Ecología Austral 17:51-65. Junio 2007
Asociación Argentina de Ecología

Sección especial

Introducción de abejorros (*Bombus*) no nativos: causas, consecuencias ecológicas y perspectivas

CAROLINA L MORALES ✉

Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro, Argentina.

RESUMEN. La invasión de polinizadores no nativos puede afectar considerablemente a los polinizadores nativos y a las plantas, nativas e introducidas. En este trabajo analizo las causas de la introducción de abejorros (*Bombus*) polinizadores, los factores que favorecen su invasión y la distribución de las especies introducidas; reviso los estudios sobre sus impactos ecológicos; las limitaciones y de los principales vacíos de conocimiento. Existen cinco especies de abejorros establecidas fuera de sus áreas de distribución natural, producto de la liberación intencional y del comercio de colonias. Los abejorros introducidos son altamente polilécticos, pueden alcanzar altas abundancias en las áreas invadidas y, en algunos casos, dominar las comunidades antófilas. En general, adquieren recursos de manera más eficiente que las especies nativas y, a pesar de un sustancial solapamiento en el uso de flores, se excluyen mutuamente tanto espacial como temporalmente, lo que sugiere una potencial competencia con especies nativas, aún no documentada experimentalmente. La introducción de abejorros podría favorecer la introducción y transmisión de patógenos. Son polinizadores menos eficientes de algunas plantas nativas que sus congéneres nativos. En general, prefieren especies de plantas no nativas lo que contribuye sustancialmente a la polinización de importantes malezas, si bien su efecto sobre la capacidad de invasión de las mismas no ha sido evaluado. Algunas especies de abejorros no nativos pueden cruzarse con congéneres nativos en condiciones experimentales, si bien no se han documentado hibridaciones en la naturaleza. La evidencia del impacto de abejorros introducidos sobre ecosistemas nativos es escasa, fragmentada y preliminar. No obstante, sugiere que la aplicación del principio precautorio al momento de analizar la viabilidad de futuras introducciones sería altamente recomendable.

[Palabras clave: cría comercial de abejorros, hibridación, desplazamiento competitivo, especies exóticas, invasiones biológicas, patógenos, polinización de cultivos]

ABSTRACT. **Introduction of no native bumblebees (*Bombus*): causes, ecological consequences and perspectives**: The invasion of non native pollinators might have considerable impacts on native pollinators, native and introduced plants. In this article I analyze the causes of introduction of bumblebees (*Bombus*), the factors favoring the invasion and the distribution of introduced species. I also review the studies about their ecological impact, discussing the limitations of those studies, and the main gaps in knowledge. Five bumblebee species are established outside their native ranges, as a consequence of intentional releases and the trade of colonies. Introduced bumblebees are highly polylecthic and could acquire high abundances in invaded areas, dominating in some cases the anthophyllous communities. In general, they gather resources more efficiently than natives, and despite a substantial overlap in the use of floral resources, in general both groups mutually exclude in time and space, suggesting the potential for competition; nevertheless no study has experimentally tested this hypothesis. The introduction of bumblebees could favor the introduction and transmission of pathogens. Non native bumblebees are less

✉ Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Pasaje Gutiérrez 1125, 8400, Bariloche, Río Negro, Argentina, FAX: 54 -2944-422111, TE: 54-2944-423374.
cmorales@crub.uncoma.edu.ar

Recibido: 18 de enero de 2007; Fin de arbitraje: 7 de marzo de 2007; Revisión recibida: 23 de abril de 2007; Aceptado: 10 de mayo de 2007

efficient pollinators of some native plants than natives and, in general, they prefer non native plant species, contributing to the pollination of important weeds, although their influence on weed invasion process has not been tested. Under experimental conditions some species of non native bumblebees can mate with native congeners; nevertheless no hybridization has been reported in the wild. The evidence of the impact of non native bumblebees on native ecosystems is scarce, fragmented and preliminary. In spite of them, considering the overall available evidence I strongly recommend the application of the precautionary principle to analyze potential future introductions.

[Keywords: biological invasions, commercial rearing of bumblebees, competitive displacement, crop pollination, exotic species, hybridization, pathogens]

INTRODUCCIÓN

La introducción de algunas especies consideradas beneficiosas por el hombre puede derivar en efectos secundarios no deseados tales como la invasión de estas especies, es decir, el establecimiento de poblaciones permanentes en ecosistemas nativos. La invasión de polinizadores no nativos puede afectar a los polinizadores y plantas de los sitios invadidos por medio de las interacciones planta-polinizador que establecen con la biota local (Goulson 2003a; Winter et al. 2006; Vergara *en prensa*). En este sentido, no es sorprendente que, en la actualidad, las especies invasoras emerjan como un factor altamente influyente en los sistemas de polinización nativos (Kremen & Ricketts 2000). En el presente, existen evidencias claras de la invasión de abejorros introducidos en varios países como consecuencia de su uso en invernáculos, de su liberación a campo y de la expansión transfronteriza de las áreas invadidas (Tabla 1), lo que sugiere que el incremento actual en el uso de colonias comerciales (Goulson 2003b) y el establecimiento de abejorros no nativos en ecosistemas naturales podría ser un fenómeno de alcance global. Por este motivo, resulta imprescindible revisar la evidencia disponible sobre el impacto de introducciones pasadas a fin de desarrollar una sólida base científica para la toma de decisiones en relación a potenciales introducciones futuras.

En una revisión sobre el impacto de introducción de abejas (Apoidea) no nativas, Goulson (2003a) planteó cinco posibles efectos negativos: (1) competencia con visitantes florales nativos por el recurso floral, (2) competencia con organismos nativos por sitios de nidificación, (3) transmisión de patógenos a organismos nativos, (4) cambios en la producción de semillas de plantas nativas y (5) polinización de malezas no nativas. En este trabajo reviso los estudios que evaluaron estas hipótesis, o aspectos relacionados con ellas, para el género *Bombus*. Adicionalmente, debido a que existen 239 especies conocidas del género *Bombus* en todo el mundo (Williams 1998), analizo las potenciales consecuencias genéticas de la introducción de abejorros en regiones donde existen congéneres nativos como un sexto efecto potencial.

¿POR QUÉ Y PARA QUÉ SE INTRODUCEN ABEJORROS NO NATIVOS?

El 35% de la producción global de alimentos depende de la polinización de cultivos por animales (Klein et al. 2007). En su gran mayoría, este servicio es provisto por abejas melíferas (*Apis mellifera*) manejadas o asilvestradas, por polinizadores silvestres y por diferentes especies de abejorros silvestres o manejados (Goulson 2003b; Klein et al. 2007).

Los abejorros son polinizadores más efectivos de algunos cultivos que otros polinizadores por su mayor tamaño y la densa pilosidad que cubre su cuerpo, lo cual permite transferir más granos de polen por visita (Willmer et al. 1994); por su capacidad de generar calor metabólico (Heinrich 1979), lo cual les permite forrajear a menores temperaturas; por su capacidad de realizar "polinización vibrátil" en flores con

Tabla 1: Especies de abejorros (*Bombus*) introducidas fuera de su área de distribución natural, región de origen, tipo de introducción, país donde ha sido introducida, su estatus actual de establecimiento, y países distintos a los de introducción que han sido invadidos como producto de la misma.

Table 1: Bumblebee species (*Bombus*) introduced outside their natural range, origin region, type of introduction, countries where they were introduced, current establishment status, and countries -other than those where introduction were intended- invaded as its consequence.

Especie	Origen	Tipo de introducción	País de introducción †	Establecimiento	País invadido	Ref.
B. terrestris	Europa	Liberación de reinas	Nueva Zelanda	Si	Tasmania	1, 2
			Chile	Si	Argentina	3, 4
			Japón	Si		5
B. ruderatus	O Europa, extremo N África	Liberación de reinas	Nueva Zelanda	Si		1
			Chile	Si	Argentina	6, 7
B. impatiens	NE Estados Unidos	Importación de colonias	Canadá	No confirmado		8 (*)
			México	No confirmado		8 (**)
			Guatemala	Sin datos		7
B. hortorum y B. subterraneus	Europa	Liberación de reinas	Nueva Zelanda	Si		1

Refs. 1. MacFarlane & Gurr (1995), 2. Semmens et al. (1993), 3. Ruz (2002), 4. Torreta et al. (2006), 5. Inari et al. (2005), 6. Arretz & MacFarlane (1986), 7. Roig-Alsina & Aizen (1996), 8. Winter et al. (2006).

† No se consideraron países para los cuales las referencias sobre importación de *Bombus terrestris* resultan imprecisas (Arabia Saudita, Brasil, China, Corea del Sur, Finlandia, Islandia, Israel, Jordán, México, Sudáfrica, Taiwan y Uruguay).

* Se ha documentado el escape de al menos cuatro reinas en la naturaleza en las Columbias británicas (McKenzie *com. pers*).

** Se ha documentado la presencia de machos y reinas forrajeando en la naturaleza (Winter et al. 2006, Cuadriello-Aguilar et al., Universidad de Guadalajara *com. pública*) lo cual ha sido considerado por algunos autores como evidencia de establecimiento.

anteras de tipo poricida (Buchman 1983), lo cual resulta esencial en la polinización de algunos cultivos (e.g. tomates y pimientos) y beneficioso en otros (e.g. arándanos y kiwis); y por la mayor longitud de su lengua (probóscide), que permite polinizar flores de corola larga como habas y trébol rojo (Fussell & Corbet 1991). La percepción de que su presencia aumentaba el rendimiento de algunos cultivos se remonta al siglo XIX, motivo por el cual cuatro especies europeas fueron introducidas en Nueva Zelanda (MacFarlane & Gurr 1995). No obstante, fue recién a mediados de 1980 con las técnicas de cría masiva de colmenas comerciales, que la introducción de abejorros no nativos se convirtió en un fenómeno de escala global (Velthuis 2002).

Sólo cinco de las *ca.* 239 especies conocidas de *Bombus* (Williams 1998) han sido criadas comercialmente (*B. terrestris*, *B. impatiens*, *B. ignitus*, *B. occidentalis* y *B. lucorum,* Winter et al. 2006), si bien el comercio internacional se limita a las dos primeras y *B. terrestris* es la más extensivamente utilizada (Tabla 1). En la actualidad las colmenas comerciales de *Bombus* se comercializan en por lo menos 36 países para polinizar más de 25 cultivos tanto bajo cubierta (tomate, frutilla, pimiento) como a campo (kiwi, zuchini, almendra, manzana y palta o aguacate) (Velthuis 2002). Este comercio, sumado a la liberación en la naturaleza de reinas fecundadas, ha sido la fuente de invasión de cinco especies de abejorros en algunas regiones de Sudamérica, Asia y Oceanía (Tabla 1).

RIESGO DE INVASIÓN Y CAPACIDAD DE EXPANSIÓN EN EL ÁREA INVADIDA

¿Qué factores favorecen la invasión de las especies de abejorros introducidas?

Existe un número de factores intrínsecos y extrínsecos que podrían favorecer la invasión de abejorros en los sitios donde son introducidos. Entre los factores intrínsecos, una de las claves del éxito como especies invasoras de himenópteros sociales radica en la habilidad fundadora de una sola reina inseminada (Moller 1996). Esto significa que, en principio, un único individuo, o una sola colonia, puede representar el ancestro de la población responsable de la invasión de una isla o aun de un continente entero (Chapman & Bourke 2001). En este sentido, las liberaciones intencionales proveen información de primera mano sobre los tamaños de propágulo (i.e. el número de individuos involucrados en un evento de liberación, Von Holle & Simberloff 2005) que han originado algunas de las invasiones de abejorros conocidas. En 1885 y 1906 se liberaron en Nueva Zelanda un total de 236 reinas de seis especies de *Bombus* originarias de Inglaterra. De ellas, cuatro (*B. terrestris, B. ruderatus*, *B. hortorum* y *B. subterraneus*) lograron establecer poblaciones que proliferan hasta la actualidad (MacFarlane & Gurr 1995). Si bien no se conoce el número exacto de individuos introducidos por especie, se estima que, en promedio, probablemente no superó los 50 individuos. A su vez, la liberación en 1982 y 1983 de 214 reinas fecundadas de *B. ruderatus* en la región de Temuco, Chile (Arretz & MacFarlane 1986) dio origen a todas las poblaciones de la especie actualmente presentes en Chile y Argentina. En el caso de introducciones accidentales, o invasión de nuevos sitios, las herramientas genéticas también proveen información sobre la importancia de tamaño de propágulo en el proceso de invasión. En 1992 se documentó, en Tasmania, la presencia de *B. terrestris* (Semmens et al. 1993), probablemente una invasión asociada a las poblaciones previamente introducidas en Nueva Zelanda (Tabla 1). Estudios genéticos sugieren que toda la población residente en Tasmania se originó a partir de menos de cinco reinas y más probablemente de una sola (Buttermore et al. 1998).

Entre los factores extrínsecos, el número de propágulos (i.e. la frecuencia de liberaciones o escapes de individuos reproductivos Von Holle & Simberloff 2005) es un factor determinante del establecimiento de especies introducidas (Memmott et al. 2005). Los sistemas de producción intensiva bajo cubierta, que utilizan varios cientos de colonias por año (Inari et al. 2005), pueden sufrir el escape de unas pocas hembras o machos por colonia y constituir un alto número de propágulos (Ings et al. 2006). A modo ilustrativo, Morales y Aizen (2006) estimaron la presión de propágulos que podría ocasionar la implementación en Argentina de colonias comerciales de *B. impatiens* en invernáculos de tomate bajo producción continua, las cuales se utilizan en una densidad de 20 colonias por hectárea y cuya vida útil es de *ca*. 10 semanas. Cada hectárea bajo este sistema requiere anualmente de *ca.* 104 colonias por hectárea. Así, suponiendo una eficacia del 99% de los dispositivos diseñados para evitar la salida de las reinas, se espera un escape/colonia/año/ha probablemente suficiente para fundar una población (ver Buttermore et al. 1998).

¿Qué regiones han sido invadidas como consecuencia de estas introducciones?

En la actualidad, cinco especies de abejorros se encuentran establecidas en regiones donde no son nativas (Tabla 1). En Nueva Zelanda, se estima que *B. terrestris* se ha expandido a una velocidad de 90 km/año (Hopkins 1914, citado por Winter et al. 2006). Esta es la especie de abejorro más abundante en Nueva Zelanda, donde se reproduce en todas las áreas excepto en la zona subalpina, si bien se han observado obreras a más de 2500 msnm (MacFarlane & Gurr 1995). En Argentina, esta especie es extremadamente abundante en regiones alteradas del Parque Nacional Nahuel Huapi, e incluso en áreas altamente urbanizadas (Morales, *no publicado*). *Bombus ruderatus* se estableció exitosamente, y hoy es abundante tanto en la isla Sur como Norte de Nueva Zelanda (MacFarlane & Gurr 1995). En Chile, se estableció rápidamente luego de su introducción en 1982,

y en quince años se expandió aproximadamente 300 km. en dirección sur y 240 km. en dirección norte del sitio de introducción (Ruz 2002). En poco tiempo cruzó la Cordillera de los Andes y, en 1993 se documentó en la Argentina (Roig Alsina & Aizen 1996). En el SO de Argentina esta especie está en expansión y se encuentra en una amplia variedad de ambientes que va desde la selva lluviosa templada valdiviana (altura: 700 msnm, precipitación: 4000 mm. anuales), los bosques deciduos de altura lindantes con la estepa patagónica (1200 msnm, 700 mm.) (Morales 2006), hasta los pedregales de alta montaña (>1400 msnm). Esto ilustra la plasticidad que caracteriza a las especies de *Bombus* utilizadas para polinizar cultivos y su capacidad de adaptarse a una multiplicidad de ambientes, aspectos relacionados a su impacto ecológico en los ecosistemas naturales.

IMPACTO ECOLÓGICO DE LA INTRODUCCIÓN DE ABEJORROS NO NATIVOS

Competencia con polinizadores nativos por el recurso floral

Para que ocurra desplazamiento competitivo entre dos especies es necesario un solapamiento sustancial en el uso de un recurso; que el recurso por el cual compiten sea limitado y, por último, que la menor capacidad de adquisición del recurso resulte en una reducción de la aptitud biológica de la especie competitivamente inferior o de ambas especies (usualmente medida como una disminución en el tamaño poblacional, la tasa reproductiva o ambas). La mayoría de los estudios que han buscado responder si las abejas sociales (*Apis* y *Bombus*) introducidas compiten con los polinizadores nativos se han basado en estimaciones del grado de solapamiento del recurso floral, comparaciones de la eficiencia en la adquisición de recursos, mediciones de cambios temporales o espaciales en las abundancias, o en la tasa de adquisición de recursos. Estas variables son relativamente fáciles de medir en el campo (Thorp 2003) y son valiosas en la medida que indican un escenario de potencial competencia (Paini 2004), si bien no proveen evidencias concluyentes.

En general los *Bombus* son especies generalistas que visitan un amplio espectro de plantas, por lo cual se espera que el solapamiento con otras especies sea mayor que si se tratara de polinizadores oligotróficos especializados en una o unas pocas especies de plantas. En Tasmania, *B. terrestris* fue registrado en 66 plantas nativas diferentes (Hingston & MacQuillan 1998). En el SO de Argentina *Bombus ruderatus* ha sido observado en 20 especies de plantas, de las cuales 17 son también visitadas por el nativo *Bombus dahlbomii*, siendo el solapamiento de nichos entre estas especies > 50% (Morales & Aizen 2002; Morales 2006; ver también Abrahamovich et al. 2001). En esta misma región, desde su reciente invasión, *B. terrestris* ha sido observado en 20 especies de plantas, de las cuales 15 son visitadas por *B. dahlbomii* (Morales, *no publicado*) lo que sugiere un solapamiento de nicho sustancial. La existencia de solapamiento de nicho *per se* no implica necesariamente competencia (Goulson 2003a), no obstante implica un escenario donde la competencia es probable (Paini 2004).

Otro enfoque utilizado para estimar indirectamente una posible competencia por exclusión compara la eficiencia como forrajeadores de abejorros no nativos y nativos. En Chile, Ruz & Herrera (2001) encontraron que el tiempo de forrajeo por flor fue menor en *B. terrestris* que en *B. dahlbomii*; a partir de lo cual hipotetizan que *B. terrestris* podría tener un impacto negativo sobre forrajeadores nativos más lentos que utilizan el mismo recurso. No obstante, queda por responder si esta mayor velocidad de forrajeo no es compensada por una menor extracción de néctar por visita. Para responder a este tipo de preguntas, y obtener una imagen más completa, por medio de un experimento de traslocación recíproca realizado en Europa, Ings et al. (2005) demostraron que luego de controlar estadísticamente por el tamaño corporal, las subespecies introducidas de *B. terrestris* recolectaron significativamente más néctar por hora que las subespecies nativas. Además, las colonias comerciales tuvieron un mejor desempeño reproductivo que las nativas, con un mayor número de colonias produciendo reinas

y en mayor número (Ings et al. 2006). Esto implica que si el solapamiento en el uso del recurso fuera sustancial, y éste a su vez fuera limitante (Paini 2004), las subespecies no nativas podrían desplazar a las nativas al agotar las fuentes de néctar (Ings et al. 2005).

En cuanto a los patrones de correlación espacial o temporal, los resultados sugieren una exclusión mutua entre los abejorros introducidos y especies de polinizadores nativos, si bien hay excepciones. En Argentina, un estudio sobre cinco especies de plantas nativas visitadas por *B. dahlbomii* y *B. ruderatus* documentó una correlación significativamente negativa entre las frecuencias de visitas de ambas especies (Morales 2006; Morales & Aizen, *no publicado*). Un monitoreo a largo plazo (1995-2006) de los cambios en la frecuencia de visitas en una extensa población de la hierba endémica *Alstroemeria aurea* muestra que, desde la invasión de *B. ruderatus*, la frecuencia de visitas de *B. dahlbomii* declinó significativamente, en coincidencia con un aumento de la frecuencia de visitas de *B. ruderatus*, lo que ha dado lugar en esa planta a un reemplazo casi absoluto del abejorro nativo por el no nativo (Figura 1) (Morales 2006; Morales & Aizen, *no publicado*). En Japón, los resultados de dos estudios realizados en una misma área donde se utilizan colonias comerciales de *B. terrestris* arrojaron resultados contradictorios. Mientras que Inari y colaboradores (2005) encontraron que los patrones de distribución y abundancia de *B. terrestris* y de la especie nativa *B. ardens* se excluían mutuamente, lo que sugiere diferentes preferencias de hábitat, competencia interespecífica o ambas, Nagamitsu y colaboradores (2007) no encontraron una asociación negativa entre *B. terrestris* y *B. ardens*. Por el contrario, las capturas de dos especies nativas (*B. hypocrita* y *B. diversus*) estuvieron positivamente asociadas a la abundancia local de *B. terrestris*, en oposición al patrón predicho por competencia entre las especies nativas y la no nativa.

En relación al posible impacto sobre otros grupos de polinizadores nativos, algunos autores sugieren que los abejorros no nativos podrían desplazar a otras especies por medio de exclusión competitiva (Dafni & Shmida 1996). Hingston y McQuillan (1999) encontraron que, en Tasmania, dos especies de abejas nativas del género *Chalicodoma* disminuyeron su forrajeo en la especie de planta nativa *Gompholobium huegelii* en presencia de *B. terrestris*, lo cual fue interpretado por los autores como un desplazamiento competitivo sobre un recurso limitado por parte del abejorro no nativo. En forma contraria, en esta misma región Goulson et al. (2002) no encontraron una reducción de la abundancia o diversidad de abejas nativas en áreas invadidas por *B. terrestris*. Estas correlaciones espaciales o temporales deben ser interpretadas con extrema precaución, y sólo podrían considerarse como potenciales indicadoras de exclusión mutua, si cualquier otro factor que covaríe con la abundancia de la especie no nativa, generando potenciales efectos espurios, ha sido tenido en cuenta (Paini 2004, e.g.Aizen & Feinsiger 2003). Asi, una correlación negativa puede ser

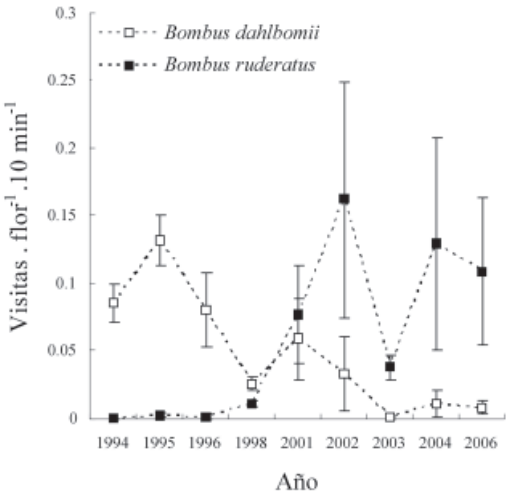

Figura 1: Variación temporal en la frecuencia de visitas de *Bombus dahlbomii* (nativo) y *B. ruderatus* (no nativo) a flores de *Alstroemeria aurea* en el SO de Argentina desde la invasión de *B. ruderatus*. *Bombus dahlbomii*: R^2=0.78, *P*=0.0035, *B. ruderatus*: R^2=0.73, *P*=0.0015 (las frecuencias de visitas fueron transformadas por el arco seno de la raíz cuadrada).

Figure 1: Time variation of the visitation frequency of *Bombus dahlbomii* (native) and *B. ruderatus* (non native) to flowers of *Alstroemeria aurea* in SW Argentina since *B. ruderatus* invasion. *Bombus dahlbomii*: R^2=0.78, *P*=0.0035, *B. ruderatus*: R^2=0.73, *P*=0.0015 (visitation frequency were arcsine-square root transformed).

consecuencia de que la especie no nativa covaríe positivamente con alguna variable que afecte negativamente a la especie nativa, no implicando desplazamiento competitivo. Análogamente, una correlación positiva puede ser el resultado de la variación de algún factor que afecte de la misma forma a la especie nativa como a la no nativa, lo cual no implica necesariamente una ausencia de interacción negativa entre ambas especies. En el caso de las tendencias temporales, la variabilidad interanual inherente en los sistemas planta-polinizador determina que los cambios (ya sea positivos o negativos) en las abundancias de polinizadores detectados en periodos menores de cuatro años no parezcan proveer evidencia inequívoca de tendencias poblacionales a largo plazo (Roubik 2001).

En forma conjunta, estos estudios sugieren un escenario donde la competencia es altamente probable. La dificultad inherente en realizar experimentos manipulativos en condiciones naturales que provean información sobre el efecto de la especie invasora en la fecundidad, supervivencia o densidad de la especie nativa, se refleja en la escasez de estudios que demuestren en forma concluyente un desplazamiento competitivo de especies de polinizadores nativos por polinizadores introducidos por el hombre (Goulson 2003a, Thorp 2003, Paini 2004). Sumado a las dificultades prácticas que implica llevar a cabo rigurosos experimentos manipulativos en abejas en general, a diferencia de *Apis*, la introducción de colonias de *Bombus* no nativos no esta permitida en varios países, con lo cual la realización de este tipo de experimentos *in situ* resulta directamente imposible. Esto se evidencia en el hecho de que los pocos estudios existentes en los cuales se han manipulado las densidades de un polinizador no nativo se han realizado con *Apis mellifera* (e.g. Roubik 1978; 1983; Thomson 2004; 2006). En vista de estas limitaciones, la ausencia de evidencia concluyente no debería interpretarse como ausencia de competencia (Goulson 2003a).

Competencia por sitios de nidificación

Ningún estudio ha evaluado, hasta el presente, el papel de la competencia por sitios de nidificación. Los abejorros generalmente nidifican bajo tierra y, por lo tanto, es probable que afecten a otras especies con los mismos hábitos, incluidos sus propios congéneres nativos. En el SO de Argentina, las especies invasoras *Bombus ruderatus* y *B. terrestris* utilizan sitios similares de nidificación similares a los de *B. dahlbomii*, si bien parecen más generalistas que estos últimos, ya que nidifican tanto en paredes de madera, como de material en viviendas humanas y en áreas altamente urbanizadas (obs. pers.).

Introducción, dispersión y transmisión de patógenos a especies de abejorros nativos

Diversos parásitos, bacterias, virus y otros patógenos atacan al género *Bombus* (Schmid-Hempel 1998), algunos de ellos, con serios efectos sobre las colonias afectadas. Por ejemplo, el protozoo intestinal *Crithidia bombi* reduce la ovipostura en reinas infectadas y el crecimiento de la colonia, comprometiendo el éxito reproductivo de la misma hasta en un 40% (Brown et al. 2000; 2003), mientras que el ácaro endoparásito traqueal *Locustacarus buchneri* consume la hemolinfa de los abejorros, causando diarrea severa, aletargamiento y cese del forrajeo en los individuos infectados.

Un número creciente de estudios muestran que las colonias comerciales de abejorros tienen mayores niveles de infección de varios patógenos que las colonias silvestres. A su vez, existen evidencias de que los abejorros de colonias comerciales escapan regularmente de los invernáculos y forrajean en flores silvestres (Morandin et al. 2001; Whittington & Winston 2004). Debido a que el uso de un mismo recurso floral permite la transferencia intra e interespecífica de parásitos durante estas visitas (Durrer & Schmid-Hempel 1994), los abejorros comerciales escapados de invernáculos pueden entrar en contacto y transmitir patógenos a sus congéneres nativos. *Crithidia bombi* infecta colonias silvestres de varias especies norteamericanas, entre ellas *B. bimaculatus*, *B. fervidus*, *B. griseocollis*, *B. impatiens* y *B. rufocinctus*, en áreas próximas a grandes extensiones de invernáculos que utilizan colonias comerciales de *Bombus.* En Canadá, Colla y colaboradores (2006) encontraron que en promedio,

entre el 15 y el 27% de los individuos de poblaciones silvestres de distintas especies de *Bombus*, próximos a sitios de alta concentración de invernáculos con colonias comerciales, estaban infectadas con *C. bombi*, mientras que en sitios lejanos a la influencia de colonias comerciales de *Bombus* la incidencia de este protozoo fue nula. De un modo similar, el microsporidio intestinal *Nosema bombi* puede ser trasmitido a abejorros nativos. Se ha demostrado que parásitos *Nosema* de *B. terrestris* pueden infectar a otras especies de abejorros como *B. hypnorum* y *B. lapidarius* (Schmid-Hempel & Loosli 1998) y ha sido señalado como responsable del colapso reciente de las poblaciones comerciales de *B.occidentalis* en Norteamérica (Whittington & Winston 2004; Velthius & van Dorn 2006). Colla y colaboradores (2006) encontraron que la incidencia de *N. bombi* en las poblaciones canadienses silvestres de *Bombus* próximas a uno de los sitios de uso de colonias comerciales de *B. impatiens* fue tres veces mayor que en el resto de los sitios.

Entre las enfermedades de diverso origen que atacan al género *Bombus*, estos microorganismos y los parásitos internos se destacan por la dificultad de su detección en especímenes vivos (Thorp 2003). Por ejemplo, para la detección de *C.bombi* y *N. bombi* se remueve el aparato digestivo posterior, donde se encuentran las mayores infecciones (Colla et al. 2006), ocasionando la muerte del hospedante. De hecho, existen evidencias de que en distintos países del mundo, a pesar de los procedimientos de cuarentena realizados, se han introducido colonias comerciales de abejorros que portaban patógenos (Goka et al. 2001). Estudios recientes muestran que *L. buchneri* es compartida por varias especies de *Bombus* y puede ser transmitido entre especies, siendo los niveles de infección en colonias comerciales varias veces superiores a los de colonias silvestres. En Japón, la introducción de colonias comerciales de *B. terrestris* contaminadas con *L. buchneri* desde Holanda y Bélgica a principios de los noventa habría ocasionado la transmisión de cepas europeas de este endoparásito a las especies nativas *B. hypocrita* y *B. ignitus* (Goka et al. 2001; 2006).

El proceso de envío de especies nativas a centros de reproducción, y su posterior reimportación a sus regiones de origen, también puede provocar la introducción de patógenos por parte de especies de abejorros nativas reimportadas, contagiadas en las instalaciones de cría, donde usualmente cohabitan con otras especies. En 1998, Japón inició la producción comercial de colonias del abejorro nativo *B. ignitus* para abastecer el mercado interno, para lo cual reinas recolectadas en Japón fueron enviadas a Holanda para la producción de colonias en masa, que luego fueron reimportadas en Japón. Estudios moleculares sobre las poblaciones de ácaros revelaron que los ácaros presentes en las colonias comerciales de *B. ignitus* pertenecían al genotipo europeo, lo cual sugiere que fueron contaminados en Europa durante el proceso de cría masiva (Goka et al. 2001; 2006). En forma análoga, en 1992 y 1994, especímenes de *B. impatiens* fueron enviados a Europa para iniciar la producción comercial de la especie, donde fueron criados en las mismas instalaciones *que B. terrestris*, siendo luego reimportados en Norteamerica. Dado que *C. bombii* fue detectado por primera vez en Norteamérica luego de la implementación masiva de colonias comerciales de *B. impatiens*, se sospecha que este protozoo pudo haber sido introducido accidentalmente de Europa junto con las colonias reimportadas de la especie nativa (Winter et al. 2006).

Un aspecto importante en relación a las consecuencias sanitarias es que si bien la incidencia en la especie de *Bombus* receptora de la infección puede ser menor que en la especie transmisora, la virulencia suele ser mayor (Schmid-Hempel & Loosli 1998) con lo cual se espera una mayor mortalidad en las especies nativas. Winter y colaboradores (2006) proponen que la repentina declinación de cinco especies de *Bombus* norteamericanas podría estar relacionada con la epidemia de *N. bombi* que diezmaron las colonias comerciales de *B. occidentalis.*

La introducción de colonias comerciales de abejorros podría aparejar la introducción de enfermedades apícolas. El virus de la parálisis aguda de abejas (ABPV) es común a especies de *Bombus* y *Apis* y constituye un serio patógeno en colmenas de abejas infectadas con *Varroa*, donde se cree que juega un papel importante en el colapso final de las mismas (Ball & Allen 1988; Martin 2001). El mismo ocurre en Europa

y Norteamérica. Dado que su detección no forma parte de las exigencias sanitarias para la importación de colonias comerciales, este virus podría ser transmitido a especies nativas de *Bombus*, así como a colmenas de *Apis mellifera* locales en regiones donde no se encuentra actualmente. Algunos autores sostienen que los abejorros incluso pueden servir de vectores de enfermedades a las cuales son inmunes, como el ácaro *Varroa destructor* (=*jacobsoni*), que representa la peste de colmenas de *A. mellifera* más importante en el mundo (Anderson & Trueman 2000) y ha diezmado las colmenas comerciales de abejas en USA (Thorp 2003). Si bien se trata de una especie distinta de la que ataca al género *Bombus*, la cual no puede reproducirse en sus colonias, las hembras adultas son muy móviles y pueden utilizar a los abejorros, y a otros insectos que forrajean en las flores, como "puente" entre abejas que visitan las mismas flores. Existen evidencias de que especímenes de *V. destructor* pueden sobrevivir sobre individuos de *Bombus* por once días, tiempo que pueden subsistir sin alimento (Anderson 1997). Si bien las restricciones cuarentenarias de algunos países establecen que las colonias importadas deben encontrarse libres de *Varroa* (e.g. México, SENASICA 2006, citado en Vergara *en prensa*) algunos autores argumentan que los abejorros exportados de países con infecciones de *Varroa* no pueden ser certificados libres de *Varroa* porque las hembras adultas de este ácaro se alojan profundamente entre los esternitos abdominales (espacios intersegmentales) y, por lo tanto, sólo pueden detectarse matando al hospedero (Krauss 1993).

Estas evidencias sugieren que la introducción de abejorros no nativos puede ocasionar la introducción de patógenos, los cuales pueden infestar no sólo a sus congéneres nativos, sino también a especies emparentadas como *Apis mellifera*, con consecuencias sanitarias no solo para los polinizadores nativos, sino también para la agricultura y la apicultura. Sabemos muy poco sobre los efectos reproductivos, epidemiología o ecología evolutiva o distribución geográfica de la mayoría de los patógenos asociados a *Bombus* (Schmid-Hempel 1998). Las herramientas genéticas podrían proveer información relevante en estas áreas. A la luz de las evidencias existentes, resulta prioritario el estudio de la virulencia de los patógenos más comúnmente asociados a colonias comerciales de abejorros en especies nativas de las regiones donde estas colonias se utilizan. A su vez, resulta imprescindible mejorar los métodos de detección *in vivo* de los patógenos más virulentos, y estandarizar a nivel internacional los protocolos de inspección de colonias destinadas a la exportación/importación.

Modificación en la polinización de las especies de plantas nativas

La introducción de un polinizador no nativo en un nuevo ambiente puede modificar la polinización de plantas nativas si difiere de los polinizadores nativos en su efectividad en el transporte de polen o en su propensión al robo de néctar. Por este motivo, comparar la efectividad de abejorros introducidos y de polinizadores nativos es un primer paso para predecir los posibles cambios en la polinización de plantas nativas. En Japon Kenta y colaboradores (2007) compararon experimentalmente la efectividad de *B. terrestris* y abejorros nativos (*B. hypocrita*, *B. ardens* y *B. diversus*) en la polinización de siete especies de plantas nativas. Estos autores encontraron que en cinco de las siete especies, las plantas expuestas a *B. terrestris* sufrieron una reducción en la calidad o cantidad de frutos producidos, en comparación con las plantas expuestas a abejorros nativos, principalmente por un sesgo de *B. terrestris* hacia especies de corola corta, dada su dificultad en acceder al néctar en flores de corola larga (Kenta et al. 2007). En el SO de Argentina, *B. ruderatus*, es un polinizador menos efectivo de *A. aurea* que el polinizador nativo *B. dahlbomii*, ya que deposita menos polen y de menor calidad por visita (Madjidian 2005). Esto implica que el actual reemplazo observado en algunas áreas de *B. dahlbomii* por *B. ruderatus* (Figura 1, Morales 2006; Morales & Aizen, *no publicado*) podría afectar negativamente la reproducción de esta especie nativa.

Los estudios existentes sobre impacto de abejorros introducidos en la polinización de plantas nativas se han limitado a comparar la efectividad de estas especies con la de especies nativas, y la mayoría revela que los abejorros introducidos son menos efectivos que las espe-

cies nativas. No obstante, si el efecto del polinizador no nativo y los polinizadores nativos es aditivo, el efecto neto sobre la planta puede ser neutro o positivo. Sin embargo, si el abejorro no nativo desplaza a una especie nativa más efectiva, la planta podría sufrir una reducción en su polinización (e.g. Madjidian 2005). Por este motivo, los estudios futuros deberían incorporar la frecuencia de la interacción, además de la eficiencia de la misma en términos de transporte de polen por visita o por unidad de tiempo.

En cuanto al robo de néctar (i.e. el acceso ilegítimo al néctar, usualmente abriendo un agujero en la base de la corola), si bien éste ha sido observado en abejorros nativos de lengua larga (e.g. *B. dahlbomii*; Urcelay et al. 2006), es más típico de abejorros de lengua corta como los miembros del subgénero *Bombus* (e.g. *B. terrestris*, Thorp 2003). Este abejorro roba néctar de flores tubulares de *Epacris impressa* en Tasmania (Hingston & McQuillan 1998), así como de varias especies nativas en Israel (Dafni & Shmida 1996). En Sudamérica austral, *B. terrestris* roba néctar de flores de *Salvia leucantha* (Ruz & Herrera 2001), de *Embotrium coccineum* (V. Chalcoff, *com. pers.*), y de *Vicia nigricans*, la cual es visitada legítimamente por el abejorro de lengua larga *B. dahlbomii* (obs. pers.). Las consecuencias de este aumento en el robo de néctar son difíciles de establecer *a priori*, ya que existen evidencias de efectos negativos, positivos, y neutros del robo de néctar (Malof & Inouye 2000).

Modificación en la polinización de especies de plantas no nativas

Una interacción mutualista entre dos especies no nativas (i.e. la planta y el polinizador) puede dar lugar a una retroalimentación positiva que favorezca el proceso de invasión tanto de plantas como de polinizadores no nativos (Simberloff & Von Holle 1999). Por ejemplo, en USA, Barthell y colaboradores (2001) encontraron que la reproducción de un cardo altamente invasor se ve favorecida por la presencia de la abeja no nativa *A. mellifera*. En el caso de los abejorros introducidos en particular, ningún estudio ha evaluado esta hipótesis específicamente. En cambio, algunos estudios han evaluado dos de los supuestos subyacentes a esta hipótesis, primero, que las plantas no nativas representan una parte importante de los recursos que explotan los abejorros no nativos y, segundo, que los abejorros no nativos contribuyen sustancialmente al total de visitas que recibe una planta no nativa.

Existen evidencias de que los abejorros introducidos muestran una mayor preferencia hacia especies de plantas no nativas (si bien algunos estudios muestran resultados controversiales). En Sudamérica austral, si bien *B. ruderatus* visita tanto especies nativas como no nativas, muestra una mayor preferencia por especies no nativas, en comparación con el nativo *B. dahlbomii* (Morales & Aizen 2002, 2006; Rebolledo et al. 2004). En Nueva Zelanda, *B. hortorum* y *B. subterraneus* visitan casi exclusivamente plantas no nativas (Goulson & Hanley 2004). En Nueva Zelanda y Japón *B. terrestris* prefiere flores de especies no nativas (Goulson & Hanley 2004; Inari et al. 2005). En Tasmania, algunos estudios documentan una mayor preferencia hacia plantas no nativas (Stout & Goulson 2000) mientras que otros muestran que visita especies nativas y no nativas en similar proporción (Hingston 2005), en coincidencia con lo que ocurre en el SO de Argentina (Morales, *no publicado*).

Los abejorros introducidos han demostrado ser importantes polinizadores de algunas especies no nativas consideradas plaga, lo cual puede ser consecuencia tanto de esta marcada preferencia a plantas nativas, o de sus altas abundancias, por lo cual se ha sugerido que la introducción de *Bombus* no nativos puede acelerar la expansión de estas malezas al favorecer su producción de semillas (Hanley & Goulson 2003). En Tasmania, *B. terrestris* junto con *A. mellifera*, son los principales polinizadores de la especie invasora *Lupinus arboreus* y *Cyisus scoparius* (Stout 2000; Stout et al. 2002). En el SO de Agentina, Morales y Aizen (2002) encontraron que *B. ruderatus* y *A. mellifera* fueron los principales visitantes florales de los cardos no nativos *Carduus nutans* y *Cirsium vulgare.* Estas evidencias sugieren que si las plantas no nativas dependen de la polinización para su reproducción, la introducción de abejorros no nativos podría favorecer la invasión de estas poblaciones. Estudios futuros, deberían anali-

zar los requerimientos de polinización de las especies no nativas consideradas invasoras o plaga y, simultáneamente, evaluar el efecto de la presencia de abejorros introducidos sobre el éxito reproductivo de sus poblaciones.

Perturbación genética e hibridación con abejorros nativos

La ruptura de barreras biogeográficas que han mantenido aisladas a especies cercanamente emparentadas podría tener consecuencias genéticas tanto para la especie invasora como para la especie local. Si bien en la naturaleza no se conocen casos de hibridación, sí existen evidencias de cruzamientos entre especies de *Bombus* nativos y no nativos pertenecientes al mismo subgénero. En Japón se han observado cruzamientos de *B. terrestris* con la especie nativa *B. hypocrita* (subgénero *Bombus*) (Goka et al. 2000). En condiciones experimentales *B. impatiens* se aparea con la especie mexicana *B. ephipiatus* (subgénero *Pyrobombus*) (Vergara, *en prensa*). Si estos cruzamientos resultaran exitosos en la naturaleza, podrían diluir la identidad genética de las poblaciones de polinizadores nativos. Por otra parte, aún en el caso de que los cruzamientos no den lugar a descendencia híbrida fértil, el cruzamiento de hembras de especies nativas con machos de otras especies puede ocasionar una reducción en la tasa reproductiva poblacional por la disminución de apareamientos intraespecíficos, o incluso por una mayor mortalidad de reinas en apareamientos heteroespecíficos (e.g. Cuadriello-Aguilar et al., Universidad de Guadalajara *com. pública*). Si bien no existen evidencias de perturbación genética en la naturaleza, sería importante realizar un seguimiento de estos cruzamientos a campo, así como evaluar por medio de experimentos controlados, la posibilidad de cruzamiento entre especies de abejorros pertenecientes a distintos subgéneros.

ALTERNATIVAS A LA INTRODUCCIÓN DE ABEJORROS NO NATIVOS

Un interrogante elemental es en qué medida la introducción de abejorros no nativos responde a una necesidad real. La predicción que el uso de colonias comerciales de abejorros aumenta la productividad de un cultivo deriva de dos hipótesis usualmente no evaluadas: (1) que la polinización es el factor limitante de la cantidad o calidad de frutos y (2) que esta limitación no puede superarse por medio de decisiones de manejo orientadas a promover la polinización por polinizadores silvestres. Entonces, deberían evaluarse estas hipótesis cuantificando, en primer lugar, el grado de limitación polínica del cultivo que permita discernir si dicha limitación es de calidad o cantidad de polen y si la limitación está dada por las fuentes de polen o por sus vectores. Sólo en este último caso se espera que el aumento en las densidades de polinizadores, o la incorporación de polinizadores más efectivos, aumente la polinización.

Un creciente número de estudios demuestran la importancia de los polinizadores nativos, disponibles en forma libre, en la polinización de cultivos (Kremen et al. 2004a; Klein et al. 2007), y el papel de la vegetación nativa en modular su diversidad y abundancia (Kremen et al. 2004b; Chacoff & Aizen 2006; Greenleaf & Kremen 2006; ver Westphal 2004). Por esto, un manejo agroecosistémico que contemple el hábitat natural y que provea las condiciones para la permanencia de los polinizadores silvestres puede contribuir a aumentar el servicio de polinización (e.g. Greer 1999; Cane 2007).

En los cultivos bajo cubierta, las colonias artificiales pueden resultar la única alternativa para garantizar la polinización. Debido a que los abejorros son polinizadores ideales para muchos de estos cultivos (ver arriba), idealmente, cada país debería criar sus especies nativas a partir de poblaciones locales (Velthuis 2002). Si bien el comercio mundial se concentra en sólo un par de especies, al menos una tercera (*B. ignitus*) se utiliza comercialmente para abastecer al mercado local. Un número creciente de especies ha sido criada exitosamente en distintas partes del mundo para investigación y algunas se están ensayando experimentalmente en cultivos (e.g. *B. ephippiatus* y *B. diligens* en México, *B. atratus* en Brasil y Colombia y *B. dahlbomii* en Chile). Otras especies de abejas sociales, (e.g. las abejas sin aguijón, o meliponas), también son manejadas como polinizadores de cultivos bajo cubierta como frutillas,

tomates y pimientos en Brasil y México (Slaa et al. 2006). Estas experiencias sugieren que la cría de diversas especies de polinizadores es factible, si bien requiere de un enorme esfuerzo de investigación aplicada a este propósito.

CONCLUSIONES

Cinco especies de abejorros introducidas intencionalmente han invadido regiones donde no son nativas. A pesar de la creciente expansión del área invadida por estas especies, en particular de *Bombus terrestris*, la evidencia sobre su impacto ecológico todavía es escasa y fragmentada. Esta revisión evidencia la necesidad de evaluar experimentalmente los efectos aquí discutidos; en particular, si la presencia de abejorros exóticos tiene un efecto discernible en los parámetros reproductivos y/o poblacionales, tanto de especies de polinizadores nativos (sea por competencia o por transmisión de enfermedades), como de plantas nativas y no nativas. No obstante, dado que las evidencias disponibles no permiten descartar la posibilidad de serios impactos en los ecosistemas nativos, el principio de precaución (i.e., el deber de tomar medidas preventivas si el efecto hipotetizado es serio, y si existen buenas evidencias *prima facie* de un nexo causal, aún si el mismo no ha sido completamente establecido por un procedimiento científico), debería ser la base sobre la cual se fundamentaran todas las decisiones relacionadas con la introducción de abejorros no nativos. Existiendo alternativas a la introducción de abejorros no nativos que impliquen menor riesgo ambiental, éstas deberían ser consideradas como prioritarias. Un ensamble diversificado de polinizadores no sólo evitaría potenciales consecuencias negativas asociadas a la introducción de especies sino que también aumentaría la estabilidad de los sistemas agrícolas y reduciría la vulnerabilidad provocada por la dependencia de un número pequeño de polinizadores manejados.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido inspirado por el Simposio "Declinación de polinizadores y sus consecuencia en la polinización de sistemas naturales y agrícolas", cuya realización junto con la publicación de esta sección especial, fue posible gracias al entusiasmo y perseverancia de N. Chacoff. Agradezco a A. Abrahamovich, N. Chacoff, M. Otterstater, M. Semmartin y dos revisores anónimos, por sus valiosas críticas, a M. A. Aizen por sus aportes a las discusiones que dieron lugar a esta contribución, y a J. Aguilar-Cuadriello, J. Salinas, J. Cane y C. Vergara por el generoso acceso a información no publicada. La realización de parte de esta contribución fue posible gracias a una beca posdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y un subsidio de "The Canon National Parks Science Scholars Program".

BIBLIOGRAFÍA

ABRAHAMOVICH, A; MC TELLERIA & NB DAIS. 2001. *Bombus* species and their associated flora in Argentina. *Bee World*, **82**: 76–87.

AIZEN, MA & P FEINSINGER. 2003. Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and flower pollination to habitat fragmentation. Pp 112–119 in: G Bradshaw P Marquet & HA Mooney (eds.). *How landscapes change: human disturbance and ecosystem disruptions in the Americas*, Springer-Verlag, New York

ANDERSON, DL & JWH TRUEMAN. 2000. *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. *Experimental and Applied Acarology*, **24**: 165-189.

ANDERSON, DL. 1997. Evaluation of quarantine risks associated with importations of the leafcutter bee (Megachile rotundata) to Australia from Canada. Report Commissioned by the Australian Quarantine Inspection Service. 45 pp.

ARRETZ, PV & RP MACFARLANE.1986. The introduction of *Bombus ruderatus* to Chile for red clover pollination. *Bee World*, **67**: 15–22.

BALL, BV & MF ALLEN. 1988. The prevalence of pathogens in honey bee colonies infested with the parasitic mite *Varroa jacobsoni. Annals of Applied Biology*, **113**: 27-244.

BARTHELL, JF; JM RANDALL; RW THORP & AM WENNER. 2001. Promotion of seed set in yellow star-thistle by honey bees: evidence of an invasive mutualism. *Ecological Applications*, **11**: 1870–1883.

BROWN, MJF; R LOOSLI & P SCHMID-HEMPEL. 2000. Condition-dependent expression of virulence in a trypanosome infecting bumblebees. *Oikos*, **91**: 421-427.

BROWN, MJF; R SCHMID-HEMPEL & P SCHMID-HEMPEL. 2003. Strong context-dependent virulence in a host-parasite system: reconciling genetic evidence with theory. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 994-1002.

BUCHMANN, SL 1983. Buzz pollination in angiosperms. Pp. 73-113 in: CE Jones & RJ Little (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Van Norstrand-Rheinhold, NewYork.

BUTTERMORE, RE; N POMEROY; W HOBSON; T SEMMENS & R HART. 1998. Assessment of the genetic base of Tasmanian bumble bees *(Bombus terrestris)* for development as pollination agents. *Journal of Apicultural Research*, **37**: 23-25.

CANE, J. *En prensa*. An effective, Manageable Bee for pollination of *Rubus* Cane Fruits, *Osmia aglaia*. *Acta Horticulturae*.

CHACOFF, N & MA AIZEN. 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grape fruit plantations bordering premontane subtropical forests. *Journal of Applied Ecology*, **43**: 18-27.

CHAPMAN, RE & AFG BOURKE. 2001. The influence of sociality on the conservation biology of social insects. *Ecology Letters*, **4**: 650-662.

COLLA, SR; MC OTTERSTATTER; RJ GEGEAR & JD THOMSON. 2006. Plight of the bumble bee: Pathogen spillover from commercial to wild populations. *Biological Conservation*, **129**: 461-467.

DAFNI, A & A SHMIDA. 1996. The possible ecological implications of the invasion of *Bombus terrestris* (L.) (Apidae) at Mt Carmel, Israel. Pp. 84–199 in: Matheson A, Buchmann SL, O'Toole C, Westrich P, Williams IH (eds.). *The Conservation of Bees*. The Linnean Society of London and the International Bee Research Association, London

DURRER, S & P SCHMID-HEMPEL. 1994. Shared use of flowers leads to horizontal pathogen transmission. *Proc R. Soc. Lond., B* **258**: 299-302.

FUSSELL, M & SA CORBET. 1991. Forage for bumblebees and honeybees in farmland: a case study. *Journal of Apicultural Research*, **30**: 87-97.

GREENLEAF, S & C KREMEN. 2006. Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation*, **133**:81-87.

GREER, L. 1999. Alternative pollinators: Native Bees. *Horticultural Technical Note of the Appropriate Technology Transfer for Rural Areas.* 14 pp.

GOKA, K; K OKABE; S NIWA & M YONEDA. 2000. Parasitic mite infection in introduced colonies of European bumblebees, *Bombus terrestris*. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, **44**: 47-50.

GOKA, K; K OKABE; M YONEDA & S NIWA. 2001. Bumblebee commercialization will cause worldwide migration of parasitic mites. *Molecular Ecology*, 10: 2095-2099.

GOKA, K; K OKABE & M YONEDA. 2006. Worldwide migration of parasitic mites as a result of bumblebee commercialization. *Population Ecology*, **48**:285-291.

GOULSON, D. 2003a. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **34**: 1–26.

GOULSON, D. 2003b. *Bumblebees, behaviour and ecology*. Oxford University Press, NewYork. 235 pp.

GOULSON, D; JC STOUT & KELLS AR. 2002. Do exotic bumblebees and honeybees compete with native flower-visiting insects in Tasmania? *Journal of Insects Conservation*, **6**: 179–189.

GOULSON, D & ME HANLEY. 2004. Distribution and forage use of exotic bumblebees in South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, **28**: 225–232.

HANLEY, ME & D GOULSON. 2003. Introduced weeds pollinated by introduced bees: Cause or effect? *Weed Biology and Management*, **3**: 204–212.

HEINRICH, B. 1979. *Bumblebee economics.* 3 rd Edition, Harvard University Press, London, 245 pp.

HINGSTON, AB. 2005. Does the recently introduced bumblebee *Bombus terrestris* (Apidae) prefer flowers of introduced or native plants in Australia? *Australian Journal of Zoology*, **53**: 29–34.

HINGSTON, AB & PB MCQUILLAN. 1998: Nectar robbing in *Epacris impressa* (Epacridaceae) by the recently introduced bumblebee *Bombus terrestris* (Apidae) in Tasmania. *The Vict. Nat.*, **115**: 116-119.

HINGSTON, AB & PB MCQUILLAN. 1999. Displacement of Tasmanian native Megachilid bees by the recently introduced bumblebee *Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Apidea). *Austral Journal Zoology*, **47**: 59–65.

INARI, N; T NAGAMITSU; T KENTA; K GOKA & T HIURA. 2005. Spatial and temporal pattern of introduced *Bombus terrestris* abundance in Hokkaido, Japan, and its potential impact on native bumblebees. *Population Ecology*, **47**: 77–82.

INGS, TC; SCHIKORA J & L CHITTKA. 2005. Bumblebees, humble pollinators or assiduous invaders? A population comparison of foraging performance in *Bombus terrestris*. *Oecologia*, **144**: 508-516.

INGS, TC, NL WARD & L CHITTKA. 2006. Can commercially imported bumble bees outcompete their native conspecifics? *Journal of Applied Ecology*, **43**: 940-948.

KENTA, T; N INARI, T NAGAMITSU; K GOKA & T HIURA. 2007. Commercialized European bumblebee can cause pollination disturbance: An experiment on seven native plant species in Japan. *Biological Conservation*, **134**: 298-309.

KLEIN, AM; BE VAISSIERE; JH CANE; I STEFFAN-DEWENTER; SA CUNNINGHAM; C KREMEN & T TSCHARNTKE. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society*, **274**, 303-313.

KREMEN, C & T RICKETTS. 2000. Global perspectives on pollination disruptions. *Conservation Biology*, **14**: 1226-1228.

KREMEN, C; NM WILLIAMS & RW THORP. 2004a. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Science*, **99**: 16812-16816.

KREMEN, C; NM WILLIAMS; RL BUGG; JP FAY & RW THORP. 2004b. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters*, **7**: 1109-1119.

KRAUSS, G. 1993. Preference of *Varroa jacobsoni* for honey bees (*Apis mellifera*) of different ages. *Journal of Apicultural Research*, **32**: 57-64.

MALOOF, JE. 2001: The effects of a bumblebee nectar robber on plant reproductive success and pollinator behavior. *Amer. J. Bot.,* **88**: 1960-1965.

MALOOF, JE & DW INOUYE. 2000. Are nectar robber cheaters or mutualists? *Ecology*, **81**: 2561-2661.

MACFARLANE, RP & L GURR. 1995. Distribution of bumblebees in New Zealand. *New Zealand Entomologist*, **18**: 29–36.

MADJIDIAN, J. 2005. *Impact of a potential replacement of the native bumblebee Bombus dahlbomii by the invasive Bombus ruderatus on the pollination of the native herb Alstroemeria aurea in Northern Patagonia, Argentina*. Tesis de Maestría, Universidad de Lund, Suecia.

MALOOF, JE & DW INOUYE. 2000. Are nectar robber cheaters or mutualists? *Ecology*, **81**: 2561-2661.

MARTIN, SJ. 2001. The role of *Varroa* and viral pathogens in the collapse of honey bee colonies: A modeling approach. *Journal of Applied Ecology*, **38**: 1082-1093.

MEMMOTT, J; PG CRAZE; HM HARMAN; P SYRETT & SV FOWLER. 2005. The effect of propagule size on the invasion of an alien insect. *Journal of Animal Ecology*, **74**: 50-62.

MOLLER, H. 1996. Lessons for invasion theory from social insects. *Biol. Conserv.*, **78**: 125-142.

MORALES, CL. 2006. *Alteración del hábitat e interacciones entre especies nativas y exóticas a través de la polinización en Bosques Templados de Sudamérica Austral.* Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.

MORALES, CL & MA AIZEN. 2002. Does the invasion of alien plants promote invasion of alien flower visitors? A case study from the temperate forests of southern Andes. *Biological Invasions*, **4**: 87–100.

MORALES, CL & MA AIZEN. 2006. Invasive mutualisms and the structure of plant–pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, **94**: 171–180.

MORALES, CL & MA AIZEN. 2006. Informe sobre la solicitud de Autorización de *Bombus impatiens* a Argentina. Presentado a solicitud de SENASA-Argentina. (Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria), 30 pp.

MORANDIN, LA; T M LAVERTY; PGG KEVAN; S KHOSLA & L SHIPP. 2001. Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) activity and loss in commercial tomato greenhouses. *Canadian Entomologist*, **133**:883-893.

NAGAMITSU, T; T KENTA; N INARI; E KATO & T HIURA. 2007. Abundance, body size, and morphology of bumblebees in an area where an exotic species, *Bombus terrestris*, has colonized in Japan. *Ecological Research*, **22**:331-341.

PAINI, DR. 2004. Impact of honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: A review. *Austral Ecology*, **29**: 399–407.

REBOLLEDO, RR; HP MARTINEZ; MR PALMA; AP AGUILERA & CK KLEIN. 2004. Actividad de visita de *Bombus dahlbomii* (Guérin) y *Bombus ruderatus* (F.) (Himenoptera: Apidae) sobre trébol rosado (*Trifolium pratense* L.). *Agricultura Técnica (Chile)* **64**: 245–250.

ROIG-ALSINA, A & MA AIZEN. 1996. *Bombus ruderatus* Fabricius, un nuevo *Bombus* para la Argentina (Hymenoptera: Apidea). *Physis*, **5**: 49–50.

ROUBIK, D. 1978. Competitive interactions between neotropical pollinators and africanized honey bees. *Science*, **201**: 2030–2032.

ROUBIK, DW. 1983. Experimental community studies: time-series tests of competition between African and neotropical bees. *Ecology*, **64**: 971-978.

ROUBIK, DW. 2001. Ups and downs in pollinator populations: When is there a decline? *Conservation Ecology* 5(1): 2. [online] URL: http://www.consecol.org/vol5/iss1/art2

RUIZ-GONZÁLEZ, MX & MJF BROWN. 2006. Honeybee and bumblebee trypanosomatids: specificity and potential for transmission. *Ecological Entomology*, **31**: 616-622.

RUZ, L. 2002. Bee pollinators introduced to Chile: A review. Pp. 155–167 in: PG Kevan y VL Imperatriz-Fonseca (eds.) *Pollinating Bees. The Conservation Link between Agriculture and Nature. Proceedings of the workshop on the Conservation and Sustainable Use of Pollinators in Agriculture, with emphasis on Bees.* Brasilia.

RUZ, L & R HERRERA. 2001. Preliminary Observations on Foraging activities of *Bombus dahlbomii* and *Bombus terrestris* (Hym: Apidae) on native and non-native vegetation in Chile. *Act. Hort.*, **561**: 165-169.

SCHMID-HEMPEL, P. 1998. *Parasites in social insects*. Princeton University Press, New Jersey.

SCHMID-HEMPEL, P & R LOOSLI. 1998. A contribution to the knowledge of *Nosema* infections in bumblebees, *Bombus* spp. *Apidologie*, **29**: 525-535.

SEMMENS, TD; E TURNER & R BUTTERMORE. 1993. *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Paidae) now established in Tasmania. *Journal of the Australian Entomological Society*, **32**: 346.

SIMBERLOFF, D & B VON HOLLE. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, **1**: 21–32.

SLAA, EJ; LA SANCHEZ CHAVES; KS MALAGODI-BRAGA & FE HOFSTEDE. 2006. Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. *Apidologie*, **37**: 293-315.

SPIEWOK, S & P NEUMANN. 2006. Infestation of commercial bumblebee (*Bombus impatiens*) field colonies by small hive beetles (*Aethinia tumida*). *Ecological Entomology* 312: 623-628.

STOUT, JC. 2000. Do size matter? Bumblebee behavior and the pollination of *Cytisus scoparius* L. (Fabaceae). *Apidologie*, **31**: 129-139.

STOUT, JC & D GOULSON. 2000. Bumble bees in Tasmania: their distribution and potential impact on Australian flora and fauna. *Bee World*, **81**: 80–86.

STOUT, JC; AR KELLS & D GOULSON. 2002. Pollination of the invasive shrub *Lupinus arboreus* (Fabaceae) by introduced bees in Tasmania. *Biological Conservation*, **106**: 425–434.

THOMSON, D. 2004. Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumblebees. *Ecology*, **85**: 458–470.

THOMSON, D. 2006. Detecting the effects of introduced species: a case study of competition between *Apis* and *Bombus*. *Oikos*, **114**: 407-418.

THORP, RW. 2003. Bumble bees (Hymenoptera: Apidae): Commercial Use and Environmental Concerns. Pp. 21-40 in*:* K Strickler and JH Cane (eds.*). For nonnative crops, whence pollinators of the future?* Thomas Say Publications in Entomology: Proceedings. *Enthomological Society of America*, Lanham, MD.

TORRETA, JP; D MEDAN & AH ABRAHAMOVICH. 2006. First record of the invasive bumblebee *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera, Apidae) in Argentina. *Transactions of the American Entomological Society*, **132**: 285-289.

URCELAY, C; C MORALES & V CHALCOFF. 2006. Relationship between corolla length and floral larceny in the South American hummingbird pollinated *Campsidium valdivianum* (Bignoniaceae). *Ann. Bot. Fennici*, **4**: 205-211.

VELTHUIS, HHW. 2002. The historical background of the domestication of the bumble-bee, *Bombus terrestris*, and its introduction in agriculture. Pp 177-184 in: Kevan P, Imperatriz Fonseca VL (eds) Pollinating Bees- the conservation link between agriculture and nature. Ministry of Environment, Brazil,

VELTHUIS, H HW & A VAN DOORN. 2006. A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. *Apidologie*, **37**: 421-451.

VERGARA, CH. *En prensa*. Environmental Impact of Exotic Bees introduced for Crop pollination. En: *The Impact of Bees on Agricultural Systems*. Oxford University Press.

VON HOLLE, B & D SIMBERLOFF. 2005. Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology*, **86**: 3212-3218.

WESTPHAL, C; IS DEWENTER & T TSCHARNTKE. 2003. Mass flowering crops enhance pollinato densities at landscape scale. *Ecology Letters,* **6**, 961-965.

WHITTINGTON, R & ML WINSTON. 2003. Effects of *Nosema bombi* and its treatment fumagillin on bumble bee (*Bombus occidentalis*) colonies. *Journal of Invertebrate Pathology*, **84**:54-58.

WHITTINGTON, R & ML WINSTON. 2004. Comparison and examination of *Bombus occidentalis* and *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae) in tomato greenhouses. *Journal of Economic Entomology*, **97**: 1384-1389.

WILLIAMS, PH. 1998. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of The Natural History Museum (Entomology)*, **67**: 79-152.

WILLMER, PG; AAM BATAW & JP HIGHES. 1994. The superiority of bumblebees to honeybees as pollinators: insect visits to raspberry flowers. *Ecological Entomology*, **9**: 271-284.

WINTER, K; L ADAMS; R THORP; D INOUYE; L DAY; J ASCHER & S BUCHMANN. 2006. Importation of non-native Bumble bees into North America: Potential consequences of using *Bombus terrestris* and other non-native bumblebees for Greenhouse Crop Pollination in Canada, Mexico, and the United States. White Paper of the North American Pollinator Protection Campaign. 33 pp.