

Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales

J. I. Agüero^{1,*}, O. Rollin², J. P. Torretta¹, M. A. Aizen³, F. Requier², L. A. Garibaldi²

- (1) Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Cátedra de Botánica General, Av. San Martín 4453, C1417DSE, Buenos Aires, Argentina. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Mitre 630, CP 8400, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.
- (2) Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural (IRNAD), Sede Andina, Universidad Nacional de Río Negro (UNRN). Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Mitre 630, CP 8400, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.
- (3) Laboratorio Ecotono, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA), Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Quintral 1250, CP 8400, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

* Autor de correspondencia: J.I. Agüero [jaguero@agro.uba.ar]

> Recibido el 31 de diciembre de 2016 - Aceptado el 25 de octubre de 2017

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

La abeja melífera (*Apis mellifera* L.) es una especie que, por su utilidad, se ha expandido gracias al Hombre por todo el globo, siendo la principal especie de abeja invasora. A pesar de ser considerada una especie benéfica, existe controversia en torno a los impactos que puede provocar su alta densidad en hábitats naturales. Aquí revisamos los principales efectos y mecanismos atribuidos a un incremento en la abundancia de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres. Encontramos que los impactos pueden ser positivos y negativos, jugando un papel importante el contexto ecológico (disponibilidad de recursos, comunidad de polinizadores silvestres) como también la densidad de la abeja melífera. Los efectos ocurren a escala de individuo, población y comunidad afectando las redes planta-polinizador mientras que las consecuencias para el funcionamiento de los ecosistemas son inciertas. Recientemente se ha demostrado que la abeja melífera puede actuar como agente de selección afectando la evolución de plantas en un lapso relativamente breve de tiempo. La transmisión de parásitos y patógenos de la abeja melífera a otras especies de abejas ha ganado relevancia en este último tiempo. Si bien la abeja melífera puede beneficiar la polinización de plantas silvestres, al ser los impactos en abejas casi puramente negativos es necesario ser cautelosos con la introducción de colmenas en áreas naturales; particularmente hasta no determinar las consecuencias de la transmisión de parásitos y patógenos.

Palabras clave: *Apis mellifera*; competencia por interferencia; competencia por recursos; especie invasora; polinización

Agüero, J.I., Rollin, O., Torretta, J.P., Aizen, M.A., Requier, F., Garibaldi, L.A. 2018. Honeybee impact on plants and wild bees in natural habitats. *Ecosistemas* 27(2): 60-69. Doi.: 10.7818/ECOS.1365

The honeybee (*Apis mellifera* L.) has been spread all over the world by humans and is now the most widespread bee invasive species. In spite of being considered a beneficial species, there is a controversy around its impact on natural habitats caused by its high densities. Here we review the most important effects and mechanisms attributed to an increase in honey bee abundance on plants and wild bees. We found that the impacts can be negative and positive as well, playing an important role the ecological context (resource availability, wild pollinator community, etc.) and the honeybee density. Effects occur at the individual, population, and community level, affecting plant-pollinator networks, while the consequences for ecosystem functioning and crop pollination are still uncertain. It has been recently shown that the honey bee can also act as a selective force affecting plant evolution in a relative short time. The parasite and pathogen transmission from honey bees to wild pollinators has become a relevant issue in the last years. Although honey bees can benefit wild plants pollination, because impacts in other bees are primary negative, we should be careful with hives introduction at natural sites. Especially until we can determine the parasites and pathogen transmission consequences.

Key words: *Apis mellifera*; competition for resources; interference competition; invasive species; pollination

Introducción

Las invasiones biológicas, es decir, la extensión antrópica de especies fuera de su área de distribución original, son consideradas un proceso de cambio global (Ricciardi 2007) y una de las principales causas de pérdida de la biodiversidad (Kenis et al. 2009). Las mismas son capaces de modificar las interacciones ecológicas (Traveset y Richardson 2006) y la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Ehrenfeld 2010) y de afectar la sociedad humana (Gubler 1998; Bebbler et al. 2013).

La abeja melífera (*Apis mellifera* L.) es una especie nativa de África, oeste de Asia y Europa (Michener 2007) pero fue introducida por el Hombre en todos los demás continentes, excepto la Antártica; primariamente para la producción de miel y secundariamente para la polinización de cultivos, siendo actualmente el animal más utilizado para esta tarea (Moritz et al. 2005; Garibaldi et al. 2013). Sin embargo, esta especie es considerada uno de los principales invasores en sistemas mutualistas de polinización, pudiendo alcanzar abundancias muy altas en comparación a otros visitantes florales (Goulson 2003; Aizen et al. 2014). A pesar de que la abeja

melífera es una especie útil considerada benéfica, existe una controversia mundial en torno a su introducción y presencia masiva en los ecosistemas, ya que numerosos estudios demuestran la existencia de impactos diversos e incluso contradictorios (Dick et al. 2003; Paine 2004; Shavit y Ne'eman 2009; Valido et al. 2014; Russo 2016; Thomson 2016; Torné-Noguera et al. 2016).

Esta situación se agrava debido a que valores altos de densidad de la abeja melífera dependen no sólo de su potencial invasor, sino también de la introducción deliberada de colmenas. Actualmente, el manejo de cultivos consiste en una saturación con colmenas de esta especie, aunque se desconoce la cantidad óptima para maximizar la polinización (Delaplane y Mayer 2000). A su vez, numerosas colmenas son acarreadas a áreas naturales para aprovechar los recursos florales, actividad promovida y considerada generalmente sustentable (Dupont et al. 2004; Shavit y Ne'eman 2009; Valido et al. 2014; Torné-Noguera et al. 2016). Como resultado, la densidad de esta especie puede volverse inusualmente alta incluso en sitios donde es nativa.

El presente trabajo propone una síntesis de los efectos principales y los mecanismos asociados de la presencia masiva de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. En primer lugar, se describen los impactos a escala de individuo y de población para luego facilitar la descripción a escala de comunidad. Finalmente se realiza una descripción del rol del contexto ambiental en dichos impactos.

El conocimiento de los mecanismos involucrados y la interacción con los factores del ambiente es indispensable para poder predecir qué efectos pueden ocurrir en la dinámica ecológica y evolutiva de los mutualismos de polinización. Por último, esperamos proporcionar sugerencias para futuros estudios, con el fin de comprender cabalmente los impactos directos e indirectos de la presencia masiva de la abeja melífera sobre la biodiversidad.

Impactos en abejas silvestres

La consecuencia de la expansión antrópica de la abeja melífera es una superposición de su zona de distribución con la de otras especies con las que antes no interactuaba. Esta especie se caracteriza por ser sumamente generalista (i.e. utiliza una gran variedad de plantas para la obtención de recursos alimenticios: polen y néctar). En consecuencia, resulta más probable que esta especie utilice los mismos recursos y compita con otras abejas nativas u otros polinizadores como las aves nectaríferas en sitios donde ha sido introducida (Goulson 2003; Paine 2004; Traveset y Richardson 2006, Valido et al. 2014). La compleja organización social de la abeja melífera le otorga una alta capacidad competitiva (Moritz et al. 2005; Torné-Noguera 2016). Por ejemplo, la comunicación entre miembros de la colmena le permite utilizar parches de vegetación ricos en recursos, incluso aislados a distancias de varios kilómetros (Bekman y Ratnieks 2000). Otro factor es el manejo de las colmenas principalmente mediante la suplementación de alimento o su traslado según la disponibilidad de flores en el paisaje (Goulson 2003). Además, la utilización de los mismos recursos florales aumenta la probabilidad de transmisión de patógenos y enfermedades entre la abeja melífera y las abejas silvestres.

Competencia por recursos

La competencia por recursos alimenticios ha sido considerada el principal mecanismo mediante el cual la abeja melífera puede provocar un impacto sobre otras especies de abejas (Goulson 2003; Paine 2004; Thomson 2004). El consumo en gran cantidad de néctar y polen por la abeja melífera podría reducir la disponibilidad para otras especies. Por ejemplo, se ha estimado que el polen total recolectado por un apiario de 40 colmenas durante tres temporadas de verano equivale al polen requerido por cuatro millones de larvas de *Megachile rotundata* (Cane y Tepedino 2016). Como sugieren los autores, estos valores representan una disminución de la disponibilidad de recursos si consideramos que ciertas especies de abejas silvestres necesitan remover prácticamente todo el polen disponible por día de aquellas plantas que utilizan para que

las mismas estén representadas por poblaciones viables (Schlindwein et al. 2005; Larsson 2006; Larsson y Franzén 2007; Cane y Tepedino 2016). Los impactos de dicha competencia dependen del nivel de abundancia de la abeja melífera, ocurriendo en sitios donde esta especie es nativa y ha coevolucionado con las especies afectadas (Tabla 1; Fig. 1). También dependen del contexto ambiental en relación con la oferta de recursos y la ecología de las abejas silvestres, ya que en sitios donde haya otros recursos disponibles y las abejas puedan desplazarse para utilizarlos, la competencia se verá mitigada.

Numerosos trabajos muestran evidencia indirecta sobre competencia por recursos, ya sea en el solapamiento de recursos tróficos (Aizen y Feinsenger 1994; Steffan-Dewenter y Tschamtko 2000), disminución en la frecuencia de visitas de otras abejas (Aizen y Feinsenger 1994, Shavit y Ne'eman 2009), cambios en el uso de recursos utilizados por abejas nativas (Roubik y Villanueva-Gutiérrez 2009) y relaciones negativas entre la abundancia o densidad de la abeja melífera y la de abejas nativas (Kato et al. 1999; Thomson 2016). Si bien estos trabajos son sumamente valiosos, están basados en medidas indirectas del fitness o eficacia biológica que impiden concluir si dichos cambios están relacionados al crecimiento, la supervivencia y la reproducción de otras abejas (Paine 2004).

Paine (2004) revisó nueve trabajos que incluían mediciones directas del "fitness" (i.e. variables vinculadas a la supervivencia, reproducción o tamaño poblacional) de la presencia/abundancia de la abeja melífera sobre otras abejas, encontrando efectos significativos en cinco estudios, dos mostrando efectos positivos (Australia) y tres negativos (Alemania, Australia y Estados Unidos), atribuyendo estos últimos a la competencia por recursos (Sugden y Pyke 1991; Thoenes 1993; Evertz 1995). Por otro lado, estudios de largo plazo sobre el impacto de la introducción de la abeja africanizada en Guayana Francesa, Panamá y México basados en los resultados de trampas nido (medida directa), muestran que no hubo efectos negativos sobre las poblaciones de abejas nativas; a pesar de haberse registrado notoriamente cambios en su forrajeo probablemente como una muestra de adaptación (Roubik 2009). En un estudio experimental en Estados Unidos, la proximidad de nidos de *Bombus occidentalis* a colmenas de la abeja melífera estaba relacionada a variaciones negativas en atributos reproductivos como la disminución del tamaño medio de las reinas (Thomson 2004). Otro estudio experimental en Reino Unido encontró una reducción en la reproducción de *Bombus terrestris* vinculada a la proximidad con colmenas (Elbgami et al. 2014). En Australia, en sitios con apicultura, el número de nidos de *Hylaeus alcyoneus* (Colletidae) era 23% menor que en sitios donde no se realizaba (Paine y Roberts 2005). El paisaje puede ser un factor importante: el emplazamiento de colmenas en ambientes agrícolas homogéneos (menos del 2% de pasturas semi-naturales) tuvo efectos negativos sobre la densidad total de *Bombus*, no habiéndose registrado dicha respuesta en ambientes heterogéneos (aunque en estos últimos se registró una reducción en la abundancia proporcional de especies de tórax pequeño, con rangos de forrajeo más limitado) (Herbertsson et al. 2016). La causa sería la competencia al inicio de la temporada de floración de cultivos (Lindström et al. 2016). Eso significa que la heterogeneidad del paisaje permite aliviar la competencia entre la abeja melífera y los aborjorros debido a una mayor oferta de recursos florales.

Otro tipo de recurso por el cual la abeja melífera podría competir con otras especies de abejas son los sitios de nidificación. Sin embargo, se ha sugerido que no sería frecuente ya que la abeja melífera en condiciones silvestres nidifica generalmente en cavidades ubicadas en árboles, mientras que la mayoría de las abejas construyen sus nidos excavando en el suelo (Butz Huryn 1997; Goulson 2003; Michener 2007).

Competencia por interferencia

La competencia por interferencia ocurre cuando una abeja tiene un comportamiento agresivo hacia otras especies durante el forrajeo o mediante el pillaje de nidos (i.e. robo de néctar y polen). La abeja melífera usualmente no es una especie agresiva (Mendes do Carmo y Franceschinelli 2004; Paine 2004; Torné-Noguera 2016),

habiéndose observado dicho comportamiento en pocos estudios y con una baja incidencia. Martins (2004) registró eventos esporádicos de desplazamiento de abejas silvestres por abejas melíferas cuando la superposición en el uso de los recursos era alta. El comportamiento agresivo también se ha visto hacia especies de *Bombus* durante el robo de néctar (Holmes 1964; Butz Huryn 1997). Un caso excepcional lo constituye el estudio de Gross y Mackay (1998) en Australia, en el cual la abeja melífera desplazaba la mayoría de veces (73%) a las abejas nativas cuando ambas interactuaban al visitar flores de la especie *Melastoma affine*. Hay también registros que muestran que al momento de arribar a la región de Gorotire, Pará, en Brasil, las abejas africanizadas solían “robar” nidos de abejas sin aguijón; aunque la importancia relativa de este fenómeno no es clara (Posey y Camargo 1985; Pedro y Camargo 1991). Sin embargo, este comportamiento agresivo disminuyó con el tiempo. Según nuestro conocimiento, este es el único reporte existente de pillaje en nidos de abejas silvestres.

Otra forma potencial de competencia directa podría darse cuando la marca aromática que deja la abeja melífera al visitar flores (Giurfa y Núñez 1992), condiciona el comportamiento de otras especies de abejas. Sin embargo, actualmente resulta difícil delimitar la importancia de este fenómeno, ya que se conoce poco sobre el reconocimiento de dichas marcas entre géneros y familias de abejas (Gawleta et al. 2005).

A excepción de unos pocos casos, la competencia de la abeja melífera con otras especies de abejas mediante la interferencia no es relevante. Es probable que los casos de agresividad fueran impulsados por una escasez de recursos (Butz Huryn 1997). Sin embargo, aún queda por determinar el efecto de las marcas aromáticas en el comportamiento de otras especies de abejas.

Transmisión de patógenos

Las colmenas de la abeja melífera albergan varios microorganismos benéficos, pero también parásitos, patógenos y virus (Anderson et al. 2011). Hasta la década de 1980, las infecciones virales de las abejas eran consideradas generalmente inofensivas. Pero desde la transmisión del ácaro *Varroa destructor* de las abejas asiáticas *Apis cerana* a la abeja melífera y su propagación mundial, aumento significativamente la cantidad de infecciones virales y de muerte de colmenas (Aubert et al. 2008). Actualmente, mundialmente se conocen 24 virus que pueden infectar a las abejas melíferas globalmente (McMenamin y Genersch 2015). El ácaro *Varroa destructor* es un vector de diferentes virus, que se multiplican en él y después se inoculan en las larvas y adultos de la abeja melífera en gran cantidad (Genersch y Aubert 2010; McMenamin y Genersch 2015). También el parásito *Nosema ceranae* se transfirió de la abeja asiática a la abeja melífera, causando numerosas pérdidas de colmenas (Higes et al. 2006; 2010). Sin embargo, la abeja melífera no siempre es la víctima: la importación y el despliegue de las abejas melíferas en altas densidades pueden ser responsables de la introducción de parásitos exógenos o de un cambio en la dinámica de los parásitos nativos, que pueden aumentar la prevalencia de muchas enfermedades en las abejas silvestres (Goulson 2003; Fürst et al. 2014; Graystock et al. 2016). La transmisión de patógenos se favorece por los contactos físicos entre las abejas, especialmente durante la visita a las flores (Durrer y Schmid-Hempel 1994; McArt et al. 2014; Graystock et al. 2016).

En Europa, América del Norte y Japón, aproximadamente la mitad de los virus de la abeja melífera fueron detectados en 14 especies de abejorros (*Bombus* spp.) y de abejas silvestres de diferentes géneros (Tehel et al. 2016). La abeja melífera es probablemente el principal responsable de la transmisión de estos virus a abejas silvestres (Fürst et al. 2014; Graystock et al. 2016; Tehel et al. 2016). Recientemente, se registró la presencia de *N. ceranae* en diferentes especies nativas de *Bombus* en Inglaterra, China y Argentina (Plischuk et al. 2009; Li et al. 2011; Graystock et al. 2013; 2014; 2016; Porrini et al. 2017).

Si bien la evidencia actual sugiere que la abeja melífera es efectivamente un agente de transmisión de parásitos y de enfermeda-

des, aún se desconoce en gran parte las consecuencias en las abejas silvestres. Al presente, algunos trabajos han registrado deformidades, cambios en el comportamiento, reducción de la supervivencia y contribución al colapso de colonias (Tabla 1; Fig. 1).

Impactos en plantas

La abeja melífera puede tener efectos sobre el éxito reproductivo de las plantas a través de los mecanismos relacionados con el proceso de polinización (Tabla 1; Fig. 1). Sus efectos están relacionados con el sistema reproductivo de las plantas (por ej. el nivel de autocompatibilidad), presencia/ausencia de hercogamia y dicogamia, limitación polínica y las abundancias relativas de *A. mellifera* (Hargreaves et al. 2009; Dohzono y Yokoyama 2010; Aizen et al. 2014). Por ejemplo, el tipo de comportamiento de la abeja melífera puede favorecer la geitonogamia en especies auto-compatibles. La dicogamia o hercogamia facilitan el robo de polen, ya que las funciones masculinas y femeninas se hayan separadas temporal y espacialmente, respectivamente. En situaciones de limitación polínica, el aumento de las tasas de visita debido a la presencia de la abeja melífera puede favorecer el flujo de polen. La abundancia es otro factor determinante ya que los impactos de la abeja melífera son denso-dependientes (Aizen et al. 2014), lo que explica los impactos incluso en sitios donde la abeja melífera es nativa y las plantas han coevolucionado en su presencia (Tabla 1; Fig. 1). La denso-dependencia significa que no se podrían detectar impactos si la abundancia de la abeja melífera es baja con relación a los polinizadores nativos.

En general, la abeja melífera resulta ser un polinizador menos eficiente que otros polinizadores nativos para muchas especies de plantas silvestres (Vaughton 1996; Gross y Mackay 1998; Celebrezze y Paton 2004; Larsson 2005) o cultivadas (Garibaldi et al. 2013). La menor eficiencia de la abeja melífera puede deberse en parte a la particularidad de sus estructuras para el acarreo de polen. La abeja melífera posee una estructura especializada en las patas traseras, la corbicula, para transportar una gran cantidad de polen agregado en forma de pelota (Michener 2007). En consecuencia, este polen no está disponible para la polinización, quedando solo disponibles los granos retenidos en los pelos del cuerpo. Además, su baja eficacia polinizadora puede estar asociada a una baja frecuencia de contacto con el estigma de las flores, debido al comportamiento recolector. La abeja melífera tiene una tasa de visita a flores (número de flores por minuto visitadas) y una tasa de contacto con el estigma dos veces menor que *Osmia cornuta* (Monzón et al. 2004). Además, *O. cornuta* puede recolectar polen y néctar en condiciones ambientales más adversas (i.e. alto viento, baja luz) que la abeja melífera (Vicens y Boch 2000).

La abeja melífera es el principal visitante de flores de muchas plantas en lugares donde fue introducida, pudiendo alterar el comportamiento de los polinizadores nativos (Roubik 1991; Aizen y Feinsinger 1994, Paton 1996; Dick et al. 2003). Esto significa que, aunque la abeja melífera polinice una planta, su éxito reproductivo puede verse afectado indirectamente al desplazar polinizadores nativos más eficientes como resultado de la competencia por recursos (Gross y Mackay 1998; Celebrezze y Paton 2004; Valido et al. 2014).

Robo de polen y de néctar

El robo de polen ocurre cuando una especie animal recolecta polen de varias flores sin que haya transferencia del mismo a los estigmas (Hargreaves et al. 2009). La planta afectada tiene menos probabilidades de formar semillas, escalando este efecto a nivel poblacional debido una disminución del polen disponible para ser transferido por la propia abeja melífera u otros polinizadores. La abeja melífera es la especie con más registros de robo de polen para sitios donde no es nativa (Hargreaves et al. 2009). Mendes do Carmo et al. (2004) observaron que la abeja melífera visita solo las flores masculinas de la planta dioica *Clusia arrodée* (Clusiaceae), robando en promedio el 99% del polen y disminuyendo así

el fitness masculino y femenino, al dejar muy poco disponible polen para otras abejas que si visitan ambos tipos de flores. El robo de polen también ocurre por remoción del polen depositado en el estigma por otras abejas. En Australia, se observó que la abeja melífera sólo recolectaba polen de los estigmas del arbusto *Melastoma affine* (Melastomataceae) y que aquellas flores cuyo último visitante eran abejas melíferas presentaron menos granos de polen en sus estigmas y menor tasa de producción de frutos y de semillas que aquellas flores cuyos últimos visitantes eran abejas nativas (Gross y Mackay 1998). En otra especie australiana, *Grevillea macleayana* (Proteaceae), con presentación secundaria de polen, Vaughton (1996) observó una menor tasa de producción de frutos relacionado a la remoción de una gran cantidad de polen directamente del estilo por parte de la abeja melífera, lo que reduce las oportunidades de autofecundación. Sin embargo, este proceso también puede darse en sistemas donde la abeja melífera es nativa y las plantas coevolucionaron en su presencia. En Sudáfrica, la adición de colmenas produce un aumento en la remoción de polen de las anteras de flores de *Aloe maculata* (Xanthorrhoeaceae) y una reducción en la deposición de polen sobre los estigmas (Hargreaves et al. 2010).

El robo de néctar se ha registrado principalmente mediante el robo secundario, al utilizar la abeja melífera perforaciones hechas por robadores primarios. El robo de néctar puede alterar la reproducción de plantas directamente (por ej. al estimular una mayor producción de néctar y la reasignación de recursos) o indirectamente (por ej. al afectar el comportamiento de polinizadores por tornarse las flores menos atractivas) (Irwin et al. 2010). En una revisión de 315 reportes de robo secundario, el 18 % correspondían a la abeja melífera, registrándose la mayoría en plantas silvestres y en sitios donde ésta era nativa o exótica (Irwin et al. 2010). En general, resulta difícil delimitar las consecuencias del robo secundario de néctar ya que generalmente se estima en conjunto con los efectos del robo primario (Irwin et al. 2010; Richman et al. 2017). En Brasil, el robo de néctar de flores de *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) estuvo relacionado con un aumento en el aborto de flores, lo cual podría disminuir las visitas de polinizadores legítimos (Carbonari et al. 2009). En cultivos de *Vaccinium ashei* (Ericaceae), el número de semillas por baya era menor en aquellas flores que sufrieron robo secundario por la abeja melífera que aquellas sujetas solo a robo primario (Dedek y Delaplane 2004). Si bien constituye un ejemplo en cultivo, muestra que el robo secundario puede tener consecuencias *per se*. Sin embargo, el robo de néctar asociado a *A. mellifera* no siempre podría tener efectos negativos netos en el fitness de una planta. En Estados Unidos, la abeja melífera roba néctar de la especie *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) pero sin efectos aparentes en su éxito reproductivo (Rust 1979). Por otro lado, como la abeja melífera si contribuye a la polinización de esta especie, su efecto final sería positivo.

El robo de polen es un proceso asociado principalmente a la abeja melífera, que ha demostrado tener efectos negativos sobre la reproducción de las plantas. El robo de néctar en plantas silvestres se encuentra relativamente menos asociado a esta especie, es mayoritariamente de tipo secundario y las consecuencias *per se* aún no se han establecido claramente.

Incremento de la abundancia del “pool” de polinizadores

Si bien un polinizador exótico puede ser menos eficiente que uno nativo, su abundancia y una alta tasa de visita asociada podrían compensar esto, volviéndolo un polinizador eficaz (Madjidian et al. 2008). Esto podría resultar ventajoso para las plantas, particularmente si la cantidad de polen que reciben es inferior a la cantidad necesaria para obtener el máximo éxito reproductivo (limitación polínica); lo cual podría deberse a una reducción en las poblaciones de polinizadores nativos.

En los Andes, la principal especie polinizadora de la orquídea *Chloraea virescens* (Orchidaceae), el abejorro *Bombus dahlbomii*, se encuentra en declinación. A pesar de esto, la introducción de la abeja melífera (y de *Bombus terrestris*) ha promovido la producción

de frutos a valores relativamente altos para este grupo de plantas (66% frutos formados/inflorescencia) (Sanguinetti y Singer 2014). En ambientes disturbados de bosques tropicales amazónicos, la abeja africanizada es la principal especie polinizadora del árbol *Dinizia excelsa* (Fabaceae) (Dick et al. 2003). La tasa de producción de semillas de esta especie es mayor en los ambientes fragmentados y en pasturas que en ambientes de bosque continuo, donde son más frecuentes las abejas nativas. En este caso, la abeja africanizada también ha permitido el flujo de polen a largas distancias, manteniendo así la estructura genética de la población y mitigando los efectos de la fragmentación (Dick 2001). Aizen y Feinsinger (1994) también sugieren que la abeja africanizada podría compensar la disminución de polinizadores nativos en ambientes fragmentados. Roubik y Villanueva-Gutiérrez (2009) atribuyen el aumento en abundancia de árboles del género *Pouteria* (Sapotaceae) a la introducción de la abeja africanizada, quien contribuye al servicio de polinización.

Un incremento del pool de polinizadores, resultado de la introducción la abeja melífera, puede provocar cambios evolutivos en la flora nativa. En China, la apicultura ha demostrado ser un factor de selección para la herbácea *Saussurea nigrescens* (Asteraceae): aquellas plantas próximas a apiarios tenían atributos florales distintos a plantas ubicadas a mayores distancias, particularmente una menor producción de néctar (Mu et al. 2014). La disminución evolutiva del volumen de néctar, en aproximadamente 30 años, se asocia a un incremento de la densidad de polinizadores, lo cual reduce la competencia entre plantas por sus visitas mediante una mayor producción de néctar (Mu et al. 2014).

A pesar de ser un polinizador menos eficiente que otras especies de abejas nativas, la abeja melífera puede contribuir a la polinización de plantas silvestres en especial en situaciones donde el flujo de polen se vea reducido. Estos cambios en el servicio de polinización han demostrado poder incrementar el éxito reproductivo de las plantas, afectar la estructura genética poblacional y, más recientemente, provocar cambios evolutivos.

Mayor deposición de polen heteroespecífico

Se ha sugerido que los polinizadores exóticos pueden aumentar la deposición de polen heteroespecífico (Traveset y Richardson 2006), lo cual puede alterar el fitness femenino y fitness masculino de una planta (McGuire y Armbruster 1991; Aizen y Harder 2007). El generalismo en el uso de plantas de la abeja melífera sumado al alto número de abejas que forrajean en una comunidad parecería respaldar esta idea en un principio. Sin embargo, si bien las colonias de la abeja melífera usan una gran variedad de plantas para su alimentación diaria (Requier et al. 2015), el comportamiento de constancia floral de estas últimas, es decir la fidelidad de una abeja melífera en el uso de una sola especie de planta durante su vuelo de forrajeo (Grüter y Ratnieks 2011), limitaría la deposición de polen heteroespecífico (Butz Huryñ 1997; Kwak 1998). En oposición, Marrero et al. (2016) atribuyen el aumento en la proporción de polen heteroespecífico en estigmas en sitios con uso agrícola a la presencia de polinizadores (principalmente la abeja melífera) y malezas exóticas. Sin embargo, según nuestro conocimiento no existe ningún trabajo que haya evaluado explícitamente como un aumento en la abundancia de esta especie se correlaciona con un aumento en la deposición de polen heteroespecífico.

Aumento de la geitonogamia

Aunque las abejas melíferas forrajean en una gran variedad de plantas, las mismas tienden a visitar varias flores de un individuo o de una inflorescencia, más que visitar distintos individuos (Paton 1997; England et al. 2001; Dupont et al. 2004). Este comportamiento de alta constancia floral podría promover la geitonogamia y reducir el intercambio genético, pudiendo provocar en última instancia un cambio en la estructura genética en la población. Las consecuencias de este proceso se han observado principalmente en especies polinizadas por aves, donde el comportamiento de estas promueve la xenogamia y mayores tasas de cruzamiento genético

Tabla 1. Variable observada (efecto) y mecanismos asociados que fueron registrados frente a la introducción y aumento en abundancia de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales.**Table 1.** Observed variable (effect) and associated mechanisms on plants and wild bees in natural habitats caused by the introduction of honeybee and an increase in its abundance.

	Mecanismo	Variable observada	Referencia	Sitio de estudio	<i>A. mellifera</i> status
Abejas	Competencia por interferencia	<ul style="list-style-type: none"> • Cambios en el comportamiento (1,2) 	(1) Gross y Mackay 1998	Australia	Exótica
			(2) Martins 2004	Kenya	Nativa
	Competencia por recursos	<ul style="list-style-type: none"> • Cambios en el comportamiento (3,5,9) • Reducción en el número de nidos (4) • Disminución del éxito reproductivo (3,6) • Disminución de la abundancia o densidad (7,8) 	(3) Thomson 2004	Estados Unidos	Exótica
			(4) Paini y Roberts 2005	Australia	Exótica
			(5) Roubik y Villanueva-Gutiérrez 2009	México	Exótica
			(6) Elbgami et al. 2014	Reino Unido	Nativa
			(7) Thomson 2016	Estados Unidos	Exótica
			(8) Torné-Noguera et al. 2016	España	Nativa
			(9) Magrach et al. 2017	España	Nativa
	Transmisión parásitos y de patógenos	<ul style="list-style-type: none"> • Contribución al colapso de colonias (10) • Cambios en el comportamiento (11) • Reducción en la supervivencia (11,12) • Deformidades (12) 	(10) Kojima et al. 2011	Japón	Exótica
			(11) Graystock et al. 2013	Reino Unido	Nativa
			(12) Fürst et al. 2014	Reino Unido y la Isla de Man	Nativa
Plantas	Robo de polen y/o néctar	<ul style="list-style-type: none"> • Reducción en la tasa de producción de frutos y/o de semillas (1,13,14,16) • Reducción del polen depositado en estigmas (13,16) • Cambios en el comportamiento y eficiencia de los polinizadores (14) • Disminución del polen disponible en el sistema (14,16) • Aborto de flores (15) 	(13) Vaughton 1996	Australia	Exótica
			(14) Mendes do Carmo y Franceschinelli 2004	Brasil	Exótica
			(15) Carbonari et al. 2009	Brasil	Exótica
			(16) Hargreaves et al. 2010	Sudáfrica	Nativa
	Incremento de la abundancia del pool de polinizadores	<ul style="list-style-type: none"> • Incremento de la abundancia (5) • Incremento de los niveles de entrecruzamiento genético (17) • Incremento de la tasa de producción de frutos y/o semillas (17,18,19) • Selección de atributos florales (19) 	(17) Dick 2001	Brasil	Exótica
			(18) Sanguinetti y Singer 2014	Argentina	Exótica
			(19) Mu et al. 2014	China	Exótica
	Promoción de la geitonogamia	<ul style="list-style-type: none"> • Reducción en la tasa de producción de frutos y/o semillas (9) • Reducción en los niveles de entrecruzamiento genético (20,21) • Disminución en la supervivencia de plántulas (22) 	(20) England et al. 2001	Australia	Exótica
			(21) Whelan et al. 2009	Australia	Exótica
			(22) Valido et al. 2014	España	Nativa

en oposición la abeja melífera. Después de la introducción de la abeja melífera en Australia, ésta se convirtió en la principal especie visitante del arbusto *Grevillea macleayana*. Sin embargo, en este caso la presencia de la abeja melífera está asociada a un incremento de la autofecundación y la menor visita o exclusión de aves a sus flores, a una disminución en las tasas de entrecruzamiento (England et al. 2001). En consecuencia, la abeja melífera está alterando el flujo de polen, lo cual puede afectar la estructura genética dentro y entre poblaciones (England et al. 2001; Dupont et al. 2004; Whelan et al. 2009).

En España, se estudiaron dos poblaciones de la especie *Echium wildpretii* (Boraginaceae), una con una alta presencia de la abeja melífera y otra con baja abundancia, pero una mayor presencia de polinizadores nativos. Si bien no se detectaron diferencias en el número y viabilidad de semillas entre ambas poblaciones, se observó una disminución de la supervivencia de las plántulas de semillas provenientes de cruzamientos geitonógamos (Sedlacek et al. 2012; Valido et al. 2014). Otro estudio en España de la especie *Cistus crispus* (Cistaceae) demostró que el incremento de la tasa de visita de abeja melífera reduce la tasa de producción de semillas, probablemente debido a un incremento de la deposición de polen entre individuos muy relacionados genéticamente (Magrath et al. 2017).

Los efectos detrimentales de un incremento de la geitonogamia podrían verse aminorados en aquellos casos en que la abeja melífera no disturbe el comportamiento de los polinizadores nativos y estos compensen mediante un mayor flujo de polen como se ha observado en especies polinizadas por aves (Dohzono y Yokoyama 2010). Sin embargo, podrían verse exacerbados en aquellos casos en que la abeja melífera desplace además a polinizadores nativos más eficientes o sus poblaciones se encuentren reducidas.

Impactos en redes plantas-polinizadores

La gran densidad de abejas melíferas puede tener efectos a nivel de la comunidad con una modificación en la abundancia, diversidad y composición de especies de los ensamblajes de abejas (Kato et al. 1999; Goulson y Sparrow 2008; Elbgami et al. 2014; Herbertsson et al. 2016; Torné-Noguera et al. 2016). Ciertas especies de abejas solitarias pueden cambiar las familias de plantas que utilizan para competir con las abejas exóticas, como se ha observado en zonas tropicales con la introducción de las abejas africanizadas (Roubik y Villanueva-Gutiérrez 2009).

Estas alteraciones en la comunidad de polinizadores nativos y en su comportamiento pueden tener efectos indirectos sobre las especies de plantas (Traveset y Richardson 2006; Dohzono y Yokoyama 2010) y representar un cambio importante en el servicio de polinización de estas especies, afectando negativamente el éxito reproductivo (Hansen et al. 2002; Valido et al. 2002; Valido et al. 2014). Al final, las mismas pueden modificar las relaciones de interacción entre plantas y polinizadores. Estas interacciones se pueden estudiar a escala de comunidad con el análisis de las redes de interacciones mutualistas bipartitas (ver Blüthgen et al. 2006; Dormann et al. 2009; Dormann 2011).

En los últimos años ocurrió una explosión de trabajos sobre redes planta-polinizador (Vázquez et al. 2009), pero pocos han estudiado el efecto de la densidad de la abeja melífera en estas redes (Geslin et al. 2017). Las especies super-generalistas (que tienen un alto grado de interacciones) como la abeja melífera, son generalmente muy importantes para la estabilidad y la robustez de las redes a la pérdida de otras especies, porque interactúan con múltiples grupos de plantas y abejas (Fig. 1) y aumentan la conectividad de la red (Mommott et al. 2004; Olesen et al. 2007; Vázquez et al. 2009). Efectivamente, en dos trabajos en Brasil sobre el impacto de la abeja melífera en redes, esta especie ocupó una posición central y modificó sus estructuras (Santos et al. 2012; Giannini et al. 2015). La remoción de la abeja melífera mostró una reducción del anidamiento (Santos et al. 2012; Giannini et al. 2015) y un aumento de la modularidad (Santos et al. 2012).

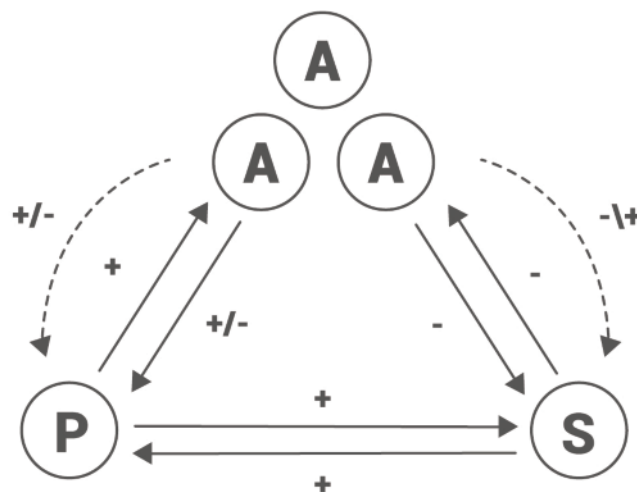


Figura 1. Efectos directos (líneas llenas) e indirectos (líneas punteadas) provocados por un aumento en la abundancia de la abeja melífera (A) sobre plantas (P) o abejas silvestres (S). Los efectos pueden ser tanto positivos (+) como negativos (-). La especie de planta (P) y la especie de abeja (S) representan un mutualismo planta-polinizador, donde el balance neto de la interacción entre ambos es positivo. Sin embargo, la introducción y un incremento de la abundancia de la abeja melífera pueden provocar que esta especie compita con la especie de abeja silvestre por polen y/o néctar de la especie de planta P. La competencia puede reducir la probabilidad de supervivencia y reproducción de la abeja silvestre (efecto directo negativo sobre S). A su vez, la presencia de la abeja melífera puede aumentar el robo de polen de la planta P, provocando una disminución del polen disponible y, en consecuencia, una reducción en la eficiencia de la polinización de esta planta por la especie de abeja silvestre; lo que puede provocar una reducción del éxito reproductivo de la planta (efecto indirecto negativo sobre P).

Figure 1. Direct (solid lines) and indirect effects (dotted lines) on plants (P) and wild bees (S) caused by an increase in honeybee abundance (A). Effects can be positive (+) and negative (-). The plant species and wild bee species represent a pollination mutualism, in which the net benefit of the interaction is positive. However, the honeybee can compete with the wild bee species if there is an increase honeybee abundance for the pollen of the plant species, affecting the wild bee growth and reproduction (direct negative effect). Also, the increase in honeybee abundance can cause an increase in pollen theft on the plant species, reducing the efficiency on pollination by the wild bee species, reducing the plant's reproductive success (negative indirect effect).

Otro estudio basado en redes del sur de los Andes y dos islas oceánicas mostró que, si bien la conectividad de la red no varió, el número de interacciones entre polinizadores nativos y las plantas disminuyó debido a que la abeja melífera concentró la mayoría de los enlaces (Aizen et al. 2008). En cambio, en España Valido et al. (2011) registró una reducción de la conectividad debido a que el número de polinizadores disminuía frente a un aumento en la abundancia de la abeja melífera mientras que el anidamiento aumentaba. Modificaciones en el comportamiento de la abeja melífera en presencia de una especie de planta exótica también tuvo efectos sobre la identidad de las interacciones en redes de matorrales del Mediterráneo (Montero-Castaño y Vilà 2017).

El riesgo radica en que estos cambios estructurales y de identidad de las interacciones pueden afectar el funcionamiento de la red, alterando la dinámica ecológica y evolutiva de ciertas especies (Aizen et al. 2008; Santos et al. 2012; Montero-Castaño y Vilà 2016). La introducción de la abeja melífera en las redes puede también facilitar la integración de especies de plantas exóticas y/o invasoras, debido a (i) como especie super-generalista puede visitar tanto especies de plantas de su lugar de origen como en sitios donde ha sido introducida; y (ii) porque las plantas invasoras producen una gran cantidad de néctar y/o polen, favoreciendo las interacciones con polinizadores introducidos, generalmente especies sociales y generalistas como la abeja melífera (Goulson 2003; Mo-

rales et al. 2009; Traveset y Richardson 2014). Por ejemplo, la planta arroyuela (*Lythrum salicaria*, Lythraceae), nativa de Eurasia, es una de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo (Invasive Species Specialist Group, ISSG 2015), siendo uno de sus mayores polinizadores la abeja melífera (Mai et al. 1992). En Estados Unidos, la abeja melífera contribuye a la producción de semillas viables, lo que favorecería el establecimiento y propagación de esta especie (Barthell et al. 2001).

A pesar de ciertos avances, nuestro conocimiento sobre el impacto de la abeja melífera sobre las comunidades de abejas silvestres, las redes de interacción y el servicio de polinización de las plantas aún sigue siendo incierto.

El rol del medio ambiente

El efecto de la abeja melífera puede variar con factores del ambiente como la temperatura o la diversidad de plantas (Giannini et al. 2015). La “fuerza” de la abeja melífera, es decir, la dependencia de las plantas a la abeja melífera en una red planta-polinizador (Dormann et al. 2011) disminuye con el aumento de la temperatura y la disminución del número de especies de plantas en la red (Giannini et al. 2015). Además, los impactos asociados a la abeja melífera pueden variar en medios ambientes más sensibles como las islas, las áreas protegidas o las resultantes de áreas naturales en paisajes agrícolas intensivos (Myers et al. 2000; Geslin et al. 2017).

Las islas parecen ser más vulnerables a las invasiones e introducciones de nuevas especies en razón de una baja riqueza de especies, una gran proporción de especies endémicas y la menor complejidad de sus ecosistemas (Myers et al. 2000). Generalmente, los casos de extinción de especies nativas en ecosistemas insulares son consecuencia de un efecto directo de depredación o patógenos (Sax y Gaines 2008; Kaiser-Bunbury et al. 2010). Pero la competencia por recursos puede tener un efecto indirecto sobre el fitness de los individuos que, al final puede conducir a una extinción de especies nativas (Sugijura 2016). Algunos casos de efectos negativos de la introducción de la abeja melífera sobre las comunidades de polinizadores y plantas han sido identificados o reconocidos como potenciales en sistemas insulares oceánicos de diferentes tamaños, como los archipiélagos oceánicos de Bonin (Kato et al. 1999), Mauritius (Hansen et al. 2002), Canaria (Dupont et al. 2004; Valido et al. 2011) y Hawai (Miller et al. 2015). Sin embargo, estos son efectos difíciles de evaluar especialmente en pequeñas islas debido a la falta potencial de sitios de control sin la abeja melífera (Dupont et al. 2004).

En los paisajes agrícolas, existen muchas perturbaciones ambientales sobre las comunidades nativas de polinizadores y plantas debido a las prácticas intensivas en cultivos, inestables en el tiempo y el espacio. En consecuencia, las áreas remanentes de hábitat natural (las más favorables a las especies nativas de abejas) son poco numerosas, aisladas, de pequeño tamaño y con una diversidad limitada de flores (aunque es más alta que en los cultivos). Además, muchos tratamientos mecánicos y químicos tienen como objetivo limitar las especies vegetales no-cultivadas por su potencial perjudicial como malezas para los cultivos. En este contexto, los impactos asociados a la introducción masiva de una especie en las comunidades pueden verse exacerbados (Geslin et al. 2017). Actualmente, el manejo de las colmenas de abeja melífera por el servicio de polinización consiste en una saturación de los cultivos (Garibaldi et al. 2017). Como resultado, una parte de las forrajeadoras van a visitar especies plantas en áreas aledañas a los cultivos, durante o después de su floración, con consecuencias importantes sobre las comunidades de plantas y polinizadores y sus interacciones (Magrath et al. 2017; Geslin et al. 2017).

También el comportamiento y las características morfológicas de las especies de abejas silvestres pueden modular el impacto de la abeja melífera sobre ellas. Las abejas pequeñas con rangos de forrajeo limitado, especialistas o cleptoparasitas (que depende de otras especies de abejas para la obtención de recursos) serían más

vulnerables a la introducción de especies exótica e invasoras como la abeja melífera y a los cambios de interacciones entre especies planta-polinizador (Roubik y Villanueva-Gutiérrez 2009; Herbertsson et al. 2016).

En consecuencia, es importante de estudiar el efecto de la introducción de la abeja melífera en distintos contextos ambientales, y de medir su impacto al nivel de la comunidad, pero también al nivel de especies nativas que pueden tener distintas respuestas debido a sus características morfológicas y comportamentales específicas.

Síntesis y perspectivas

Los efectos directos de la presencia de la abeja melífera sobre otras especies de abejas han demostrado ser hasta ahora en gran parte negativos debido a la competencia por néctar y/o polen, pudiendo afectar su crecimiento, reproducción y supervivencia (Thomson 2004; Elbgami et al. 2014; Herbertsson et al. 2016; Thomson 2016). Dicha respuesta depende de la oferta de recursos, la que a su vez está determinada por el contexto ambiental y características de la especie en cuestión, ya que las abejas pueden evitar este tipo de competencia al desplazarse o utilizar otros recursos (Roubik 2009; Herbertsson et al. 2016). Efectos negativos incluso en zonas donde la especie es nativa, muestran que este es un proceso denso-dependiente. La competencia por interferencia y sitios de nidificación no ha demostrado ser relevante. En los últimos años se ha generado mucha evidencia en torno a la transmisión de parásitos y de patógenos de la abeja melífera a otras especies de abejas, pero aún falta conocerlas consecuencias en su fitness (Goulson 2003; Potts et al. 2010). En plantas los efectos directos pueden ser tanto negativos como positivos, siendo relevante el contexto ecológico en relación con el flujo de polen y el sistema de reproducción particular (Dick et al. 2003; Sanguinetti y Singer 2014; Dohzono y Yokoyama 2010). El registro de impactos en zonas donde la abeja melífera es nativa y las plantas han coevolucionado en su presencia muestran que los efectos en plantas también son denso-dependientes. Es necesario determinar si un aumento en la densidad la abeja melífera puede provocar un aumento de la deposición de polen heteroespecífico. Otros aspectos a profundizar son las alteraciones en la estructura genética de las poblaciones y si los cambios en la tasa de producción de frutos y semillas se traducen en cambios demográficos que puedan afectar las poblaciones de plantas (Dohzono y Yokoyama 2010; Aizen et al. 2014). La nueva evidencia en torno a cambios evolutivos sugiere que los impactos pueden tener efectos de este tipo incluso a corto plazo.

Estos efectos pueden traducirse en cambios en la comunidad de abejas y sus interacciones con las plantas, aunque probablemente por su complejidad muy pocos trabajos han estudiado los cambios a esta escala (Valido et al. 2004; Roubik 2009). La facilitación del establecimiento y propagación de especies exóticas es un claro ejemplo de la importancia de impactos a esta escala. Si bien la presencia de la abeja melífera ha demostrado ser capaz de modificar la estructura de las redes planta-polinizador e identidad de las interacciones (Aizen et al. 2008; Valido et al. 2011; Santos et al. 2012; Giannini et al. 2015), aún se desconoce si estos cambios pueden alterar su funcionalidad, es decir, el servicio de polinización.

La evidencia sugiere que ciertos sitios tienen características que vuelven a las comunidades de plantas y abejas silvestres más vulnerables a la introducción de la abeja melífera como ser las islas o las áreas naturales aledañas a los cultivos. Estas características interactúan con la de las especies determinando su respuesta a la presencia de la abeja melífera: abejas con un amplio rango de forrajeo pueden utilizar otras especies de plantas para evitar la competencia de la abeja melífera si la disponibilidad de recursos lo permite. Trabajos recientes han avanzado en la determinación de atributos relacionados a las características del ambiente y de las abejas silvestres y plantas con valor predictivo.

La abeja melífera es una especie sumamente beneficiosa y la evidencia muestra que puede tener impactos positivos en ecosistemas naturales claramente en plantas. Sin embargo, el hecho de que los impactos en abejas silvestres sean casi todos negativos exige evaluar cuidadosamente la introducción de colmenas en áreas naturales o semi-naturales; especialmente ahora que ha sido identificada como un importante transmisor de parásitos y patógenos.

Agradecimientos

Agradecemos a Ignasi Bartomeus y Jordi Bosch por la invitación a participar en el presente volumen de la revista Ecosistemas. A Georg Andersson y los revisores por sus valiosos comentarios. A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2012-1079) por el financiamiento.

Referencias

- Aizen, M.A., Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano'. *Ecological applications* 4(2): 378-392.
- Aizen, M.A., Harder, L. 2007. Expanding the Limits of the Pollen-Limitation Concept: Effects of Pollen Quantity and Quality. *Ecology* 88(2): 271-281.
- Aizen, M.A., Morales, C.L., Morales, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biol* 6(2): e31.
- 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(2): 322-328.
- Anderson, K.E., Sheehan, T.H., Eckholm, B.J., Mott, B.M., Degrandi-Hoffman, G. 2011. An emerging paradigm of colony health: microbial balance of the honey bee and hive (*Apis mellifera*). *Insectes Sociaux* 58(4): 431-444.
- Aubert, M., Ball, B., Fries, I., Moritz, R.F.A., Milani, N., Bernardinelli, I. 2008. *Virology and the honey bee*. European Commission Directorate-General for Research, Bruselas, Bélgica.
- Barthell, J.F., Randall, J.M., Thorp, R.W., Wenner, A.M. 2001. Promotion of Seed Set in Yellow Star-Thistle by Honey Bees: Evidence of an Invasive Mutualism. *Ecological Applications* 11: 1870-1883.
- Bebber, D.P., Ramotowski, M.A., Gurr, S.J. 2013. Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nature climate change* 3(11): 985-988.
- Beekman, M., Ratnieks, F.L.W. 2000. Long-range foraging by the honeybee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology* 14(4): 490-496.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Blüthgen, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology* 6(1): 9.
- Butz Huryn, V.M. 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. *Quarterly Review of Biology* 72: 275-297.
- Cane, J.H., Tepedino, V.J. 2016. Gauging the Effect of Honey Bee Pollen Collection on Native Bee Communities. *Conservation Letters* 10(2): 205-210.
- Carbonari, V., Polatto, L.P., Alves Junior, V.V. 2009. Evaluation of the impact on *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) flowers due to nectar robbery by *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). *Sociobiology* 54(2): 373-382.
- Celebrezze, T., Paton, D.C. 2004. Do introduced honeybees (*Apis mellifera*, Hymenoptera) provide full pollination service to bird adapted Australian plants with small flowers? An experimental study of *Brachyloma ericoides* (Epacridaceae). *Austral Ecology* 29(2): 129-136.
- Dedej, S., Delaplane, K.S. 2004. Nectar-robbing carpenter bees reduce seed-setting capability of honey bees (Hymenoptera: Apidae) in rabbit-eye blueberry, *Vaccinium ashei*, 'Climax'. *Environmental Entomology* 33(1): 100-106.
- Delaplane, K.S., Mayer, D.F. 2000. *Crop Pollination by Bees*. CABI Publishing, Nueva York, Estados Unidos.
- Dick, C.W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268(1483): 2391-2396.
- Dick, C.W., Etchelecu, G., Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology* 12(3): 753-764.
- Dohzono, I., Yokoyama, J. 2010. Impacts of alien bees on native plant-pollinator relationships: A review with special emphasis on plant reproduction. *Applied Entomology and Zoology* 45(1): 37-47.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., Gruber, B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2: 7-24
- Dormann, C.F. 2011. How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology* 1(1): 1.
- Dupont, Y.L., Hansen, D.M., Valido, A., Olesen, J.M. 2004. Impact of introduced honey bees on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *Biological Conservation* 118(3): 301-311.
- Durrer, S., Schmid-Hempel, P. 1994. Shared use of flowers leads to horizontal pathogen transmission. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 258(1353): 299-302.
- Ehrenfeld, J.G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41: 59-80.
- Elbgami, T., Kunin, W.E., Hughes, W.O.H., Biesmeijer, J.C. 2014. The effect of proximity to a honeybee apiary on bumblebee colony fitness, development, and performance. *Apidologie* 45: 504-513.
- England, P.R., Beynon, F., Ayre, D.J., Whelan, R.J. 2001. A Molecular Genetic Assessment of Mating System Variation in a Naturally Bird Pollinated Shrub: Contributions from Birds and Introduced Honeybees. *Conservation Biology* 15(6): 1645-1655.
- Evertz, S. 1995. Inter-specific competition amongst honey-bees and solitary wild bees. *Natur Landschaft* 70: 165-172.
- 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(7488): 364-366.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A. et al. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 339: 1608-1611.
- Garibaldi, L.A., Requier, F., Rollin, O., Andersson, G.K. 2017. Towards an integrated species and habitat management of crop pollination. *Current Opinion in Insect Science* 21: 105-114.
- Gawleta, N., Zimmermann, Y., Eltz, T. 2005. Repellent foraging scent recognition across bee families. *Apidologie* 36(3): 325-330.
- Genersch, E., Aubert, M. 2010. Emerging and re-emerging viruses of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Veterinary research* 41(6): 54.
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M. et al. 2017. Massively introduced managed species and their consequences for plant-pollinator interactions. *Advances in Ecological Research* 57: 147-199.
- Giannini, T.C., Garibaldi, L.A., Acosta, A.L., Silva, J.S., Maia, K.P., Saraiva, A.M., et al. 2015. Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks. *PLoS one* 10(9): e0137198.
- Giurfa, M., Núñez, J.A. 1992. Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. *Oecologia* 89(1): 113-117.
- Goulson, D. 2003. Effects of Introduced Bees on Native Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 1-26.
- Goulson, D., Sparrow, K.R. 2008. Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of insect conservation* 13(2): 177-181.
- Graystock, P., Yates, K., Darvill, B., Goulson, D., Hughes, W.O. 2013. Emerging dangers: deadly effects of an emergent parasite in a new pollinator host. *Journal of Invertebrate Pathology* 114(2): 114-119.
- Graystock, P., Goulson, D., Hughes, W.O. 2014. The relationship between managed bees and the prevalence of parasites in bumblebees. *PeerJ*: e522
- Graystock, P., Blane, E.J., McFrederick, Q.S., Goulson, D., Hughes, W.O. 2016. Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees? *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 5(1): 64-75.
- Gross, C.L., Mackay, D. 1998. Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (Melastomataceae). *Biological Conservation* 86(2): 169-178.
- Grüter, C., Ratnieks, F.L. 2011. Flower constancy in insect pollinators: Adaptive foraging behaviour or cognitive limitation? *Communicative and integrative biology* 4(6): 633-636.

- Gubler, D.J. 1998. Resurgent vector-borne diseases as a global health problem. *Emerging infectious diseases* 4(3): 442.
- 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.
- Hargreaves, A.L., Harder, L.D., Johnson, S.D. 2009. Consumptive emasculation: The ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews* 84(2): 259-276.
- Hargreaves, A.L., Harder, L.D., Johnson, S.D. 2010. Native pollen thieves reduce the reproductive success of a hermaphroditic plant, *Aloe maculata*. *Ecology* 91(6): 1693-1703.
- Herbertsson, L., Lindström, S.A., Rundlöf, M., Bommarco, R., Smith, H.G. 2016. Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic and Applied Ecology* 17: 609-616.
- Higes, M., Martín, R., Meana, A. 2006. *Nosema ceranae*, a new microsporidian parasite in honeybees in Europe. *Journal of invertebrate pathology* 92(2): 93-95.
- Higes, M., Martín-Hernández, R., Meana, A. 2010. *Nosema ceranae* in Europe: an emergent type C nosemosis. *Apidologie* 41(3): 375-392.
- Holmes, F.O. 1964. The distribution of honey bees and bumblebees on nectar-secreting plants. *American Bee Journal* 104:12-13.
- Invasive Species Specialist Group ISSG 2015. *The Global Invasive Species Database*. Disponible en: www.iucngisd.org/gisd.
- Irwin, R.E., Bronstein, J.L., Manson, J.S., Richardson, L. 2010. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41(271): e292.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C.B., Caflisch, A. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters* 13(4): 442-452.
- Kato, M., Shibata, A., Yasui, T., Nagamasu, H. 1999. Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Population Ecology* 41(2): 217-228.
- Kenis, M., Auger-Rozenberg, M.A., Roques, A., Timms, L., Pere, C., Cock, M. et al. 2009. Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions* 11(1): 21-45.
- Kojima, Y., Toki, T., Morimoto, T., Yoshiyama, M., Kimura, K., Kadowaki, T. 2011. Infestation of Japanese native honey bees by tracheal mite and virus from non-native European honey bees in Japan. *Microbial ecology* 62(4): 895-906.
- Kwak, M.M., Velterop, O., van Andel, J. 1998. Pollen and gene flow in fragmented habitats. *Applied Vegetation Science* 1(1): 37-54.
- Larsson, M. 2005. Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia* 146: 394-403.
- Larsson, M. 2006. *To bee or not to be: critical floral resources of wild-bees*. Dissertation. Universidad de Uppsala, Uppsala, Suecia.
- Larsson, M., Franzén, M. 2007. Critical resource levels of pollen for the declining bee *Andrena hattorfiana* (Hymenoptera, Andrenidae). *Biological Conservation* 134(3): 405-414.
- Li, J., Peng, W., Wu, J., Strange, J.P., Boncristiani, H., Chen, Y. 2011. Cross-species infection of deformed wing virus poses a new threat to pollinator conservation. *Journal of economic entomology* 104(3): 732-739.
- Lindström, S.A.M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Bommarco, R., Smith, H.G. 2016. Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 283(1843).
- Madjidian, J.A., Morales, C.L., Smith, H.G. 2008. Displacement of a native by an alien bumblebee: lower pollinator efficiency overcome by overwhelmingly higher visitation frequency. *Oecologia* 156(4): 835-845.
- Magrach, A., González-Varo, J. P., Boiffier, M., Vilà, M., Bartomeus, I. 2017. Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nature Ecology and Evolution* 1: 1299-1307.
- Mai, T.R., Lovett-Doust, J., Lovett-Doust, L., Mulligan, G.A. 1992. The biology of Canadian weeds. 100. *Lythrum salicaria*. *Canadian Journal of Plant Science* 72(4): 1305-1330.
- Marrero, H.J., Medan, D., Zarlavsky, G.E., Torretta, J.P. 2016. Agricultural land management negatively affects pollination service in Pampean agro-ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 218: 28-32.
- Martins, D.J. 2004. Foraging patterns of managed honeybees and wild bee species in an arid African environment: ecology, biodiversity and competition. *International Journal of Tropical Insect Science* 24(01): 105-115.
- McArt, S.H., Koch, H., Irwin, R.E., Adler, L.S. 2014. Arranging the bouquet of disease: floral traits and the transmission of plant and animal pathogens. *Ecology letters* 17(5): 624-636.
- McGuire, A.D., Armbruster, W.S. 1991. An experimental test for reproductive interactions between two sequentially blooming *Saxifraga* species (Saxifragaceae). *American Journal of Botany* 78: 214-219.
- McMenamin, A.J., Genersch, E. 2015. Honey bee colony losses and associated viruses. *Current Opinion in Insect Science* 8: 121-129.
- Memmott, J., Waser, N.M., Price, M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271(1557): 2605-2611.
- Mendes do Carmo, R.M., Franceschinelli, E.V. 2004. Introduced honeybees (*Apis mellifera*) reduce pollination success without affecting the floral resource taken by native pollinators. *Biotropica* 36(3): 317-376.
- Michener, C.D. 2007. *The Bees of the world*. 2nd Revised edition. University Press, Baltimore, Estados Unidos.
- Miller, A.E., Brosi, B.J., Magnacca, K., Daily, G.C., Pejchar, L. 2015. Pollen Carried by Native and Nonnative Bees in the Large-Scale Reforestation of Pastureland in Hawai'i: Implications for Pollination. *Pacific Science* 69(1): 67-79.
- Montero-Castaño, A., Vilà, M. 2017. Influence of the honeybee and trait similarity on the effect of a non-native plant on pollination and network rewiring. *Functional Ecology* 31(1): 142-152.
- Monzón, V.H., Bosch, J., Retana, J. 2004. Foraging behavior and pollinating effectiveness of *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae) and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) on "Comice" pear. *Apidologie* 35 : 575-585.
- Morales, C., Traveset, A., Ramírez, N. 2009. Especies invasoras y mutualismos planta-animal. En: Medel, R., Aizen, M.A., Zamora, R. (eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*, pp: 61-76. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, Chile.
- Moritz, R.F., Härtel, S., Neumann, P. 2005. Global invasions of the western honeybee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. *Ecology* 86(3): 289-301.
- Mu, J., Peng, Y., Xi, X., Wu, X., Griffin, J.N., Niklas, K.J., Sun, S. 2014. Domesticated honey bees evolutionarily reduce flower nectar volume in a Tibetan lotus. *Ecology* 95(11): 3161-3172.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L., Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(50): 19891-19896.
- Paini, D.R. 2004. Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: A review. *Austral Ecology* 29(4): 399-407.
- 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(1): 103-112.
- Paton, D.C. 1996. *Overview of feral and managed honeybees in Australia*. Australian Nature Conservation Agency, Canberra, Australia.
- Paton, D. 1997. Honey bees *Apis mellifera* and the disruption of plant-pollinator systems in Australia. *Victorian Naturalist* 114: 23-29.
- Pedro, S.D.M., Camargo, J.D. 1991. Interactions on floral resources between the Africanized honey bee *Apis mellifera* L. and the native bee community (Hymenoptera: Apoidea) in a natural "cerrado" ecosystem in southeast Brazil. *Apidologie* 22(4): 397-415.
- Plischuk, S., Martín-Hernández, R., Prieto, L., Lucía, M., Botías, C., Meana, A. et al. 2009. South American native bumblebees (Hymenoptera: Apidae) infected by *Nosema ceranae* (Microsporidia), an emerging pathogen of honeybees (*Apis mellifera*). *Environmental Microbiology Reports* 1(2): 131-135.
- Porrini, M.P., Porrini, L.P., Garrido, P.M., Porrini, D.P., Muller, F., Nuñez, L.A. et al. 2017. *Nosema ceranae* in South American Native Stingless Bees and Social Wasp. *Microbial Ecology* 1-4.

- Posey, D.A., Camargo, J.M.F. 1985. Additional notes on the classification and knowledge of stingless bees (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera) by the Kayapó Indians of Gorotire, Pará, Brazil. *Annals of the Carnegie Museum* 54: 247-274.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology and evolution* 25(6): 345-353.
- Requier, F., Odoux, J.F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A. et al. 2015. Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecological Applications* 25(4): 881-890.
- Ricciardi, A. 2007. Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology* 21(2): 329-336.
- Richman, S.K., Irwin, R.E., Nelson, C.J., Bronstein, J.L. 2017. Facilitated exploitation of pollination mutualisms: fitness consequences for plants. *Journal of Ecology* 105(1): 188-196.
- Roubik, D.W. 1991. Aspects of Africanized honey bee ecology in tropical America. En: Spivak, M., Fletcher, D.J.C., Breed M.D. (eds.), *The "African" honey bee*, pp. 259-281. Westview Press, San Francisco, California, Estados Unidos.
- Roubik, D.W. 2009. Ecological impact on native bees by the invasive Africanized honey bee. *Acta Biológica Colombiana* 14(2): 115-124.
- Roubik, D.W., Villanueva Gutiérrez, R. 2009. Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 98(1): 152-160.
- Russo, L. 2016. Positive and negative impacts of non-native bee species around the world. *Insects* 7(4): 69.
- Rust, R.W. 1979. Pollination of *Impatiens capensis*: pollinators and nectar robbers. *Journal of the Kansas Entomological Society* 52:297-308.
- Sanguinetti, A., Singer, R.B. 2014. Invasive bees promote high reproductive success in Andean orchids. *Biological Conservation* 175: 10-20.
- Santos, G.M. de M., Aguiar, C.M.L., Genini, J., Martins, C.F., Zanella, F.C.V., Mello, M.A.R. 2012. Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions* 14(11): 2369-2378.
- Sax, D.F., Gaines, S.D. 2008. Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(Supplement 1): 11490-11497.
- Schindwein, C., Wittmann, D., Martins, C.F., Hamm, A., Siqueira, J.A., Schiffler, D. et al. 2005. Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? *Plant Systematics and Evolution* 250(3-4): 147-156.
- Sedlacek, J., Schmid, B., Matthies, D., Albrecht, M. 2012. Inbreeding depression under drought stress in the rare endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *Plos One* 7: e47415.
- Shavit, O., Dafni, A., Ne'eman, G. 2009. Competition between honeybees (*Apis mellifera*) and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel—Implications for conservation. *Israel Journal of Plant Sciences* 57(3): 171-183.
- Steffan-Dewenter, I., Tschamtker, T. 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* 122(2): 288-296.
- Sugden, E.A., Pyke, G.H. 1991. Effects of honey bee on colonies of *Exoneura asimilliana*, an Australian native bee. *Australian Journal of Ecology* 16: 171-181.
- Sugiura, S. 2016. Impacts of introduced species on the biota of an oceanic archipelago: the relative importance of competitive and trophic interactions. *Ecological research* 31(2): 155-164.
- Tehel, A., Brown, M.J., Paxton, R.J. 2016. Impact of managed honey bee viruses on wild bees. *Current Opinion in Virology* 19: 16-22.
- Thoenes, S.C. 1993. Fatal attraction of certain large-bodied native bees to honey bee colonies. *Journal of the Kansas Entomological Society* 66: 210-13.
- Thomson, D.M. 2004. Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology* 85(2): 458-470.
- Thomson, D.M. 2016. Local bumble bee decline linked to recovery of honey bees, drought effects on floral resources. *Ecology Letters* 19(10): 1247-1255.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S., Bosch, J. 2016. Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic and Applied Ecology* 17(3): 199-209.
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21(4): 208-216.
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2014. Mutualistic Interactions and Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 89-113.
- Valido, A., Dupont, Y.L., Hansen, D.M. 2002. Native birds and insects, and introduced honey bees visiting *Echium wildpretii* (Boraginaceae) in the Canary Islands. *Acta Oecologica* 23(6): 413-419.
- Valido, A., Dupont, Y.L., Olesen, J.M. 2004. Bird-flower interactions in the Macaronesian islands. *Journal of Biogeography* 31: 1945-1953.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C., Jordano, P. 2011. Interacciones entre plantas y polinizadores en el Parque Nacional del Teide: Consecuencias ecológicas de la introducción masiva de abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae). En Ramírez, L., Asensio, B. (eds.), *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2007-2010*, pp. 205-231. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, España.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C., Jordano, P. 2014. Impacto de la introducción de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Ecosistemas* 23(3): 58-66.
- Vaughton, G. 1996. Pollination disruption by European honeybees in the Australian bird-pollinated shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Plant Systematics and Evolution* 200(1-2): 89-100.
- Vázquez, D.P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., Chacoff, N.P. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany* 103(9): 1445-1457.
- Vicens, N., Bosch, J. 2000. Weather-Dependent Pollinator Activity in an Apple Orchard, with Special Reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). *Environmental Entomology* 29, 413-420.
- Whelan, R.J., Ayre, D.J., Beynon, F.M. 2009. The birds and the bees: Pollinator behaviour and variation in the mating system of the rare shrub *Grevillea macleayana*. *Annals of Botany* 103(9): 1395-1401.