M.A., LAWLER, J., BROTONS, L., 2021. Global review on interactions between insect pests and other forest disturbances. *Landsc. Ecol.* 7. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01209-7>

CARRERAS, J., 2004. La cartografia dels hàbitats de Catalunya: una eina per conèixer i gestionar el territori. *Omnis Cell.* 7, 52–56.

COMAS, L., GRACIA, M., VAYREDA, J., 2013. Inventari de boscos singulars de Catalunya. *L'Atzavara* 0, 29–36.

DANÉS, A., ROURA-PASCUAL, N., BASSOLS, E., n.d. Títol del treball : Estudi de la capacitat de rebrotada del boix (*Buxus sempervirens*) afectat per la papallona del boix (*Cydalima perspectalis*) a la comarca de la Garrotxa.

DI DOMENICO, F., LUCCHESI, F., MAGRI, D., 2012. Buxus in Europe: Late Quaternary dynamics and modern vulnerability. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 14, 354–362. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.07.001>

ELITH, J., GRAHAM, C.H., 2009. Do they? How do they? WHY do they differ? on finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography (Cop.)*. 32, 66–77. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05505.x>

FOLCH, R., FRANQUESA, T., & CAMARASA, J. M. 1984. Història natural dels Països Catalans. 7. Vegetació (pp. 442). Enciclopèdia Catalana.

GALLIEN, L., DOUZET, R., PRATTE, S., ZIMMERMANN, N.E., THUILLER, W., 2012. Invasive species distribution models - how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 1126–1136. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00768.x>

GASSÓ, N., SOL, D., PINO, J., DANA, E.D., LLORET, F., SANZ-ELORZA, M., SOBRINIO, E., 2009. Exploring species attributes and site characteristics to assess plant invasions in Spain. *Divers. Distrib.* 15, 50–58. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00501.x>

GUISAN, A., THUILLER, W., ZIMMERMANN, N.E., 2017. Habitat Suitability and Distribution Models with applications in R. Cambridge University Press.

HANLEY, J.A., MCNEIL, B.J., 1982. The meaning and use of the area under a Receiver Operating Characteristic (ROC) curve. *J. Med. Internet Res.* 143, 29–36. <https://doi.org/10.1148/radiology.143.1.7063747>

HENRICOT, B., PÉREZ-SIERRA, A., Prior, C., 2000. A new blight disease on Buxus in the UK caused by the fungus *Cylindrocladium*. *Plant Pathol.* 49, 805. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2000.00508.x>

HIJMANS, A.R.J., PHILLIPS, S., LEATHWICK, J., ELITH, J., 2012. Package ‘dismo.’

Hulme, P.E., 2009. Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *J. Appl. Ecol.* 46, 10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>

IBÀÑEZ, J.J., BURRIEL, J.A., PONS, X., 2002. El Mapa de Cobertes del Sòl de Catalunya: Una eina per al coneixement, la planificació i la gestió del territori. *Perspect. Territ.* 10–25.

IMS, R.A., HENDEN, J.A., KILLENGREEN, S.T., 2008. Collapsing population cycles. *Trends Ecol. Evol.* 23, 79–86. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.010>

JAWORSKI, T., HILSZCZANSKI, J., 2014. The effect of temperature and humidity changes on insects development their impact on forest ecosystems in the expected climate change. *For. Res. Pap.* 74, 345–355. <https://doi.org/10.2478/frp-2013-0033>

JOHNSON, D.M., BÜNTGEN, U., FRANK, D.C., KAUSRUD, K., HAYNES, K.J., LIEBHOLD, A.M., ESPERR, J., STENSETH, N.C., 2010. Climatic warming disrupts recurrent Alpine insect outbreaks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 20576–20581. <https://doi.org/10.1073/pnas.1010270107>

KARGER, D.N., CONRAD, O., BÖHNER, J., KAWOHL, T., KREFT, H., SORIA-AUZA, R.W., ZIMMERMANN, N.E., IINDER, H.P., KESSLER, M., 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Sci. Data* 4, 1–20. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>

KIM, J., PARK, I.K., 2013. Female sex pheromone components of the box tree pyralid, *Glyphodes perspectalis*, in Korea: Field test and development of film-type lure. *J. Asia. Pac. Entomol.* 16, 473–477. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2013.08.002>

KINGSLOVER, J.G., ARTHUR WOODS, H., BUCKLEY, L.B., POTTER, K.A., MACLEAN, H.J., HIGGINS, J.K., 2011. Complex life cycles and the responses of insects to climate change. *Integr. Comp. Biol.* 51, 719–732. <https://doi.org/10.1093/icb/icr015>

LEUTHARDT, F.L.G., 2013. Distribution , life history , food choice and chemical ecology of the invasive box-tree pyralid *Cydalima perspectalis*. University of Basel.

LIEBHOLD, A.M., 2012. Forest pest management in a changing world. *Int. J. Pest Manag.* 58, 289–295. <https://doi.org/10.1080/09670874.2012.750910>

MARQUARIDT, D.W., 1970. Generalized inverses, ridge regression, biased linear estimation, and nonlinear estimation. *Technometrics* 12, 591–612. <https://doi.org/10.1080/00401706.1970.10488699>

MARUYAMA, T., SHINKAJI, N., 1987. Studies on the life cycle of the box-tree pyralid, *Glyphodes perspectalis* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae). I. Seasonal adult emergence and developmental velocity. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 31, 226–232.

MATOSEVIC, D., 2013. Box Tree Moth (*Cydalima perspectalis* , Lepidoptera ; Crambidae), New Invasive Insect Pest in Croatia. *South-East Eur J.* 4, 89–94.

MITCHELL, R., CHITANAVA, S., DBAR, R., KRAMARETS, V., 2018. Identifying the ecological and societal consequences of a decline in *Buxus* forests in Europe and the Caucasus. *Biol. Invasions.* <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1799-8>

Ministerio de Fomento. 2011. Modelo digital de elevaciones. Instituto Cartográfico Digital.

MOSS, R.H., EDMONDS, J.A., HIBBERDD, K.A., MANNING, M.R., ROSE, S.K., VAN VUUREEN, D.P., CARTER, T.R., EMORI, S., KAINUMA, M., KRAM, T., MEEHL, G.A., MITCHELL, J.F.B., NAKICENOVIC, N., RIAHI, K., SMITH, S.J., STOUFFER, R.J., THOMSON, A.M., WEYANT, J.P., WILBANKS, T.J., 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* 463, 747–756. <https://doi.org/10.1038/nature08823>

MYERS, J.H., CORY, J.S., 2013. Population cycles in forest lepidoptera revisited. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 44, 565–592. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135858>

NACAMBO, S., LEUTHARDT, F.L.G., WAN, H., LI, H., HAYE, T., BAUR, B., WEISS, R.M., KENIS, M., 2014. Development characteristics of the box-tree moth *Cydalima perspectalis* and its potential distribution in Europe. *J. Appl. Entomol.* 138, 14–26. <https://doi.org/10.1111/jen.12078>

PHILLIPS, S.J., DUDÍK, M., ELITH, J., GRAHAM, C.H., LEHMANN, A., LEATHWICK, J., FERRIER, S., 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecol. Appl.* 19, 181–197. <https://doi.org/10.1890/07-2153.1>

PIMENTEL, D., 1995. Amounts of pesticides reaching target pests: Environmental impacts and ethics. *J. Agric. Environ. Ethics* 8, 17–29. <https://doi.org/10.1007/BF02286399>

ROBINET, C., BAIER, P., PENNERSTORFER, J., SCHOPF, A., ROQUES, A., 2007. Modelling the effects of climate change on the potential feeding activity of *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) (Lep., Notodontidae) in France. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 460–471. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00302.x>

ROQUES, A., AUGER-ROZENBERG, M.A., BLACKBURN, T.M., GARNAS, J., PYSEK, P., RABITSCH, W., RICHARDSON, D.M., WINGFIELDS, M.J., LIEBHOLD, A.M., DUNCAN, R.P., 2016. Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years. *Biol. Invasions* 18, 907–920. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1080-y>

ROSENBERG, D.W., VENETTE, R.C., AUKEMA, B.H., 2017. Development of an aggressive bark beetle on novel hosts: Implications for outbreaks in an invaded range. *J. Appl. Ecol.* 55, 1526–1537. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13064>

SEIDL, R., THOM, D., KAUTZ, M., MARTIN-BENITO, D., PELTONIEMI, M., VACCHIANO, G., WILD, J., ASCOLI, D., PETR, M., HONKANIEMI, J., LEXER, M.J., TROTSIUK, V., MAIROTA, P., SVOBODA, M., FABRIKA, M., NAGEL, T.A., REYER, C.P.O., 2017. Forest disturbances under climate change. *Nat. Clim. Chang.* 7, 395–402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>

STRATEN, M.J. VAN DER, MUUS, T.S.T., 2010. The box tree pyralid, *Glyphodes perspectalis* (Lepidoptera: Crambidae), an invasive alien moth ruining box trees, in: Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting.

SUPPO, C., BRAS, A., ROBINET, C., 2020. A temperature- and photoperiod-driven model

reveals complex temporal population dynamics of the invasive box tree moth in Europe. *Ecol. Modell.* 432, 109229. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109229>

UDEN, D.R., ALLEN, C.R., ANGELER, D.G., CORRAL, L., FRICKE, K.A., 2015. Adaptive invasive species distribution models: a framework for modeling incipient invasions. *Biol. Invasions* 17, 2831–2850. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0914-3>

WAN, H., HAYE, T., KENIS, M., NACAMBO, S., XU, H., ZHANG, F., LI, H., 2014. Biology and natural enemies of *Cydalima perspectalis* in Asia: Is there biological control potential in Europe? *J. Appl. Entomol.* 138, 715–722. <https://doi.org/10.1111/jen.12132>