

Invasiones biológicas y pérdida de polinizadores

A. Montero-Castaño^{1,*}, M. Calviño-Cancela², S. Rojas-Nossa^{3,4}, P. De la Rúa⁵, M. Arbetman^{6,7}, C.L. Morales⁶

(1) Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), Avda. Américo Vespucio s/n -Isla de la Cartuja-, 41092 Sevilla, España.

(2) Departamento de Ecología y Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Vigo, 36310 Vigo, España.

(3) Asociación Gallega de Apicultura (AGA), Rúa Basilio Carril s/n, 15819 Santiago de Compostela, España.

(4) Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ciudad Universitaria, Bogotá, Colombia.

(5) Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Veterinaria, Campus de Espinardo, Universidad de Murcia, 30100 Murcia, España.

(6) Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (Universidad Nacional del Comahue – CONICET), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina.

(7) Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural (IRNAD), Universidad Nacional de Río Negro -Sede Andina-, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina.

* Autor de correspondencia: A. Montero-Castaño [ana.montero.castano@gmail.com]

> Recibido el 27 de octubre de 2016 - Aceptado el 18 de septiembre de 2017

Montero-Castaño, A., Calviño-Cancela, M., Rojas-Nossa, S., De la Rúa, P., Arbetman, M., Morales, C.L. 2018. Invasiones biológicas y pérdida de polinizadores. *Ecosistemas* 27(2): 42-51. Doi.: 10.7818/ECOS.1319

Las invasiones biológicas constituyen una de las mayores amenazas para la biodiversidad, y los polinizadores no están exentos de dicha amenaza. Aquí revisamos los mecanismos por los que las especies invasoras de animales y plantas pueden afectar a los polinizadores, ya sea de forma directa o indirecta. Hemos englobado dichos mecanismos en cuatro grandes grupos: (a) cambios en la cantidad o calidad del hábitat, (b) depredación, (c) transmisión de patógenos e (d) introgresión genética. Así mismo, revisamos los impactos que estos mecanismos pueden tener en el comportamiento, demografía y evolución de los polinizadores nativos y sus comunidades. A lo largo de esta revisión también señalamos algunas de las lagunas de conocimiento que existen en la actualidad acerca de los efectos de las invasiones sobre los polinizadores y apuntamos algunas medidas que pueden ayudar a minimizar estos efectos.

Palabras clave: competencia por recursos; depredación; especies exóticas; hibridación; impactos; transmisión de patógenos

Montero-Castaño, A., Calviño-Cancela, M., Rojas-Nossa, S., De la Rúa, P., Arbetman, M., Morales, C.L. 2018. Biological invasions and pollinator decline. *Ecosistemas* 27(2): 42-51. Doi.: 10.7818/ECOS.1319

Biological invasions are among the main threats to biodiversity, and pollinators are not exempt from such threat.

Here, we review the mechanisms through which animal and plant invasive species may affect pollinators, either directly or indirectly. We classified these mechanisms in four groups: (a) changes in habitat quantity or quality, (b) predation, (c) pathogen spread and (d) genetic introgression. We review the impacts of these mechanisms on the behaviour, demography and evolution of native pollinators and their communities. In addition, we highlight some current knowledge gaps about the effect of biological invasions on pollinators and suggest some measures to minimize such effects.

Key words: exotic species; hybridisation; impacts; pathogen spread; predation; resources competence

¿Qué son las invasiones biológicas? Tipos y vías de introducción

Las invasiones biológicas son un componente del cambio global que en algunas áreas constituye la segunda mayor amenaza para la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas, por detrás de la pérdida y fragmentación del hábitat (Mack et al. 2000). Las invasiones biológicas son el resultado de la introducción fuera de su área de distribución natural, de especies que son capaces de establecerse, reproducirse y dispersarse exitosamente, convirtiéndose en invasoras (Blackburn et al. 2011). Es decir, sólo aquellas especies exóticas capaces de reproducirse y expandirse rápidamente en detrimento de las nativas se consideran invasoras. Las actividades humanas han permitido o favorecido, ya sea de forma intencionada o accidental, esta introducción de especies exóticas; fenómeno que ha ido en aumento en los últimos 200 años debido a la intensificación del comercio internacional y al desarrollo de infraestructuras (Mooney y Cleland 2001).

En esta revisión nos centramos en los efectos que las especies invasoras tienen sobre los polinizadores nativos, ya que son aquellas con impactos más evidentes. Sin embargo, muchos de los mecanismos descritos, sobre todo los que se refieren a hibridación e introgresión genética, son aplicables a especies exóticas en general.

Los ecosistemas y las especies que los componen pueden verse afectados de forma directa o indirecta por la presencia de especies invasoras. En esta revisión nos centraremos en los efectos de las invasiones de plantas y animales en los polinizadores (insectos en su mayoría). Aunque especies invasoras de otros grupos taxonómicos, incluyendo los microorganismos del suelo, también pueden afectar indirectamente a los polinizadores mediante su influencia en el vigor y en los rasgos reproductivos de las plantas (Rodríguez-Echeverría y Traveset 2015), se trata todavía de un campo muy inexplorado.

Entre las plantas invasoras que destacan por su impacto en los polinizadores están aquellas con abundante y atractiva oferta floral.

En muchos casos son plantas ornamentales que provienen de introducciones intencionadas para la jardinería (Lambdon et al. 2008). Entre los animales invasores, destacan los insectos y en particular los himenópteros sociales, principalmente ápidos (abejas y abejorros), véspidos (avispas y avispones) y hormigas. Las invasiones de ápidos sociales, como algunas subespecies de la abeja de la miel, *Apis mellifera*, y/o especies de abejorros del género *Bombus*, generalmente se originan con la introducción intencionada de colmenas y colonias comerciales de estas especies para la polinización de cultivos y para la obtención de productos apícolas (miel, polen o cera, entre otros) (Goulson 2003). En cambio, la invasión de véspidos y hormigas se debe generalmente a su introducción no intencionada ligada al transporte de mercancías (Holway et al. 2002; Villemant et al. 2006). En algunos casos, la introducción de unas pocas reinas fecundadas puede ser suficiente para invadir nuevas áreas (Buttermore et al. 1998; Arca et al. 2015).

¿A través de qué mecanismos las invasiones pueden afectar a los polinizadores?

Los mecanismos por los que las especies invasoras pueden afectar a los polinizadores son muy diversos y pueden actuar simultáneamente con efectos aditivos o incluso sinérgicos. Aquí los englobamos en cuatro grandes grupos: (a) cambios en la cantidad o calidad del hábitat, incluidos cambios en la disponibilidad de recursos, (b) depredación, (c) transmisión de patógenos e (d) introgresión genética. Mientras que en las invasiones de animales pueden manifestarse cualquiera de estos mecanismos, el impacto directo de las invasiones de plantas en los polinizadores es únicamente mediado por cambios en la cantidad o calidad del hábitat. Sin embargo, cuando las plantas invasoras favorecen a polinizadores invasores (Morales y Aizen 2002), de forma indirecta también pueden promover todos estos mecanismos.

Mucho de lo que sabemos acerca de los mecanismos e impactos de las invasiones sobre los polinizadores deriva de evidencias indirectas (Goulson 2003; Thomson 2006; Morales 2007; Stout y Tiedeken 2016). Existen pocos trabajos experimentales que permitan establecer causalidad entre los cambios observados en las especies nativas de polinizadores y la presencia o abundancia de especies invasoras, y muchos menos que permitan elucidar los mecanismos subyacentes (Roubik 1978; Thomson 2006). Esta falta

de estudios experimentales es consecuencia de la dificultad de poner a prueba estos mecanismos en sistemas naturales. Manipular la presencia o abundancia de un organismo invasor no siempre es material ni legalmente factible y en muchos casos es cuestionable desde un punto de vista ético, más allá de las limitaciones metodológicas intrínsecas de los enfoques experimentales. Además, trabajar con polinizadores, que son organismos normalmente muy pequeños, móviles y de los que desconocemos su ecología básica, dificulta enormemente su manipulación y medición.

Cambios en la cantidad o calidad del hábitat

La llegada de una planta invasora supone cambios en la abundancia relativa de los recursos florales (Memmott y Waser 2002; Vilà et al. 2009) (Fig. 1). Estos cambios se deben, en primer lugar, a la propia oferta floral de la invasora, que normalmente es abundante, atractiva y de larga duración (Loret et al. 2005). En segundo lugar, se deben a la alteración que las invasoras producen en la composición, riqueza y diversidad de las comunidades invadidas (Vilà et al. 2011), debida a la competencia por recursos, producción de compuestos alelopáticos o transmisión de patógenos a las plantas nativas (Vilà y Weiner 2004; Gómez-Aparicio y Canham 2008).

El efecto de una planta invasora sobre la oferta floral disponible para los polinizadores también puede ser indirecto, mediado por cambios en el comportamiento de algún polinizador altamente competitivo. Por ejemplo, cuando la leguminosa *Hedysarum coronarium* invade áreas en la isla de Menorca, atrae y monopoliza las visitas de *A. mellifera*, que disminuye su presencia en las plantas nativas, cuyos recursos florales quedan más disponibles para los polinizadores silvestres (Montero-Castaño y Vilà 2016).

No sólo la cantidad, sino también la calidad y tipo (polen o néctar) de los recursos florales pueden verse afectados por la llegada de una planta invasora. Si una planta invasora produce sólo un tipo de recurso floral (polen o néctar), la oferta relativa de ese recurso aumentará en zonas invadidas. Así, la oferta de polen aumenta en áreas invadidas por *Cytisus scoparius*, ya que es la única recompensa producida por las flores de esta leguminosa de origen europeo e invasora en Australia, Nueva Zelanda, India, Estados Unidos occidental y Sudamérica (Simpson et al. 2005). En contraposición, en zonas invadidas por *Impatiens glandulifera*, aumenta la oferta de néctar ya que esta planta de origen asiático e invasora en Europa y Norteamérica, tiene una tasa de reposición de néctar más



Figura 1. (a) *Carpobrotus affine acinaciformis*, especie sudafricana invasora en Europa y (b) *Cytisus scoparius* especie europea invasora en Australia, Nueva Zelanda, India, Estados Unidos occidental y Sudamérica. Ejemplos de especies invasoras con abundante y atractiva oferta floral que además son altamente competitivas y desplazan y modifican a las comunidades de plantas receptoras no sólo a una escala local (a) sino también a mayores escalas espaciales (b). Autores: (a) Ignasi Bartomeus y (b) Ana Montero-Castaño.

Figure 1. (a) *Carpobrotus affine acinaciformis*, native to South Africa and invasive in Europe and (b) *Cytisus scoparius* native to Europe and invasive in Australia, New Zealand, India, USA and South America. Both are examples of invasive species with abundant and attractive floral offer. Moreover, they are highly competitive, displacing and modifying recipient plant communities not only at local (a) but also at larger spatial scales (b). Authors: (a) Ignasi Bartomeus y (b) Ana Montero-Castaño.

elevada que la que se conoce para especies europeas (Chittka y Schürkens 2001). Las plantas invasoras también pueden alterar la calidad del recurso floral como es el caso de *Rhododendron ponticum*, nativa de la península Ibérica e invasora en las islas Británicas, cuyo néctar tiene un alto contenido en grayanotoxinas que lo convierte en tóxico para algunas especies de polinizadores (Tiedeken et al. 2016).

Además de hábitats para forrajear, los polinizadores requieren sitios adecuados para nidificar, y en el caso de algunos lepidópteros también plantas hospedadoras donde poner sus huevos y de las que se alimenten sus larvas (Cane 2001; Winfree et al. 2011). Aunque cabe esperar que la llegada de una planta invasora afecte a la disponibilidad y calidad de estos recursos, se trata de un mecanismo muy poco estudiado. Uno de los pocos ejemplos conocidos es el caso del algodoncillo (*Asclepias syriaca*), la planta en la que la mariposa monarca (*Danaus plexippus*) preferentemente pone sus huevos y de la cual se alimentan sus larvas en sus áreas de cría al este de Estados Unidos y Canadá. En estas áreas, las poblaciones de *A. syriaca* se han reducido entre otras cosas por la llegada de plantas invasoras como *Vincetoxicum nigrum* y *V. rossicum*, dos especies nativas de Europa muy parecidas al algodoncillo. Si bien en estas plantas invasoras la mariposa monarca también ovoposita, la mayoría de sus larvas no sobreviven (Di Tommaso y Losey 2003).

Los animales invasores también pueden alterar la cantidad y calidad de los recursos alimenticios y hábitat de nidificación para los polinizadores nativos. Los efectos difieren en función de si el invasor es otro polinizador o un herbívoro (Traveset y Richardson 2006). Las especies invasoras de polinizadores pueden competir por alimento con las nativas si visitan las mismas plantas, lo cual es relativamente común dado el carácter generalista de muchas de estas especies invasoras. Por ejemplo, *B. terrestris* visita entre el 40% y el 70% de las especies en flor que visitan los abejorros nativos al norte de Japón (Matsumura et al. 2004). Además, en algunos casos este solapamiento de nicho efectivamente supone una disminución del recurso disponible para los polinizadores nativos (Hansen et al. 2002; Valido et al. 2004; Lach 2007).

Por su parte, los herbívoros invasores reducen el recurso floral disponible, bien consumiendo toda la planta o sus flores, o bien por pisoteo. Este último es el caso del ciervo rojo (*Cervus elaphus*), introducido en el Parque Nacional de Nahuel Huapi (Argentina) y cuya presencia sistemáticamente reduce la densidad de tres plantas entomófilas (Vázquez y Simberloff 2009) y, por tanto, el alimento disponible para los polinizadores.

Respecto al efecto de los animales invasores en la disponibilidad de sitios de nidificación, tan sólo contamos con evidencias indirectas de la existencia de competencia por estos recursos. Estas evidencias se basan en la similitud entre los sitios de nidificación elegidos por los polinizadores invasores y por los nativos. En California, tanto especies de polinizadores nativas como invasoras (*Megachile apicalis*, *M. rotundata* y *Forficula auricularia*) ocupan las mismas cajas nido, siendo la tasa de ocupación mayor en el caso de las invasoras (Barthell et al. 1998). Por su parte, *B. terrestris* normalmente anida en el suelo, aprovechando huecos abandonados por pequeños roedores, al igual que hacen los abejorros nativos de algunas de las áreas que invade, como *B. dahlbomii* en Argentina (Morales 2007) o *B. hypocrita sapporoensis* y *B. diversus tersatus* en Japón (Matsumura et al. 2004).

Los animales invasores, además de competir con los polinizadores nativos por la explotación de recursos, también pueden impedirles el acceso a los mismos, lo que se llama competencia por interferencia. Es decir, en algunos casos ni la cantidad ni la calidad del recurso explotado por los polinizadores nativos se ven alteradas con la invasión, pero sí su disponibilidad o accesibilidad. Por ejemplo, en las Islas Mauricio la hormiga invasora *Technomyrmex albipes* está presente en la planta endémica *Roussea simplex*. A pesar de no consumir sus recursos florales, debido a su comportamiento agresivo, la hormiga impide el acceso del gecko *Phelsuma cepedianana*, el único polinizador de esta planta en peligro de extinción (Hansen y Müller 2009).

Depredación

Entre los animales invasores también hay especies depredadoras, de modo que pueden afectar a los polinizadores depredándolos o indirectamente, depredando a otros animales que interactúen con los polinizadores. En sus áreas nativas, los polinizadores son capaces de defenderse frente a depredadores con los que han co-evolucionado (Tan et al. 2007). Pero por norma general, sus estrategias defensivas frente a nuevos depredadores invasores son mucho menos eficientes (Abrol 2006).

La avispa asiática *Vespa velutina* es un depredador generalista que en las áreas que invade consume principalmente *A. mellifera* (Fig. 2), pero también una gran variedad de insectos entre los que se encuentran muchos otros polinizadores como otras abejas, sírfidos y dípteros (Villemant et al. 2011). Según un estudio hecho en Francia, *A. mellifera* representa más del 70% de las presas de *V. velutina* en zonas más urbanas y con una entomofauna más pobre, mientras que en zonas agrícolas con más variedad de insectos éstas representan alrededor del 30% (Villemant et al. 2011). En Hawai, otra avispa invasora, *Vespula pensylvanica*, depreda himenópteros nativos del género *Hylaeus* (Wilson y Holway 2010).

Transmisión de patógenos

Cuando un organismo invade un nuevo lugar, normalmente porta consigo un gran número de microorganismos entre los cuales puede haber patógenos. Estos patógenos pueden infectar nuevos huéspedes, en particular si los patógenos son generalistas, o si las especies invasoras y nativas tienen cierto grado de parentesco (Periman y Jaenike 2003). Se espera que los nuevos huéspedes, al no haber co-evolucionado con estos patógenos, carezcan de defensas específicas y sean más susceptibles a su patogenicidad.

En el caso de los patógenos que pueden afectar a los polinizadores, nuestro conocimiento se reduce, dada su importancia económica, a aquellos que afectan a *A. mellifera* (ver también Agüero et al. 2018) y a los abejorros comerciales. Sólo para estos dos taxones se han descrito más de 20 patógenos, pertenecientes a una gran diversidad de organismos: hongos, bacterias, protistas, ácaros y virus (Macfarlane et al. 1995; Genersch 2010). A pesar de este amplio abanico de microorganismos, no fue hasta la década de los 80, con el inicio de la comercialización y transporte a escala global de abejorros para cultivos, cuando se empezó a prestar atención a la problemática de la co-introducción de patógenos (Goka et al. 2001; Colla et al. 2006).

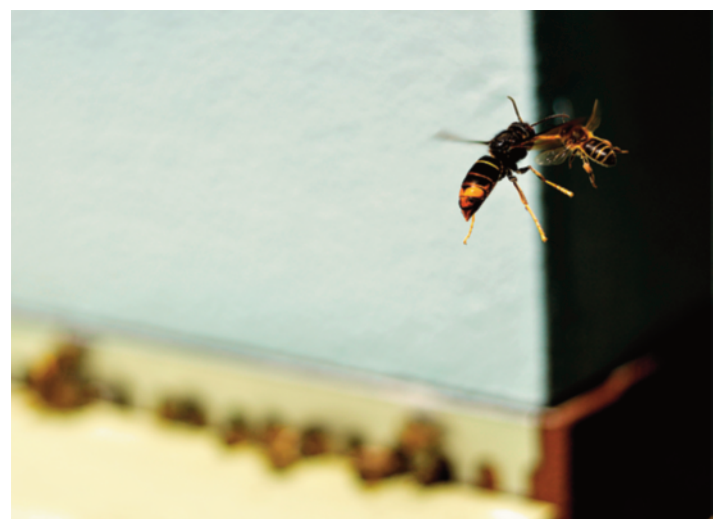


Figura 2. *Vespa velutina* atacando una abeja de la miel fuera de la colmena. Autora: Sandra Rojas.

Figure 2. *Vespa velutina* attacking a honeybee outside the hive. Author: Sandra Rojas.

Sabemos que los polinizadores comerciales pueden invadir áreas naturales y transmitir patógenos o facilitar su dispersión a sus conespecíficos silvestres, así como a otras especies emparentadas (Gilliam et al. 1994; Colla et al. 2006; Arbetman et al. 2013; Fürst et al. 2014; Ravoet et al. 2014). Pero aún existen pocos estudios que investiguen y puedan demostrar de forma concluyente la co-introducción de patógenos junto con polinizadores comerciales potencialmente invasores. Se han observado correlaciones positivas entre la detección y los patrones de prevalencia en polinizadores nativos y silvestres de algunos patógenos y la introducción de polinizadores comerciales invasores. Esto sugiere una intervención de los abejorros invasores, ya sea en la co-introducción de nuevas enfermedades, de nuevas variantes de enfermedades pre-existentes, o en la amplificación de su diseminación (Arbetman et al. 2013; Cisarovsky y Schmid-Hempel 2014; Arismendi et al. 2016). Por ejemplo, el abejorro europeo *B. terrestris*, criado comercialmente e introducido en Chile para polinizar cultivos, se ha vuelto altamente invasor en el sur de Chile y Argentina. En estas áreas invadidas de Sudamérica se ha descrito que el abejorro nativo *B. dahlbomii* alberga varios de los patógenos encontrados en *B. terrestris* en su área de distribución nativa (*Crithidia bombi*, *Apicystis bombi*, *Nosema bombi* y *Locustacarus buchneri*) (Fig. 3). En las Islas Canarias también se ha observado un aumento en la prevalencia del microsporidio *Nosema ceranae* paralelo a la introducción de reinas de subespecies exóticas de *A. mellifera* (Muñoz et al. 2014a). En algunas especies de abejorros de Norte América, también se ha descrito un aumento de la prevalencia de *Nosema bombi*, que coincide con la introducción de colmenas comerciales de abejorros invasores provenientes de Europa a principios de los años 90 (Cameron et al. 2011). Sin embargo, en un estudio genético más reciente, no se han encontrado evidencias concluyentes acerca del origen exótico de las cepas de *N. bombi* encontradas (Cameron et al. 2016).

En la actualidad, existe cierta regulación sobre las condiciones sanitarias que han de cumplir las colmenas comercializadas; por ejemplo, en el caso de la Unión Europea, recogida en la Directiva 92/65/EEC (European Commission 1992). Pero la realidad es que esta regulación no abarca todas las especies de patógenos conocidas. Además, los métodos analíticos disponibles para algunos patógenos son destructivos, implicando la muerte de los individuos analizados, de modo que es muy difícil asegurar la ausencia de patógenos en las colmenas comerciales. De hecho, en el Reino Unido, el 77% de las colonias comerciales de abejorros, vendidas como "libres de patógenos", se encuentran infectadas con algunos de los principales patógenos de abejorros (Graystock et al. 2013).

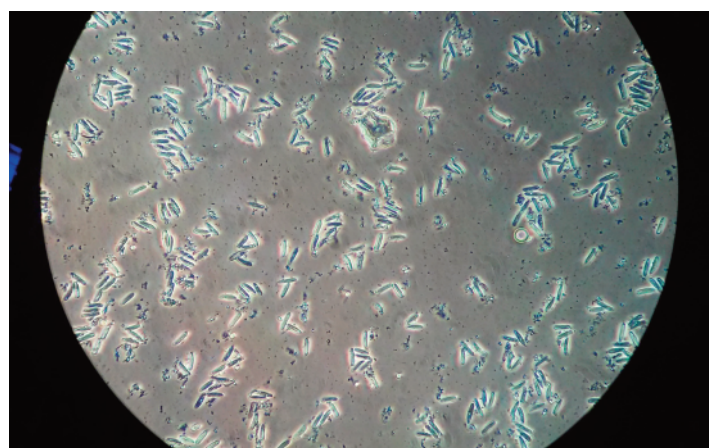


Figura 3. Esporas de *Apicystis bombi* en la grasa corporal de un *Bombus terrestris* proveniente de una colonia comercial vistas al microscopio (400x amplificación). Autor: Alejandro Trillo Iglesias

Figure 3. *Apicystis bombi* spores in the fat body of a commercially reared *Bombus terrestris* at 400x magnification. Author: Alejandro Trillo Iglesias.

Introgresión genética

La introgresión genética; es decir, el intercambio de genes entre especies o subespecies como resultado de cruzamientos interespecíficos, se da de forma natural en las zonas de contacto entre subespecies diferentes. Este fenómeno es muy relevante para *A. mellifera*, para la que se ha descrito un elevado número de subespecies, aproximadamente 31 (Rutner 1988; Sheppard y Meixner 2003; Meixner et al. 2011; Chen et al. 2016), cuya distribución tiene un marcado componente biogeográfico. Así, *A. m. iberiensis* se encuentra restringida a la península Ibérica, *A. m. siciliana* a la isla de Sicilia, etc. En las zonas de contacto se sabe que las subespecies hibridan y por ejemplo, se ha reportado introgresión genética en los Pirineos entre *A. m. mellifera* y *A. m. iberiensis* (Miguel et al. 2011), y en los Apeninos entre *A. m. mellifera*, *A. m. ligustica* y *A. m. carnica* (Franck et al. 2000). Los abejorros también hibridan de forma natural en las zonas donde coexisten, como ha sido observado con distintas subespecies de *B. terrestris* en la isla de Elba (Rasmont y Quaranta 1997) y en el sur de Francia (Ings et al. 2005).

Pero la distribución natural de algunas de estas especies y subespecies de polinizadores se ha modificado profundamente debido al manejo activo y dispersión asistida por parte de los apicultores y agricultores. Esto, sumado a su gran plasticidad fenotípica, ha posibilitado la introgresión genética más allá de las áreas de solapamiento de sus distribuciones naturales.

En el caso de *A. mellifera*, la principal causa de modificación de su área de distribución natural es la introducción por parte de los apicultores de abejas reinas de subespecies presumiblemente de mayor valor productivo. Las subespecies preferidas por los apicultores son *A. m. ligustica* (abeja italiana) y *A. m. carnica* (abeja carniola) (Fig. 4), cuyo cruce con subespecies locales se ha constatado. Por ejemplo, en Sicilia *A. m. ligustica* hibrida con la subespecie local *A. m. siciliana* (Muñoz et al. 2014b).

En el caso de los abejorros, la principal causa es el uso de colmenas comerciales. En el Reino Unido, se ha comprobado que las reinas de la subespecie *B. t. dalmatinus* (una de las más comercializadas en Europa y que invade áreas naturales) se pueden aparear con machos de la subespecie nativa *B. t. audax* (Ings et al. 2005). Algo similar puede estar sucediendo en el sur de la península Ibérica entre la subespecie endémica *B. t. lusitanicus* y la subespecie introducida *B. t. terrestris*, ya que individuos de esta última han colonizado el medio al escapar de los invernaderos en los que son introducidos para la polinización de cultivos de tomate y fresa, principalmente (Ortiz-Sánchez 1992).



Figura 4. Colmenas, presumiblemente de la abeja italiana, *Apis mellifera ligustica*, introducidas en el Parque Nacional del Teide en la isla de Tenerife. Autor: Alfredo Valido.

Figure 4. Hives presumably of the Italian honeybee, *Apis mellifera ligustica*, introduced in the Teide National Park in Tenerife Island. Author: Alfredo Valido.

La introgresión genética también puede afectar a los polinizadores nativos de forma indirecta. Es decir, aunque los polinizadores nativos no sufran hibridación, sí pueden verse afectados por organismos híbridos. Ese es el caso de uno de los ejemplos más estudiados, la africanización de la abeja de la miel en el continente americano. A partir de la hibridación de la subespecie *A. m. scutellata*, que se introdujo en Brasil desde Sudáfrica en 1956, con la subespecie local europea previamente introducida, *A. m. mellifera*, se ha generado una población híbrida cuya invasión se ha visto acelerada por una combinación de factores ecológicos y genéticos (revisado por [Schneider et al. 2004](#); [Pinto et al. 2014](#)). Entre otras características, estas abejas africanizadas tienen altas tasas de reproducción, períodos de desarrollo cortos, así como una actitud agresiva y defensiva, por lo que pueden afectar a los polinizadores nativos a través de distintos mecanismos; por ejemplo, compitiendo por los recursos florales ([Roubik 1978](#)).

¿Cuáles son los impactos en los polinizadores nativos?

Los efectos que los mecanismos anteriores tienen sobre los polinizadores nativos dependen de las especies nativas e invasoras implicadas (rasgos morfológicos, preferencias alimenticias, capacidad de aprendizaje, etc.) y del contexto; por tanto, son muy variables tanto en signo (positivo o negativo) como en magnitud ([Bartomeus et al. 2016](#)). Dichos efectos pueden manifestarse en cambios de comportamiento, demográficos o evolutivos, además de cambios a nivel de comunidad.

Cambios en el comportamiento

Como respuesta a las invasiones, cabría esperar cambios en distintos aspectos del comportamiento de los polinizadores nativos. Sin embargo, actualmente nuestro conocimiento se reduce a cambios en el comportamiento de forrajeo. Tras una invasión, los polinizadores adaptan su actividad de forrajeo a la nueva situación con el fin de optimizar su ingesta de alimento ([Armbruster y Herzig, 1984](#); [Mustajärvi et al. 2001](#)), lo que puede suponer cambios en la identidad de las plantas visitadas, en la frecuencia, duración, e incluso en el tipo de visitas.

Por ejemplo, en algunos estudios se ha observado que la identidad de alrededor del 30% de las interacciones que se establecen entre plantas y polinizadores nativos cambian entre parcelas invadidas y no invadidas, aún cuando las mismas especies están presentes en ambas parcelas ([Petanidou et al. 2008](#); [Montero-Castaño y Vilà 2016](#)). La frecuencia de las visitas de los polinizadores a las plantas nativas muestra una tendencia general a disminuir tras una invasión ([Montero-Castaño y Vilà 2012](#)). Por su parte, la duración de las visitas también puede verse alterada, aunque en este caso desconocemos la tendencia general dado el escaso número de estudios al respecto. Los pocos ejemplos disponibles muestran una disminución en la duración de las visitas de los polinizadores nativos tras la invasión por parte de otros insectos ([Hansen y Müller 2009](#); [Tan et al. 2013](#)). Finalmente, los polinizadores pueden modificar el tipo de visitas que realizan como respuesta a la invasión. Por ejemplo, en el bosque valdiviano del sur de Chile y Argentina el abejorro nativo *B. dahlbomii* es un polinizador legítimo de las flores de *Fuchsia magellanica*. Sin embargo, en áreas invadidas por *B. terrestris*, el cual realiza perforaciones en el cáliz de las flores de esta especie para acceder al néctar (comportamiento conocido como "robo de néctar"), *B. dahlbomii* se comporta como "robador secundario" de las flores previamente robadas por *B. terrestris* ([Valdivia et al. 2016](#)).

Por otra parte, la infección con patógenos co-introducidos con polinizadores invasores puede tener efectos subletales alterando el comportamiento de los polinizadores infectados. Por ejemplo, en el caso de abejorros infectados con *C. bombi*, se ha observado que alteran su comportamiento de forrajeo ya sea disminuyendo su tasa de visitas o cambiando su constancia (tendencia a visitar secuencialmente flores conespecíficas) ([Otterstatter y Thomson 2008](#)).

Cambios demográficos

Si los cambios de comportamiento que acabamos de ver tienen consecuencias en la supervivencia y/o éxito reproductivo de los individuos, también supondrán cambios en la demografía de las poblaciones de polinizadores nativos, siempre y cuando la duración y la magnitud de las invasiones sean lo suficientemente grandes. En cualquier caso, existen pocos trabajos que hayan podido demostrar efectos de las invasiones en la demografía de los polinizadores, dada la dificultad que conlleva trabajar con sus poblaciones silvestres, y en su mayoría muestran efectos negativos o neutros de las invasiones sobre parámetros demográficos de polinizadores nativos. Algunos de estos estudios son los realizados por Paini y colaboradores en Australia sobre el efecto de la invasión de *A. mellifera* en el éxito reproductivo de dos especies nativas de abejas: *Hylaeus alcyoneus* y *Megachile sp.* Mientras que la primera reduce un 23% el número de nidos en zonas invadidas ([Paini y Roberts 2005](#)), ni el peso ni la cantidad de progenie por nido de la segunda se ven afectados por la invasión ([Paini et al. 2005](#)). Por su parte, las colonias del abejorro nativo *B. occidentalis* en California producen menos larvas a medida que disminuye su distancia a colmenas de *A. mellifera* introducidas experimentalmente ([Thomson 2004](#)). Uno de los pocos estudios sobre el efecto de las plantas invasoras en la demografía de los polinizadores nativos es el realizado por [Palladini y Maron \(2014\)](#), en el que encontraron una relación negativa entre la riqueza de plantas exóticas y el número de nidos y el éxito reproductivo de *Osmia lignaria*.

La depredación de polinizadores por algunos animales invasores tiene un efecto negativo directo en la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos, lo que puede afectar a su demografía; sin embargo, estos descensos poblacionales han sido raramente cuantificados. Por ejemplo, el gran número de nidos de *V. velutina* en las zonas que invade y el gran tamaño de sus colonias (hasta 15 000 individuos, [Villemant et al. 2011](#)), hacen presumir que el número de insectos depredados sea muy elevado, con efectos importantes sobre sus poblaciones, pero faltan datos concretos.

Respecto a las consecuencias demográficas de los patógenos en poblaciones silvestres de polinizadores nativos, nuestro conocimiento se limita al género *Bombus* ([Singh et al. 2010](#)). En Estados Unidos, de ocho especies de abejorros nativos del género *Bombus* estudiadas, cuatro han reducido drásticamente su área de distribución (entre un 23 y un 87%) y sus abundancias relativas (hasta en un 96%). Precisamente, la prevalencia (hasta un 37%) del microsporidio *N. bombi* en las especies en retroceso es significativamente mayor que en las especies cuyas poblaciones se han mantenido estables (por debajo del 1%) ([Cameron et al. 2011](#)). En el sur de Chile y de Argentina el notable declive del abejorro nativo *B. dahlbomii* en paralelo con la invasión de *B. terrestris* también parece estar relacionado con la trasmisión de patógenos co-introducidos por este último, probablemente en combinación con otros mecanismos ([Morales et al. 2013](#); [Cisarovsky y Schmid-Hempel 2014](#); [Arismendi et al. 2016](#)). Sin embargo, en otro estudio realizado en Alaska con dos especies de *Bombus*, las altas prevalencias de *N. bombi* (44%) parecen no tener efectos poblacionales negativos, dada la gran abundancia en el área de las especies de estudio ([Koch y Strange 2012](#)).

Experimentalmente se ha visto que la infección del parásito intestinal *C. bombi* normalmente no tiene implicaciones en la supervivencia de los individuos de *B. terrestris*, pero cuando los individuos infectados sufren simultáneamente estrés por falta de alimento, la tasa de mortalidad puede ascender al 50% ([Brown et al. 2000](#)). De forma similar, la exposición experimental combinada a los patógenos *A. bombi* y al virus de alas deformadas (WDV) subió hasta el 86% la mortalidad de los individuos frente al 22% y 50% de mortalidad tras la exposición a uno solo de los patógenos, respectivamente ([Graystock et al. 2016](#)).

Finalmente, el cruce entre especies o subespecies distintas implica en algunos casos la pérdida de efectividad reproductora de las poblaciones originales por la disminución de cruces entre individuos de la misma especie o subespecie. En Japón, se ha obser-

vado que hasta un 30% de las reinas de los abejorros nativos *B. hypocrita sapporoensis* y *B. h. hypocrita* copula con los machos de la especie invasora *B. terrestris* (Kanbe et al. 2008). En México, estudios de laboratorio muestran que reinas de la especie nativa *B. ephippiatus* son capaces de aparearse con machos de la especie invasora introducida comercialmente *B. impatiens* (Cuadriello, comunicación personal).

Cambios evolutivos

Los cambios evolutivos normalmente se asocian con procesos de larga duración. Sin embargo, más recientemente se ha reconocido la existencia de procesos evolutivos "rápidos" como respuesta a cambios inducidos por el ser humano, lo que se conoce como evolución contemporánea (Stockwell et al. 2003). Las invasiones biológicas normalmente implican evolución contemporánea (Reznick y Ghalambor 2001). De hecho, son usadas como experimentos naturales para estudiar procesos de microevolución (Barrett et al. 2008), aunque a veces es difícil demostrar si se trata de respuestas genéticas o de plasticidad fenotípica (Agrawal 2001). Sin embargo, estos estudios se han enfocado principalmente en los cambios evolutivos observados en los organismos invasores y cómo éstos pueden explicar su éxito invasor (Lee 2002).

En el caso de los polinizadores nativos, también cabría esperar que sus respuestas a los mecanismos expuestos anteriormente derivaran en cambios evolutivos, sobre todo dados los cortos tiempos generacionales de la mayoría de las especies de polinizadores. Sin embargo, hasta donde sabemos, no hay ningún estudio al respecto. Lo poco que sabemos acerca de cambios evolutivos en polinizadores como respuesta a invasiones se refiere a procesos de introgresión genética e hibridación.

En Europa occidental, el análisis combinado de la variación del ADN mitocondrial y los SNPs (polimorfismos de un único nucleótido) muestra niveles variables de introgresión en la subespecie nativa *A. m. mellifera*, que van desde prácticamente cero en Noruega a aproximadamente un 14% en Dinamarca. La introgresión global es mayor en las poblaciones de abejas sin ningún programa de protección (30%) que en las protegidas (8%) (Pinto et al. 2014). En Sicilia, la subespecie local *A. m. siciliana* presenta diferentes niveles de introgresión por parte de *A. m. ligustica* debido en parte a la implementación de un programa de conservación que incluye el uso de islas más pequeñas como centros de conservación de la subespecie endémica. Los análisis moleculares señalan que existe un mayor nivel de hibridación en las zonas central y oriental de la isla principal de Sicilia que en estas islas más pequeñas (Muñoz et al. 2014b).

En México, el cruce anteriormente descrito entre el abejorro nativo *B. ephippiatus* y el invasor introducido comercialmente *B. impatiens*, produce descendencia híbrida fértil (Cuadriello, comunicación personal). Por su parte, la potencial introgresión genética de *B. t. terrestris* y *B. t. lusitanicus* en el sur de la península Ibérica no puede ser cuantificada ya que la secuenciación de genes nucleares y mitocondriales, así como los análisis discriminantes basados en microsatélites, no han permitido discriminar las subespecies morfológicas *B. t. lusitanicus* y *B. t. terrestris* (Cejas, comunicación personal).

¿Cómo se traducen estos cambios en las comunidades de plantas y polinizadores invadidas?

Las interacciones planta-polinizador no ocurren de forma aislada, sino inmersas en redes complejas de interacción. Por lo tanto, la llegada de una especie invasora puede afectar a toda la red de interacción (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007; Aizen et al. 2008; Bartomeus et al. 2008; Padrón et al. 2009; Ferrero et al. 2013; Montero-Castaño y Vilà 2016).

Como todos los sistemas complejos de interacción, las redes de polinización no son sólo la suma de sus componentes, sino que poseen una serie de propiedades emergentes resultado de las interacciones entre éstos (Barabási y Oltvai 2004). Algunas de estas

propiedades están muy conservadas en las redes planta-polinizador y en otras redes ecológicas, por lo que deben de tener un papel importante en el funcionamiento y evolución de los ecosistemas (Tylianakis et al. 2010), aunque todavía existe controversia acerca de cuál es ese papel (James et al. 2012) y mucho desconocimiento acerca de los mecanismos subyacentes (Vázquez et al. 2009).

Algunas de las propiedades más conservadas y estudiadas en las redes planta-polinizador son su heterogeneidad (pocas especies generalistas interactúan con muchas especialistas), asimetría (cuando una planta depende mucho de un polinizador, éste no depende mucho de la planta y viceversa), anidamiento (los especialistas interactúan con subgrupos de las especies con las que interactúan los generalistas) y modularidad (existen grupos de especies altamente conectadas entre ellas y menos con las pertenecientes a otros módulos) (Vázquez y Aizen 2004; Jordano et al. 2006; Olesen et al. 2007; Bascompte 2009).

Dado el esfuerzo de muestreo que implican, los trabajos empíricos sobre los efectos de las invasiones en toda la red planta-polinizador son escasos, mientras que sí hay un número considerable de trabajos basados en modelización matemática. Aunque esta escasez de trabajos impide generalizar resultados, parece que algunas de estas propiedades estructurales de las redes se conservan tras la invasión (Aizen et al. 2008; Padrón et al. 2009; Vilà et al. 2009; Montero-Castaño y Vilà 2016). Sin embargo, el papel funcional y la identidad de los participantes en las interacciones varían con el grado de invasión (Aizen et al. 2008; Campos-Navarrete et al. 2013; Montero-Castaño y Vilà 2016) y no lo hacen de forma azarosa, sino que, al menos en el caso de las invasiones de plantas, algunos polinizadores tienen más probabilidad que otros de modificar su comportamiento e integrar en su dieta a plantas invasoras (Stouffer et al. 2014).

Interacción entre las invasiones y otros factores de cambio global

Las invasiones biológicas no son el único componente del cambio global que afecta a los polinizadores. El cambio climático, la alteración y pérdida de hábitat, y la intensificación agrícola, también suponen una amenaza para los polinizadores (González-Varo et al. 2013). Frecuentemente, los polinizadores están sometidos a varias de estas amenazas simultáneamente. De hecho, las invasiones casi siempre van asociadas a procesos de alteración y perturbación del hábitat (Aizen y Feinsinger 1994). El efecto combinado de varios factores puede ser aditivo, sinérgico o anularse mutuamente (Didham et al. 2007; González-Varo et al. 2013), aunque empíricamente es un campo poco explorado (pero ver Grass et al. 2013).

Schweiger y colaboradores (2010) revisaron algunas de las posibles implicaciones del efecto combinado de las invasiones y el cambio climático (ver también, Obeso y Herrera 2018). Por ejemplo, sugieren que un aumento de las temperaturas podría extender el área de invasión de la abeja de la miel africanizada y con ello sus efectos deletéreos sobre otras abejas. También sugieren que la virulencia de los patógenos como *N. apis* y *N. ceranae* podría verse alterada ya que estos microesporidios tienen su óptimo a 33 °C, mientras que su virulencia se reduce drásticamente por debajo de los 25 °C y por encima de los 37 °C (Martín-Hernández et al. 2009). Por su parte, en un escenario de cambio climático, un aumento gradual en las temperaturas incrementaría la extensión de las áreas apropiadas para la expansión de *V. velutina* en Europa (Barbet-Massin et al. 2013).

Además, distintos procesos de invasión pueden influirse mutuamente, normalmente favoreciéndose, lo que es conocido como complejos de invasión (Morales y Aizen 2002; Olesen et al. 2002). En algunos sistemas los polinizadores exóticos muestran preferencia por plantas también exóticas, de modo que la invasión por parte de plantas exóticas puede favorecer la invasión de polinizadores exóticos y viceversa. La expansión experimentada en las últimas décadas por la leguminosa invasora *C. scoparius* en la Patagonia Argentina podría haber sido favorecida por la invasión

del abejorro *B. terrestris* (Morales et al. 2014). En esta región este abejorro se ha convertido en el principal polinizador de *C. scoparius* (Montero-Castaño, observación personal), cuyo crecimiento poblacional está modulado por la producción de semillas (Parker 1997), que a su vez depende de la visita de polinizadores a sus flores (Paynter et al. 2010).

¿Qué podemos hacer?

Como hemos visto a lo largo de esta revisión, existen todavía numerosos aspectos poco o nada explorados acerca del impacto de las invasiones biológicas sobre los polinizadores (Cuadro 1). Su estudio no sólo supone un reto intelectual, sino que ayudará a la toma de decisiones encaminadas a la conservación de los polinizadores.

Por otra parte, es importante el desarrollo de marcos legales para la protección de la biodiversidad autóctona frente a la amenaza de las invasiones biológicas, así como dotarlos de medios económicos para su efectivo cumplimiento. En el caso que nos atañe, es urgente regular la comercialización de polinizadores. A la

espera de mejorar nuestro conocimiento sobre sus impactos y del desarrollo de la legislación pertinente, en el Cuadro 2 recomendamos una serie de criterios a tener en cuenta antes de introducir colonias de especies foráneas.

Agradecimientos

Agradecemos al grupo de trabajo Ecoflor su invitación a participar en este Monográfico. CLM y MPA agradecen la financiación recibida de la Agencia de Ciencia y Técnica de Argentina a través del proyecto PICT 2012-3015. PdIR es miembro de la Acción COST FA1307 (Sustainable pollination in Europe: joint research on bees and other pollinators (SUPER-B; http://www.workerscost.eu/COST_Actions/fa/Actions/FA1307) y agradece la financiación recibida por la Fundación Séneca (Gobierno Regional de Murcia) a través del proyecto de excelencia 19908/GERM/2015. El trabajo de SRN es apoyado por el Fondo Europeo Agrícola de Desarrollo Rural de la Unión Europea, la Xunta de Galicia y la Asociación Gallega de Apicultura, a través de la conformación del Grupo Operativo para el control de la especie invasora *Vespa velutina*.

- Impacto de la introducción de microorganismos exóticos.
- Causalidad entre cambios observados en las especies nativas de polinizadores y la presencia o abundancia de especies invasoras, así como elucidar los mecanismos subyacentes (estudios experimentales).
- Conocimiento taxonómico y de ecología básica e historia natural de los polinizadores silvestres.
- Efectos de las invasiones mediados por los cambios en la cantidad y calidad de otros recursos distintos a los de forrajeo (p. ej. nidificación, plantas hospedadoras).
- Impactos (indirectos) de animales invasores no polinizadores.
- Transmisión interespecífica de patógenos y su virulencia tanto en los polinizadores silvestres como en los comerciales. Efectos letales y subletales y efectos de infecciones múltiples.
- Efectos demográficos de las invasiones. Aumentar la escala espacial y temporal de los trabajos.
- Evolución contemporánea en polinizadores como respuesta a las invasiones.
- Impactos a nivel de comunidad para comprobar si existen patrones en sus propiedades emergentes como respuesta a las invasiones, así como mejorar nuestro entendimiento acerca del significado ecológico y evolutivo de esas propiedades.
- Efecto combinado de distintos factores de cambio global.

Cuadro 1. Lagunas en el conocimiento del efecto de las invasiones biológicas en los polinizadores que se han ido detectando a lo largo de la revisión.

Box 1. Knowledge gaps about the effect of biological invasions on pollinators that have been detected along this review.

1. Valorar caso por caso la necesidad y los beneficios productivos de incrementar las visitas de polinizadores en los cultivos.

➤ El incremento de las visitas de polinizadores **NO** aumenta la productividad del cultivo. Muchos cultivos se han ido seleccionando para conseguir variedades cada vez más autocompatibles, como el caso de la fresa. Incluso en algunos casos se ha observado que una sobreabundancia de polinizadores puede ser contraproducente (Aizen et al. 2014). Por ejemplo, en la frambuesa, un exceso de visitas de *Bombus terrestris* produce daños en los pistilos y disminuye el número de drupas (Sáez et al. 2014).

➤ El incremento de las visitas de polinizadores **SÍ** aumenta la productividad del cultivo.

2. Valorar la introducción de polinizadores comerciales frente a otras alternativas tendentes a incrementar la oferta y diversidad de polinizadores silvestres como las propuestas por Garibaldi y colaboradores (2014).

➤ Los polinizadores silvestres **SÍ** ofrecen un buen servicio de polinización. Para algunos cultivos, su polinización no solo está asegurada, sino que es más eficiente con polinizadores silvestres (Winfree et al. 2008; Garibaldi et al. 2013).

➤ Los polinizadores silvestres **NO** ofrecen un buen servicio de polinización.

3. Para aquellos casos en los que la introducción de polinizadores comerciales fuera necesaria, sería interesante fomentar la cría y comercialización de especies nativas, así como invertir esfuerzos en desarrollar métodos no invasivos de detección de patógenos y así poder asegurar que las colmenas se comercialicen libres de infecciones.

Cuadro 2. Criterios que recomendamos tener en cuenta antes de introducir colonias de especies foráneas para la polinización de cultivos.

Box 2. Criteria that we recommend to take into account before introducing exotic pollinators for crop pollination.

Referencias

- Abrol, D.P. 2006. Defensive behaviour of *Apis cerana* F. against predatory wasps *Vespa velutina* and *Vespa magnifica*. *Journal of Apicultural Science* 50: 39–46.
- Agüero, J.I., Rollin, O., Torretta, J.P., Aizen, M.A., Requier, F., Garibaldi, L.A. 2018. Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. *Ecosistemas* 27(2): 60–69. Doi.: 10.7818/ECOS.1365.
- Agrawal, A.A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294: 321–326.
- Aizen, M.A., Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine Chaco Serrano. *Ecological Applications* 4: 378–392.
- Aizen, M.A., Morales, C.L., Morales, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology* 6: 0396–0403.
- Aizen, M.A., Morales, C.L., Vázquez, D.P., Garibaldi, L.A., Sáez, A., Harder, L.D. 2014. When mutualism goes bad: Density-dependent impacts of introduced bees on plant reproduction. *New Phytologist* 204: 322–328.
- Arbetman, M.P., Meeus, I., Morales, C.L., Aizen, M.A., Smagghe, G. 2013. Alien parasite hitchhikes to Patagonia on invasive bumblebee. *Biological Invasions* 15: 489–494.
- Arca, M., Mougél, F., Guillemaud, T., Dupas, S., Rome, Q., Perrard, A., Müller, F. et al. 2015. Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina*, in Europe. *Biological Invasions* 17: 2357–2371.
- Arismendi, N., Bruna, A., Zapata, N., Vargas, M. 2016. Molecular detection of the tracheal mite *Locustacarus buchneri* in native and non-native bumble bees in Chile. *Insectes Sociaux*. <https://doi.org/10.1007/s00040-016-0502-2>
- Armbruster, W.S., Herzig, A.L. 1984. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 1–16.
- Barabási, A., Oltvai, Z.N. 2004. Network biology: understanding the cell's functional organization. *Nature Reviews Genetics* 5: 101–113.
- Barbet-Massin, M., Rome, Q., Müller, F., Perrard, A., Villemant, C., Jiguet, F. 2013. Climate change increases the risk of invasion by the yellow-legged hornet. *Biological Conservation* 157: 4–10.
- Barrett, S.C.H., Colautti, R.I., Eckert, C.G. 2008. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology* 17: 373–383.
- Barthell, J.F., Frankie, G.W., Thorp, R.W. 1998. Invader effects in a community of cavity nesting megachilid bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Environmental Entomology* 27: 240–247.
- Bartomeus, I., Fründ, J., Williams, N.M. 2016. Invasive plants as novel food resources, the pollinators' perspective. En: Sol, D., Weis, J. (eds.) *Biological Invasions and Behavior*, pp. 1–21. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Bartomeus, I., Vilà, M., Santamaría, L. 2008. Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia* 155: 761–770.
- Bascompte, J. 2009. Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 429–436.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U., Richardson, D.M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 333–339.
- Brown, M.J.F., Loosli, R., Schmid-Hempel, P. 2000. Condition-dependent expression of virulence in a trypanosome infecting bumblebees. *Oikos* 91: 421–427.
- Buttermore, R.E., Pomeroy, N., Hobson, W., Semmens, T., Hart, R. 1998. Assessment of the genetic base of Tasmanian bumble bees (*Bombus terrestris*) for development as pollination agents. *Journal of Apicultural Research* 37: 23–25.
- Cameron, S.A., Lim, H.C., Lozier, J.D., Duennes, M.A., Thorp, R., Robinson, G.E. 2016. Test of the invasive pathogen hypothesis of bumble bee decline in North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113: 4386–4391.
- Cameron, S.A., Lozier, J.D., Strange, J.P., Koch, J.B., Cordes, N., Solter, L.F., Griswold, T.L. 2011. Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 662–667.
- Campos-Navarrete, M.J., Parra-Tabla, V., Ramos-Zapata, J., Díaz-Castellazo, C., Reyes-Novelo, E. 2013. Structure of plant-Hymenoptera networks in two coastal shrub sites in Mexico. *Arthropod-Plant Interactions* 7: 607–617.
- Cane, H.J. 2001. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conservation Ecology* 5: 3.
- Chen, C., Liu, Z., Pan, Q., Chen, X., Wang, H., Guo, H., Liu, S. et al. 2016. Genomic analyses reveal demographic history and temperate adaptation of the newly discovered honey bee subspecies *Apis mellifera sinixinyuan* n. ssp. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1337–1348.
- Chittka, L., Schürkens, S. 2001. Successful invasion of a floral market. *Nature* 411: 653.
- Cisarovsky, G., Schmid-Hempel, P. 2014. Combining laboratory and field approaches to investigate the importance of flower nectar in the horizontal transmission of a bumblebee parasite. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 152(3), 209–215.
- Colla, S.R., Otterstatter, M.C., Gegear, R.J., Thomson, J.D. 2006. Plight of the bumble bee: Pathogen spillover from commercial to wild populations. *Biological Conservation* 129: 461–467.
- Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Gemmill, N.J., Rand, T.A., Ewers, R.M. 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 489–496.
- Di Tommaso, A., Losey, J.E. 2003. Oviposition preference and larval performance of monarch butterflies (*Danaus plexippus*) on two invasive swallow-wort species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 108: 205–209.
- European Commission 1992. *Council Directive 92/65/EEC. No. L 268/54.*
- Ferrero, V., Castro, S., Costa, J., Acuña, P., Navarro, L., Loureiro, J. 2013. Effect of invader removal: Pollinators stay but some native plants miss their new friend. *Biological Invasions* 15: 2347–2358.
- Franck, P., Garnery, L., Celebrano, G., Solignac, M., Cornuet, J.M. 2000. Hybrid origins of honeybees from Italy (*Apis mellifera ligustica*) and Sicily (*A. m. sicula*). *Molecular Ecology* 9: 907–921.
- Fürst, M.A., McMahon, D.P., Osborne, J.L., Paxton, R.J., Brown, M.J.F. 2014. Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature* 506: 364–366.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C. et al. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 339: 1608–1611.
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Leonhardt, S.D., Aizen, M.A., Blaauw, B.R., Isaacs, R., Kuhlmann, M. et al. 2014. From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and Environment* 12: 439–447.
- Genersch, E. 2010. Honey bee pathology: Current threats to honey bees and beekeeping. *Applied Microbiology and Biotechnology* 87: 87–97.
- Gilliam, M., Lorenz, B.J., Buchmann, S.L. 1994. *Ascosphaera apis*, the chalkbrood pathogen of the honey bee, *Apis mellifera*, from larvae of a carpenter bee, *Xylocopa californica arizonensis*. *Journal of Invertebrate Pathology* 63: 307–309.
- Goka, K., Okabe, K., Yoneda, M., Niwa, S. 2001. Bumblebee commercialization will cause worldwide migration of parasitic mites. *Molecular Ecology* 10: 2095–2099.
- Gómez-Aparicio, L., Canham, C.D. 2008. Neighbourhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree *Ailanthus altissima* in temperate forests. *Journal of Ecology* 96: 447–458.
- González-Varo, J.P., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Potts, S.G., Schweiger, O., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I. et al. 2013. Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 524–530.
- Goulson, D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 1–26.
- Grass, I., Gertrud, D., Franziska, B., Farwig, N. 2013. Additive effects of exotic plant abundance and land - use intensity on plant - pollinator interactions. *Oecologia* 173: 913–923.
- Graystock, P., Yates, K., Evison, S.E.F., Darvill, B., Goulson, D., Hughes, W.O.H. 2013. The Trojan hives: Pollinator pathogens, imported and distributed in bumblebee colonies. *Journal of Applied Ecology* 50: 1207–1215.
- Graystock, P., Meeus, I., Smagghe, G., Goulson, D., Hughes, W.O.H. 2016. The effects of single and mixed infections of *Apicystis bombi* and deformed wing virus in *Bombus terrestris*. *Parasitology* 143: 358–365.

- Hansen, D.M., Olesen, J.M., Jones, C.G. 2002. Trees, birds and bees in Mauritius: exploitative competition between introduced honey bees and endemic nectarivorous birds? *Journal of Biogeography* 29(5-6):721–734
- Hansen, D.M., Müller, C. 2009. Invasive ants disrupt gecko pollination and seed dispersal of the endangered plant *Roussea simplex* in Mauritius. *Biotropica* 41: 202–208.
- Holway, D.A., Lach, L., Suarez, A.V., Tsutsui, N.D., Case, T.J. 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 181–233.
- Ings, T.C., Raine, N.E., Chittka, L. 2005. Mating preference in the commercially imported bumblebee species *Bombus terrestris* in Britain (Hymenoptera: Apidae). *Entomology Generalis* 28: 233–238.
- James, A., Pitchford, J.W., Plank, M.J. 2012. Disentangling nestedness from models of ecological complexity. *Nature* 487: 227–230.
- Jordano, P., Bascompte, J., Olesen, J.M. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. En: Waser, N. M., Ollerton, J. (eds.), *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions*, pp. 173–199. University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos.
- Kanbe, Y., Okada, I., Yoneda, M., Goka, K., Tsuchida, K. 2008. Interspecific mating of the introduced bumblebee *Bombus terrestris* and the native Japanese bumblebee *Bombus hypocrita sapporoensis* results in inviable hybrids. *Naturwissenschaften* 95: 1003–1008.
- Koch, J.B., Strange, J.P. 2012. The status of *Bombus occidentalis* and *B. moderatus* in Alaska with special focus on *Nosema bombi* incidence. *Northwest Science* 86: 212–220.
- Lach, L. 2007. A mutualism with a native membracid facilitates pollinator displacement by Argentine ants. *Ecology* 88: 1994–2004.
- Lambdon, P.W., Pyšek, P., Basnou, C., Hejda, M., Arianoutsou, M., Essl, F., Jarošík, V. et al. 2008. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. *Preslia* 80: 101–149.
- Lee, C.E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 386–391.
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., Camarda, I., Moragues, E., Rita, J., Lambdon, P., Hulme, P.E. 2005. Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology* 93: 512–520.
- Lopezaraiza-Mikel, M.E., Hayes, R.B., Martin, R. 2007. The impact of an alien plant on a native plant – pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters* 10: 539–550.
- Macfarlane, R.P., Lipa, J.J., Liu, H.J. 1995. Bumble bee pathogens and internal enemies. *Bee World* 76: 130–148.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Bazzaz, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689–710.
- Martín-Hernández, R., Meana, A., García-Palencia, P., Marín, P., Botías, C., Garrido-Bailón, E., Barrios, L., Higes, M. 2009. Effect of temperature on the biotic potential of honeybee microsporidia. *Applied and Environmental Microbiology* 75: 2554–2557.
- Matsumura, C., Yokoyama, J., Washitani, I. 2004. Invasion status and potential ecological impacts of an invasive alien bumblebee, *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) naturalized in Southern Hokkaido, Japan. *Global Environment Research* 8: 51–66.
- Meixner, M.D., Leta, M.A., Koeniger, N., Fuchs, S. 2011. The honey bees of Ethiopia represent a new subspecies of *Apis mellifera*-*Apis mellifera simensis* n. ssp. *Apidologie* 42: 425–437.
- Memmott, J., Waser, N.M. 2002. Integration of alien plants into a native flower–pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London B*: 269: 2395–2399.
- Miguel, I., Baylac, M., Iriondo, M., Manzano, C., Garnery, L., Estonba, A. 2011. Both geometric morphometric and microsatellite data consistently support the differentiation of the *Apis mellifera* M evolutionary branch. *Apidologie* 42: 150–161.
- Montero-Castaño, A., Vilà, M. 2012. Impact of landscape alteration and invasions on pollinators: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 100: 1–10.
- Montero-Castaño, A., Vilà, M. 2016. Influence of the honeybee and trait similarity on the effect of a non-native plant on pollination and network rewiring. *Functional Ecology* 31: 142–152.
- Mooney, H.A., Cleland, E.E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 5446–5451.
- Morales, C.L. 2007. Introducción de abejorros (*Bombus*) no nativos: Causas, consecuencias ecológicas y perspectivas. *Ecología Austral* 17: 51–65.
- Morales, C.L., Aizen, M.A. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions* 4: 87–100.
- Morales, C.L., Arbetman, M.P., Cameron, S.A., Aizen, M.A. 2013. Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11: 529–534.
- Morales, C.L., Sáez, A., Arbetman, M.P., Cavallero, L., Aizen, M.A. 2014. Detrimental effects of volcanic ash deposition on bee fauna and plant-pollinator interactions. *Ecología Austral* 24: 42–50.
- Muñoz, I., Cepero, A., Pinto, M.A., Martín-Hernández, R., Higes, M., De la Rúa, P. 2014a. Presence of *Nosema ceranae* associated with honeybee queen introductions. *Infection, Genetics and Evolution* 23: 161–168.
- Muñoz, I., Dall’Olio, R., Lodesani, M., De la Rúa, P. 2014b. Estimating introgression in *Apis mellifera siciliana* populations: are the conservation islands really effective? *Insect Conservation and Diversity* 7: 563–571.
- Mustajärvi, K., Siikämäki, P., Rytönen, S. 2001. Consequences of plant population size and density for interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89: 80–87.
- Obeso J.R., Herrera J.M. 2018. Polinizadores y cambio climático. *Ecosistemas* 27(2): 52-59. Doi.: 10.7818/ECOS.1371
- Olesen, J.M., Eskildsen, L.I., Venkatasamy, S. 2002. Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions* 8: 181–192.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L., Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Science* 104: 19891–19896.
- Ortiz-Sánchez, F.J. 1992. Introducción de *Bombus terrestris terrestris* (Linnaeus, 1758) en el sur de España para la polinización de cultivos en invernadero (Hymenoptera, Apidae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 16: 247–248.
- Otterstatter, M.C., Thomson, J.D. 2008. Does pathogen spillover from commercially reared bumble bees threaten wild pollinators? *PLoS ONE* 3: e2771.
- Padrón, B., Traveset, A., Biedeweg, T., Díaz, D., Nogales, M., Olesen, J.M. 2009. Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PLoS ONE* 4: e6275.
- Paini, D.R., Roberts, J.D. 2005. Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biological Conservation* 123: 103–112.
- Paini, D.R., Williams, M.R., Roberts, J.D. 2005. No short-term impact of honey bees on the reproductive success of an Australian native bee. *Apidologie* 36: 613–621.
- Palladini, D.J., Maron, J.L. 2014. Reproduction and survival of a solitary bee along native and exotic floral resource gradients. *Oecologia* 176: 789–798.
- Parker, I.M. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* 78: 1457–1470.
- Paynter, Q., Main, A., Gourlay, A.H., Peterson, P.G., Fowler, S. V, Buckley, Y.M. 2010. Disruption of an exotic mutualism can improve management of an invasive plant: *Varroa* mite, honeybees and biological control of Scotch broom *Cytisus scoparius* in New Zealand. *Journal of Applied Ecology* 47: 309–317.
- Perlman, S.J., Jaenike, J. 2003. Infection success in novel hosts: an experimental and phylogenetic study of *Drosophila*-parasitic nematodes. *Evolution* 57: 544–557.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P., Pantis, J.D. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters* 11: 564–575.
- Pinto, M.A., Rubink, W.L., Coulson, R.N., Patton, J.C., Johnston, A.J.S. 2004. Temporal pattern of africanization in a feral honeybee population from Texas inferred from mitochondrial DNA. *Evolution* 58: 1047–1055.
- Pinto, M.A., Henriques, D., Chávez-Galarza, J., Kryger, P., Garnery, L., Van Der Zee, R., Dahle, B. et al. 2014. Genetic integrity of the Dark European honey bee (*Apis mellifera mellifera*) from protected populations: a genome-wide assessment using SNPs and mtDNA sequence data. *Journal of Apicultural Research* 53: 269–278.
- Rasmont, P., Quaranta, M. 1997. I Bombi dell’Arcipelago Toscano (Hymenoptera Apidae). *Bollettino della Società Entomologica Italiana* 129: 31–38.

- Ravoet, J., De Smet, L., Meeus, I., Smagghe, G., Wenseleers, T., de Graaf, D.C. 2014. Widespread occurrence of honey bee pathogens in solitary bees. *Journal of Invertebrate Pathology* 122: 55–58.
- Reznick, D.N., Ghalambor, C.K. 2001. The population ecology of contemporary adaptations: What empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica* 112-113: 183–198.
- Rodríguez-Echeverría, S., Traveset, A. 2015. Putative linkages between below- and aboveground mutualisms during alien plant invasions. *AOB PLANTS* 7: plv062.
- Roubik, D.W. 1978. Competitive interactions between neotropical pollinators and Africanized honey bees. *Science* 201: 1030–1032.
- Ruttner, F. 1988. *Biogeography and taxonomy of honeybees*. Springer, Berlin, Alemania.
- Sáez, A., Morales, C.L., Ramos, L., Aizen, M.A. 2014. Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *Journal of Applied Ecology* 51: 1603–1612.
- Schneider, S.S., Degrandi-Hoffman, G., Smith, D.R. 2004. The African honey bee: Factors contributing to a successful biological invasion. *Annual Review Entomology* 49: 351–76.
- Schweiger, O., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P.E., Klotz, S., Ingolf, K. et al. 2010. Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews* 85: 777–795.
- Sheppard, W., Meixner, M. 2003. *Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia. *Apidologie* 34: 367–375.
- Simpson, S.R., Gross, C.L., Silberbauer, L.X. 2005. Broom and honeybees in Australia: An alien liaison. *Plant Biology* 7: 541–548.
- Singh, R., Levitt, A.L., Rajotte, E.G., Holmes, E.C., Ostiguy, N., Vanengelsdorp, D., Lipkin, W.I. et al. 2010. RNA viruses in hymenopteran pollinators: Evidence of inter-taxa virus transmission via pollen and potential impact on non-*Apis* hymenopteran species. *PLoS ONE* 5: e14357.
- Stockwell, C.A., Hendry, A.P., Kinnison, M.T. 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 94–101.
- Stouffer, D.B., Cirtwill, A.R., Bascompte, J. 2014. How exotic plants integrate into pollination networks. *Journal of Ecology*, 102: 1442–1450.
- Stout, J.C., Tiedeken, E.J. 2016. Direct interactions between invasive plants and native pollinators: evidence, impacts and approaches. *Functional Ecology* 31: 38–46.
- Tan, K., Radloff, S.E., Li, J.J., Hepburn, H.R., Yang, M.X., Zhang, L.J., Neumann, P. 2007. Bee-hawking by the wasp, *Vespa velutina*, on the honeybees *Apis cerana* and *A. mellifera*. *Naturwissenschaften* 94: 469–472.
- Tan, K., Hu, Z., Chen, W., Wang, Z., Wang, Y., Nieh, J.C. 2013. Fearful foragers: Honey bees tune colony and individual foraging to multi-predator presence and food quality. *PLoS ONE* 8: e75841.
- Thomson, D.M. 2004. Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology* 85: 458–470.
- Thomson, D.M. 2006. Detecting the effects of introduced species: a case study of competition between *Apis* and *Bombus*. *Oikos* 114: 407–418.
- Tiedeken, E.J., Egan, P.A., Stevenson, P.C., Wright, G.A., Brown, M.J.F., Power, E.F., Farrell, I. et al. 2016. Nectar chemistry modulates the impact of an invasive plant on native pollinators. *Functional Ecology* 30: 885–893.
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 208–216.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143: 2270–2279.
- Valdivia, C.E., Carroza, J.P., Orellana, J.I. 2016. Geographic distribution and trait-mediated causes of nectar robbing by the European bumblebee *Bombus terrestris* on the Patagonian shrub *Fuchsia magellanica*. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 225, 30–36.
- Valido, A., Dupont, Y.L., Olesen, J.M. 2004. Bird – flower interactions in the Macaronesian islands. *Journal of Biogeography* 31: 1945–1953.
- Vázquez, D.P., Aizen, M.A. 2004. Asymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85: 1251–1257.
- Vázquez, D.P., Bluthgen, N., Cagnolo, L., Chacoff, N.P. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany* 103: 1445–1457.
- Vázquez, D.P., Simberloff, D., 2009. Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecological Monographs* 74: 281–308.
- Vilà, M., Weiner, J. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105: 229–238.
- Vilà, M., Bartomeus, I., Dietzsch, A.C., Petanidou, T., Steffan-Dewenter, I., Stout, J.C., Tscheulin, T. 2009. Invasive plant integration into native plant – pollinator networks across Europe. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276: 3887–3893.
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J. et al. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702–708.
- Villemant, C., Haxaire, J., Streito, J.C. 2006. Premier bilan de l'invasion de *Vespa velutina* Lepelletier en France (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 111: 535–538.
- Villemant, C., Muller, F., Haubois, S., Perrard, A., Darrouzet, E., Rome, Q. 2011. Bilan des travaux (MNHN ET IRBI) sur l'invasion en France de *Vespa velutina*, le frelon asiatique prédateur d'abeilles. En: Barbançon, J.-M., L'Hostis, M. (eds.), *Proceedings of Journée Scientifique Apicole*, pp. 3–12. ONIRIS-FNOSAD, Nantes, Francia.
- Wilson, E.E., Holway, D.A. 2010. Multiple mechanisms underlie displacement of solitary Hawaiian Hymenoptera by an invasive social wasp. *Ecology* 91: 3294–3302.
- Winfree, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J.S., Kremen, C. 2008. Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *Journal of Applied Ecology* 45: 793–802.
- Winfree, R., Bartomeus, I., Cariveau, D.P. 2011. Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 1–22.