

Impacto de la introducción de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias)

A. Valido^{1,*}, M.C. Rodríguez-Rodríguez¹, P. Jordano¹

(1) Departamento de Ecología Integrativa, Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), C/ Américo Vespucio s/n, La Cartuja, 41092 Sevilla. España.

* Autor de correspondencia: A. Valido [avalido@ebd.csic.es]

> Recibido el 11 de agosto de 2014 - Aceptado el 24 de septiembre de 2014

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. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.08

En el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias) se autoriza, cada primavera, la introducción de unas 3000 colmenas de abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae). Esto implica que unos 100 millones de abejas melíferas compiten por néctar y polen con la fauna polinizadora nativa (insectos, aves y lagartos) de este ecosistema peculiar de alta montaña. Si tenemos en cuenta que *A. mellifera* es considerada como un polinizador poco eficaz, la masiva presencia de abejas domésticas puede además incidir negativamente tanto en la producción de frutos y semillas como en la viabilidad de las semillas y el vigor de las plántulas. El objetivo de este artículo es señalar las consecuencias ecológicas de la introducción de *A. mellifera* en la red de interacciones mutualistas en esta área protegida (con un elevado porcentaje de especies endémicas), además de revisar el impacto de la abeja doméstica sobre la flora y fauna nativa en otros sistemas insulares. Los resultados obtenidos muestran que la diversidad de polinizadores disminuye sustancialmente tras la introducción de *A. mellifera*. Además, se detecta una reducción significativa en la eficacia reproductiva de aquellas plantas (*Echium wildpretii*, *Spartocytisus supranubius*) frecuentemente visitadas por *A. mellifera*. Por todo ello, y en base a los resultados obtenidos, se recomienda eliminar completamente la presencia de colmenas en el interior del Parque Nacional del Teide con el fin de proteger su flora y fauna endémica.

Palabras clave: islas; polinización; especies introducidas; conservación

Valido, A., Rodríguez Rodríguez, M.C., Jordano, P. 2014. Impact of the introduced honeybees (*Apis mellifera*, Apidae) on Teide National Park (Tenerife, Canary Islands). *Ecosistemas* 23(3): 58-66. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.08

Each spring, the introduction of up to 3000 beehives is permitted in the Teide National Park (Tenerife, Canary Islands). This introduction implies that around 100 million *Apis mellifera* (Apidae) bees compete with the native fauna (insects, but also birds and lizards) for floral resources (nectar/pollen). Since *A. mellifera* is not considered an effective pollinator (qualitatively), its massive presence can also reduce fruit and seed production, and the viability and vigour of seeds and seedlings by inbreeding depression. We document the ecological consequences of massive honeybee introduction on the native pollination network of this protected area (with a high frequency of Canarian endemic species) and we also review examples worldwide about their impact on insular flora and fauna. Our results indicate that both the structure and functionality of the pollination network were negatively, and significantly affected under the massive presence of *A. mellifera*. When beehives were installed into the Park, the diversity of native flower visitors decreased. Besides, the reproductive performance of highly visited plant species by honeybees (*Echium wildpretii* and *Spartocytisus supranubius*) was significantly reduced. According to these results, we recommend the complete suppression of introduced beehives in Teide National Park in order to protect its endemic flora and fauna.

Keywords: islands; pollination; introduced species; conservation

La introducción de especies exóticas está reconocida como un importante factor del cambio global (Pimm 1995; Pyšek y Richardson 2010), y su impacto ecológico en el funcionamiento de los ecosistemas ha suscitado recientemente un gran interés en biología de la conservación (Strayer 2012; Montero-Castaño y Vilá 2012). La ausencia de enemigos naturales, así como de competidores que puedan limitar el tamaño de sus poblaciones, hace que los ecosistemas insulares sean especialmente vulnerables a la introducción de especies exóticas (Traveset y Richardson 2006). Uno de los aspectos más estudiados es el impacto que tienen sobre la estructura y dinámica de las relaciones mutualistas entre plantas y animales en medios insulares, como es el caso de la polinización (Bond

1994; Kearns et al. 1998; Olesen et al. 2002; Hansen et al. 2002; Valido et al. 2002; Goulson 2003; Dupont et al. 2004; Abe 2006; Traveset y Richardson 2006; Padrón et al. 2009; Kaiser-Bunbury et al. 2011; Montero-Castaño et al. 2014). Los resultados previos indican que las especies invasoras se integran de forma muy efectiva en las redes de polinización, reducen y hasta hacen desaparecer algunas de las interacciones nativas, generando a su vez cambios en la eficacia biológica de las especies con las que interactúan. Una de las especies de polinizadores que ha sido introducida en prácticamente todo el planeta es la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae), siendo uno de esos lugares el Parque Nacional del Teide (Fig. 1).



Figura 1. Matorral sub-alpino del Parque Nacional del Teide.

Figure 1. Sub-alpine shrubland in Teide National Park.

Bajo la premisa de que la actividad apícola ‘favorece la polinización de las especies vegetales, contribuyendo con ello a la renovación de la cubierta vegetal’ y, ‘no dan lugar al consumo de recursos naturales’ (Canarias 2002; OAPN 2009; OAPN Teide 2012), la Administración Pública del P. N. Teide autoriza cada primavera la introducción de hasta 3136 colmenas de abejas domésticas (OAPN Teide 2012). El número total de colmenas instaladas por los apicultores varía cada año en función de la intensidad de la floración. Por ejemplo, en 2012 los apicultores dispusieron 2020 colmenas repartidas en 18 asentamientos apícolas (Fig. 2) (OAPN Teide 2012).

Diversos estudios han mostrado que *A. mellifera* no se comporta como un polinizador efectivo en muchas especies de plantas, a la vez que compete con los polinizadores nativos (Paton 1993; Kearns et al. 1998; Moritz et al. 2005; Traveset y Richardson 2006; Whelan et al. 2009). Por ello, es del mayor interés documentar el efecto real que ocasiona este aprovechamiento apícola con la introducción de unos 100 millones de abejas domésticas cada primavera, con consecuencias negativas para la flora y fauna nativas del Parque. Esta actividad pecuaria se inició posiblemente en el s. XVI (Méndez 2000; Martín y Lorenzo 2005) lo que implica que, desde una perspectiva ecológica, varios centenares de generaciones de animales y plantas han convivido con *A. mellifera*. Este escenario ecológico motiva dos cuestiones de gran interés en biología de la conservación: ¿las especies nativas del Parque Nacional han evolucionado en este largo período de tiempo para adaptarse a esta nueva situación? Esto es, los polinizadores nativos han cambiado su nicho trófico para evitar la competencia con la abeja doméstica (un fenómeno conocido como: ‘ghost of the competition past’, Connell 1980). Si por el contrario este cambio no ha ocurrido, ¿se está generando un impacto importante en el servicio ecológico de la polinización?

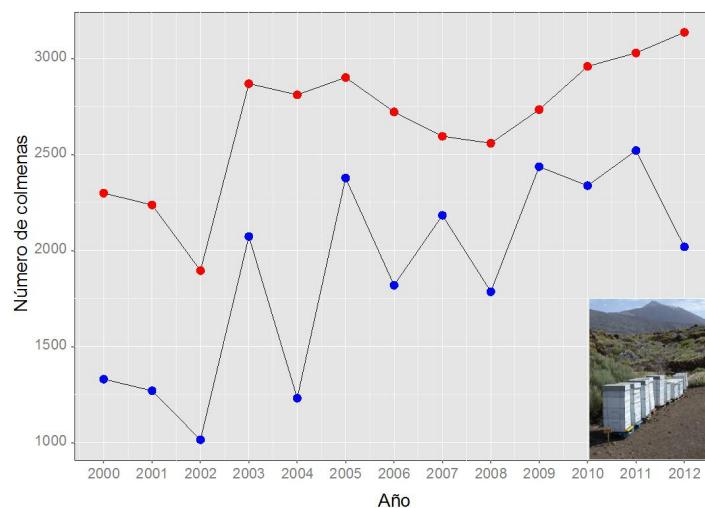


Figura 2. Evolución del número de colmenas autorizadas por la Administración del Parque Nacional del Teide (en rojo) e instaladas por los propios apicultores (azul) en el periodo 2000-2012. Nótese el incremento sustancial de colmenas autorizadas e instaladas en la última década. Fuente: OAPN Teide 2012.

Figure 2. Temporal trend in the number of beehives authorized by the public Administration of Teide National Park (in red) and installed by beekeepers (in blue) through the period 2000-2012. Source: OAPN Teide 2012.

La introducción de *A. mellifera* en el P.N. Teide ha sido estudiada en detalle en los últimos 15 años por investigadores de varios centros: Universidad de la Laguna (Valido et al. 2002), Universidad de Aarhus (Dupont et al. 2003; 2004), Estación Biológica de Doñana (Valido et al. 2011), y Universidad de Zurich (Sedlacek et al. 2012). En el presente artículo revisamos algunos aspectos clave de la biología de la abeja doméstica para explicar su baja efectividad como polinizador, describir su situación en Canarias, y por último exponer los resultados más importantes obtenidos en diversos estudios en relación a su impacto en la flora del P.N. Teide, complementado a su vez con algunos ejemplos de otros archipiélagos. Dado que la abeja doméstica ha sido introducida en prácticamente todo el planeta, los datos expuestos en este artículo serán igualmente de interés para otros sistemas insulares (y continentales) caracterizados por la presencia de flora y fauna sensibles a una abundancia masiva de *A. mellifera*.

La abeja doméstica: ¿es un buen polinizador?

El Dr. Christian Westerkamp en su artículo publicado en 1991 ‘Honeybees are poor pollinators- Why?’ cuestionó la supuesta alta efectividad polinizadora atribuida a la abeja doméstica (Westerkamp 1991). Este autor criticó el uso extensivo que se estaba haciendo de los términos ‘visitante floral’ y ‘polinizador’ como sinónimos para el caso concreto de *A. mellifera*. Aunque la abeja doméstica es considerada un visitante floral muy frecuente (medible en términos de tasa de visitas y número de flores visitadas por planta; efectividad cuantitativa), su importancia como polinizador se diluye si se tiene en cuenta la calidad de dichas visitas florales (proporción de frutos producidos, número de semillas viables por fruto; efectividad cualitativa). En dicho artículo, este autor además recomendaba que los monocultivos con abejas domésticas fueran reducidos o eliminados en su totalidad, y defendía la protección y fomento de la polinización multi-específica con polinizadores nativos que están mejor adaptados, a priori, a la flora local y/o regional.

Como sería esperable, este tipo de consideraciones generó una gran controversia entre apicultores y gestores ambientales por un lado, que respaldaban las actividades tradicionales así como determinadas empresas agropecuarias que promovían el uso de colmenas en cultivos (enfoque agro-económico) y, por otro lado, científicos y colectivos sensibilizados que defendían la conserva-

ción de la flora y fauna, así como la polinización con especies nativas (enfoque naturalista). Este debate, iniciado hace ya más de 20 años (Corbet 1991; Morse 1991), se mantiene hasta la actualidad reavivado recientemente por la ‘crisis global de polinizadores’ (Ollerton et al. 2012; Aebi et al. 2012). Aún hoy día se mantiene la discusión entre partidarios y detractores del uso de abejas domésticas como sustitutos de los polinizadores nativos, muchos de ellos en declive poblacional. No obstante, un equipo de 50 científicos trabajando en 41 áreas agrícolas repartidas por todo el planeta han demostrado recientemente que las abejas domésticas no son en realidad buenos sustitutos de las abejas nativas, ni tan siquiera para especies de plantas cultivadas (Garibaldi et al. 2013).

La baja efectividad polinizadora de *A. mellifera* está relacionada con su compleja estructura social y de comunicación, pero sobre todo con su estrategia de forrajeo (véanse detalles en el Cuadro 1). Cuando visita flores, *A. mellifera* colecta polen de las anteras de forma muy eficiente, pero la tasa de deposición de granos de polen en los estigmas es relativamente baja al compararla con los polinizadores nativos (Wilson y Thomson 1991; Sun et al. 2013). Por ejemplo, en un estudio realizado recientemente con una planta endémica de Israel (*Iris atropurpurea*, Iridaceae), se demostró que *A. mellifera* colecta hasta 90 000 veces más granos de polen de las anteras de lo que realmente deposita en los estigmas (Watts et al. 2013). Además, en presencia de la abeja doméstica, el resto de abejas nativas (*Eucera* spp., *Anthophora plumipes*, *Synhalonia* spp., etc.) transfieren menos polen desde las anteras a los estigmas. Los autores de este estudio concluyen que *A. mellifera* (aún siendo una especie nativa de Israel, pero con una elevada abundancia relativa propiciada por el uso de colmenas en cultivos), está reduciendo significativamente la cantidad de polen disponible para la reproducción de esta planta, catalogada como ‘en peligro de extinción’.

Otro de los aspectos que explican su baja efectividad polinizadora está relacionado con sus elevadas tasas de visitas florales dentro de una misma planta individual en comparación con los polinizadores nativos (34 vs. 8 flores/visita/planta; Dupont et al. 2004). Este patrón de forrajeo altamente eficiente para la abeja puede tener repercusiones negativas para la planta, ya que incrementaría de forma considerable el movimiento de polen entre flores dentro del mismo individuo (alta tasa de fecundación geitonógama). Dependiendo del sistema reproductivo de cada especie vegetal, este comportamiento de forrajeo podría tener repercusiones negativas inmediatas en términos de una menor producción de frutos y/o semillas, así como una menor calidad genética de las semillas producidas (p.ej. Whelan et al. 2009). Así, una especie total o parcialmente auto-incompatible y en donde la totalidad de sus flores hubieran sido polinizadas con polen procedente del mismo individuo, produciría una menor cantidad de semillas viables (véase un ejemplo en *Spartocytisus supranubius* más adelante; Fig. 3). Sin embargo, incluso en aquellas especies que sean auto-compatibles, la fecundación con polen de la misma planta podría acarrear consecuencias negativas más allá de la producción de frutos y/o semillas, manifestándose en, p. ej. una disminución de la tasa de germinación de las semillas o del vigor de las plántulas, ocasionada por la expresión de alelos recesivos perjudiciales (p. ej. Sedlacek et al. 2012). Este fenómeno es conocido como ‘depresión por endogamia’, y está directamente relacionado con una pérdida de la diversidad genética en la descendencia (véase un ejemplo ilustrativo en *Echium wildpretii* más adelante; Fig. 4).

Por tanto, la presencia de *A. mellifera* puede tener efectos negativos directos medibles sobre la fructificación y establecimiento de plántulas en las especies de plantas que visita con una alta frecuencia. No obstante, se han descrito otras consecuencias que, de manera directa o indirecta, también repercuten negativamente en el resto de la comunidad de plantas y polinizadores y que, de igual manera, deben incluirse en el debate ‘Apis vs. abejas nativas’. Esta discusión es especialmente relevante en aquellas situaciones que impliquen espacios naturales públicos protegidos con un elevado porcentaje de flora y fauna endémica, y en donde además se po-



Figura 3. La retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*, Fabaceae). Especie melífera por excelencia y endémica de las Islas Canarias. Se distribuye en la alta montaña de las islas de Tenerife y La Palma.

Figure 3. The Canarian endemic broom (*Spartocytisus supranubius*, Fabaceae), one of the most representative melliferous species in P. N. Teide. It is distributed in the high mountain habitats from Tenerife and La Palma.



Figura 4. El tajinaste rojo del Teide (*Echium wildpretii*, Boraginaceae). Especie endémica de las Islas Canarias y presente en Tenerife y La Palma. Sus flores son frecuentemente visitadas por insectos, aves y lagartos.

Figure 4. The Canarian endemic red bugloss (*Echium wildpretii*, Boraginaceae) inhabits the islands of Tenerife and La Palma. Their flowers are frequently visited by insects, birds, and lizards.

Cuadro1. Estructura social de la abeja doméstica. Implicaciones en la polinización

A diferencia de otras abejas, *A. mellifera* presenta un comportamiento social muy avanzado y con una clara división de labores entre los miembros de la colonia. Por ejemplo, la casta de las obreras la conforman 40 000-70 000 hembras con ovarios atrofiados. Son las encargadas de las visitas florales. Los zánganos, corresponden a unos pocos centenares de machos que tienen básicamente funciones reproductivas. Por último, una única reina es la encargada de poner 800-2000 huevos al día. Todas las actividades de la colonia son controladas por la reina mediante la emisión de una feromona (ácido 9-trans-2-oxo-decenoico), por lo que a veces se usa el término de 'super-organismo' ya que los individuos que la conforman no podrían vivir separados de sus congéneres. Recientemente se ha confirmado que las abejas de la miel tienen incluso cierta capacidad de aprendizaje cognitivo. Esto es, pueden relacionar diferentes estímulos (p. ej. tamaño y color de flores con calidad del néctar) en base a experiencias previas (Moreno et al. 2012). Por ejemplo, y a modo anecdótico, se ha demostrado que incluso son capaces de discriminar los estilos artísticos impresionista y cubista (en fotos en blanco y negro) a partir de lo aprendido con ilustraciones en color de cuadros de otros artistas como Monet y Picasso (Wu et al. 2013). De especial interés en el presente contexto es que la 'experiencia de campo' que adquieren en un área determinada la transmiten al resto de las obreras mediante una danza que realizan en el interior de la colmena (von Frisch 1974). Por ejemplo, el ángulo que forma el eje de la danza con la vertical del panal está relacionado con el ángulo formado entre la dirección del Sol y el recurso floral. La emisión de sonidos mientras la abeja se mueve en círculos indicaría su cercanía (Gardner et al. 2008). Por este fascinante descubrimiento, el Dr. Karl von Frisch recibió el premio Nobel de Medicina y Fisiología en 1973 (compartido con Konrad Lorenz y Nikolaas Tinbergen). En base a este hallazgo, no sería entonces sorprendente que el 90 % de las obreras de una determinada colmena utilicen unos pocos (<10) lugares de alimentación, concretamente los más rentables en ese momento (Visscher y Seeley 1982; Afik et al. 2008). En un estudio realizado en el desierto de Sonora, Arizona, se detectó que la composición específica del polen colectado en siete colmenas ubicadas en un mismo lugar fue marcadamente diferente (Schmidt y Buchmann 1986). Esta alta especificidad también se ha detectado a nivel individual. Así, en otro estudio realizado en Dinamarca con abejas marcadas, se observó que la gran mayoría de ellas visitan, día tras día, las mismas plantas individuales (Dupont et al. 2011). En el saguaro (un cactus columnar de hasta 15 m de altura del desierto de Sonora) se han detectado incluso preferencias individuales por ramas concretas dentro de un mismo cactus (McGregor et al. 1959). Esta elevada predilección por el recurso más óptimo dejaría a muchas plantas individuales sin polinizar, además de incrementar los niveles de geitonogamia. Este aspecto presenta especial repercusión si además se tiene en cuenta que muchos de los polinizadores nativos (aves, murciélagos y muchas especies de abejas nativas) desaparecen del sistema cuando *A. mellifera* está presente (véase detalles en texto principal y Cuadro 2).

tencie la actividad apícola. Estas otras consecuencias negativas son: i) desaparición o disminución significativa de las interacciones mutualistas nativas debido a la competencia por recursos tróficos (néctar y/o polen); ii) disminución de las tasas de reproducción de los polinizadores nativos debida a la reducción de los recursos florales; iii) introducción de enfermedades a los polinizadores nativos; iv) facilitación de la reproducción y posterior incremento poblacional de plantas invasoras; v) alteración del patrón espacial de flujo de polen entre plantas individuales, favoreciendo p. ej. la geitonogamia en detrimento de la xenogamia; vi) inducción de cambios en las presiones selectivas sobre algunos rasgos fenotípicos de las plantas (p. ej. volumen de néctar) (p. ej. Kearns et al. 1998; Goulson 2003; Moritz et al. 2005; Aizen et al. 2008; Dohzono y Yokoyama 2010; Abe et al. 2011; Fürst et al. 2014; Mu et al. 2014).

La abeja doméstica en Canarias

Hoy día, y como consecuencia directa de la acción antrópica, la abeja de la miel se puede considerar como una especie cosmopolita. Su área de distribución nativa comprende las áreas continentales de África, Europa, y una parte de Asia, pero ha sido

introducida prácticamente en todo el planeta (con excepción de las zonas polares) desde tiempos históricos, ya sea para la obtención de la miel y/o la polinización de cultivos (Moritz et al. 2005). De hecho, tal como lo atestiguan pinturas rupestres encontradas en Valencia, desde hace unos 7000-10 000 años ya se realizaba cierta explotación apícola, e incluso las civilizaciones egipcias (3000 años a.C.), griegas (450 a.C.) y romanas (400 a.C. - 200 d.C.) dejaron igualmente constancia inequívoca de su domesticación (Crane 1983). Esta actividad antrópica llevada a cabo a lo largo de milenios ha generado un sinfín de cruces entre abejas de diferentes áreas geográficas, por lo que, hoy día, es sumamente difícil rastrear su historia evolutiva (Wallberb et al. 2014). Esta actividad humana ha sido, y sigue siendo, muy patente en Canarias (Muñoz et al. 2012; Muñoz y de La Rúa 2012).

En su área de distribución nativa, se han descrito unas 29 subespecies de *A. mellifera* que se clasifican en 4 grupos principales atendiendo a su morfología, fisiología, ecología, comportamiento y ADN mitocondrial (Ruttner 1988; Han et al. 2012; Wallberb et al. 2014). Estos son: Grupo A, incluye todas las subespecies africanas; Grupo M, Norte y Oeste de Europa; Grupo C, Este de Europa; y Grupo O, Turquía y próximo Oriente. Los grupos A y M están estrechamente relacionados, y algunos autores proponen incluso un quinto grupo (Y; Noreste de África). Trabajos previos señalan que *A. mellifera* se separó del resto de las 9 especies conocidas del género *Apis* (todas ellas exclusivas de Asia) hace unos 6-9 millones de años, y el origen de la diversificación dentro de la especie se inició en África hace tan sólo 0.7-1.3 millones de años (Whitfield 2007). No obstante, estudios recientes proponen una diversificación sub-específica más tardía, y centran el origen de ésta en Asia (Han et al. 2012; Wallberb et al. 2014), tal y como fue propuesto inicialmente por el Dr. Friedrich Ruttner en 1978 (Ruttner 1978).

La abeja negra canaria es un ejemplo de especie doméstica introducida y considerada oficialmente como raza autóctona de las islas (Hohmann et al. 1993; Granda 2005; ver además <http://www.gobiernodecanarias.org/agricultura/temas/ganaderia/razasautoctonas/razasautoctonas.htm>). Ello implica que en 2000-2500 años (si ésta fue introducida por los aborígenes desde el Norte de África), o en tan sólo 500-600 años (si lo fue por los primeros colonizadores europeos), adquirió ciertos caracteres morfológicos (tamaño reducido y coloración más oscura) y genéticos (haplotipos de ADN mitocondrial) particulares que la diferencian de poblaciones de otras áreas geográficas. No obstante, a pesar de los numerosos estudios morfológicos y genéticos realizados, su origen geográfico sigue siendo incierto dado los elevados niveles de introgresión genética detectados (introducción de material genético procedente de la importación de abejas reinas de otras poblaciones). Por ejemplo, en Tenerife se han detectado valores de hasta un 35 % de introgresión (de la Rúa et al. 2001).

Por su morfología, la abeja negra canaria se incluye dentro de la subespecie de la Península Ibérica *A. mellifera iberiensis* (Padilla et al. 1998). No obstante, si atendemos al ADN mitocondrial, se incluiría en el grupo de las abejas africanas (Grupo A). Concretamente en el sub-linaje atlántico (A_{III}). Este sublinaje fue dado en principio como específico del archipiélago (de La Rúa et al. 2002), pero posteriormente incluyó abejas de los archipiélagos de Azores y Madeira, e incluso de la costa Atlántica de Portugal y Norte de África (de La Rúa et al. 2006). Atendiendo a estos últimos resultados, el linaje mitocondrial A_{III} no es exclusivo del archipiélago canario (Muñoz et al. 2012; Franck et al. 2001; Miguel et al. 2007; de La Rúa et al. 2007; Cánovas et al. 2007). El Dr. Francisco Padilla y colaboradores ya proponían que 'era muy arriesgado hablar de una raza autóctona de abejas canarias' (Padilla et al. 1998), y planteaban que la abeja negra canaria fuera el resultado del cruce entre abejas de la Península Ibérica (*A. mellifera iberica*) con individuos del Norte de África (*A. mellifera intermissa*), y una posterior selección artificial de genotipos. La primera fue introducida por los europeos, mientras que la africana fue posiblemente introducida por los aborígenes.

Hoy día, la abeja negra canaria está presente en prácticamente todas las islas (a excepción de Fuerteventura y Lanzarote) (Arechavaleta et al. 2010), pero es en La Palma donde se encuentra con un mayor grado de pureza genética (menor tasa de introgresión). Desde la aparición de la *varroa* (un ácaro ectoparásito específico de *A. mellifera* y que produce una alta mortalidad en las colonias) en 1993 en las islas (Chávez y García 1993), su patrón de distribución y abundancia está condicionado básicamente por la actividad apícola. Independientemente de la *varroa*, la abeja doméstica se encuentra ausente de aquellas islas (Fuerteventura y Lanzarote) y ecosistemas (matorral de alta montaña) que presentan unas condiciones climáticas extremas y un período de floración muy corto, factores ambos desfavorables para el asentamiento continuo de sus poblaciones silvestres. En el caso concreto de la vegetación de alta montaña de Tenerife, esta ausencia se ve aún más favorecida por la orografía particular de Las Cañadas del Teide, que junto con la presencia de un cinturón continuo de pinar en su perímetro externo (Parque Natural de la Corona Forestal), la hacen ser un lugar relativamente inaccesible a las abejas domésticas que pudieran desplazarse a mayor altitud desde las zonas bajas de la isla.

Impacto de la abeja doméstica en el Parque Nacional del Teide

Interacciones mutualistas de polinización

Para conocer las implicaciones ecológicas que supone la introducción masiva de la abeja doméstica sobre la comunidad de plantas y polinizadores nativos del P. N. Teide, en las primaveras de 2007-2009 se desarrolló un experimento de campo financiado por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales (OAPN). El fin del mismo fue caracterizar la red de interacciones planta-polinizador en este matorral sub-alpino en dos fases temporales ecológicamente bien contrastadas: una primera fase en ausencia (fase-pre), y una segunda fase consecutiva (fase-apis) con una masiva presencia de *A. mellifera*. Cada año el cambio entre estas dos fases está marcado por la instalación de las colmenas por parte de los apicultores, que generalmente ocurre a principios de Mayo. Dicho evento se realiza en unos pocos días, aproximadamente hacia la mitad del periodo de floración en el área. Ello supone una introducción masiva de millones de abejas domésticas en el Parque Nacional y acontece de forma "instantánea" ya que las colmenas son instaladas simultáneamente en todos los asentamientos autorizados. En cada una de estas fases se estudiaron, durante 8-10 días consecutivos, una serie de índices cuantitativos (que tienen en cuenta la abundancia relativa de las interacciones) y cualitativos (presencia/ausencia) que describen la red de interacciones mutualistas planta-polinizador. En 2007 se dio la circunstancia de que los apicultores no dispusieron de colmenas en el sector Suroeste del Parque, por lo que los datos obtenidos en esta zona tuvieron prácticamente nula presencia de *A. mellifera* (Fig. 5). Estos datos fueron de gran utilidad para compro-

bar si las diferencias observadas entre las fases -pre y -apis pudieran deberse más a cambios fenológicos (la fase-apis fue siempre posterior a la fase -pre) que a la presencia de *A. mellifera* en sí. Las condiciones climáticas entre períodos experimentales fueron homogéneas y el esfuerzo de muestreo de polinizadores fue además equitativo (véase detalles en Valido et al. 2011).

Una vez que los apicultores instalan las colmenas, el ensamblaje nativo entre polinizadores y plantas se modifica considerablemente de un día para otro. Los principales resultados obtenidos muestran que tanto los índices cuantitativos como cualitativos de la red de interacciones variaron significativamente en presencia de las abejas domésticas, poniendo de relieve que *A. mellifera* se integra de forma casi instantánea en la red de interacciones mutualistas nativas. Así, en presencia de *A. mellifera* se detectó un menor número de polinizadores nativos (fase-pre: 52 vs. fase-apis: 44; datos de 2008 en Valido et al. 2011). Esta menor diversidad de interacciones provoca una reducción en la *Conectividad* (0.28 vs. 0.20), un índice que describe la proporción de interacciones planta-polinizador registradas en relación al total de interacciones potenciales posibles. Esta disminución en la *Conectividad* se traduce en que, en promedio, cada especie de planta es visitada por un menor número de especies de polinizadores (12 vs. 10.3) y, por otro lado, que los polinizadores nativos visitan un elenco menor de especies de plantas (3 vs. 2.7). Como consecuencia, se produce una disminución en el *Nivel de generalización* de la red, porque cada especie de planta/polinizador interacciona con un grupo más reducido de especies cuando *A. mellifera* está presente en el Parque Nacional (3.7 vs. 3.2). Un patrón contrario fue detectado con el *Grado de anidamiento*, el cual aumentó de forma considerable en la fase -apis (18.1 vs. 23.3). Este índice nos indica que se incrementan las interacciones de especies generalistas con especialistas, un resultado esperable dado que *A. mellifera* es considerada una especie super-generalista que visita frecuentemente tanto plantas generalistas como especialistas. Esto es, las interacciones en la red nativa muestran una mayor especificidad en ausencia de *A. mellifera*, pero ésta se diluye con la introducción de colmenas (fase-apis). Por último, hay que destacar que la magnitud de las diferencias obtenidas entre períodos fue significativamente mayor que lo observado en 2007 (año control, con ausencia de *Apis*). Es decir, la entrada masiva de *Apis* a la comunidad de plantas y polinizadores del Teide causa disminuciones de la diversidad y riqueza del patrón de interacciones más allá de lo observable por cambios fenológicos entre fases de la floración (Valido et al. 2011; Valido et al., en preparación).

Este estudio demuestra que la introducción masiva de una única especie como consecuencia directa de la acción antrópica puede alterar sustancialmente la estructura y dinámica de la red de interacciones mutualistas propias de este matorral subalpino, con consecuencias negativas para las poblaciones de plantas y polinizadores nativos. La principal consecuencia a escala de la comunidad fue una reducción significativa de la diversidad y riqueza de especies

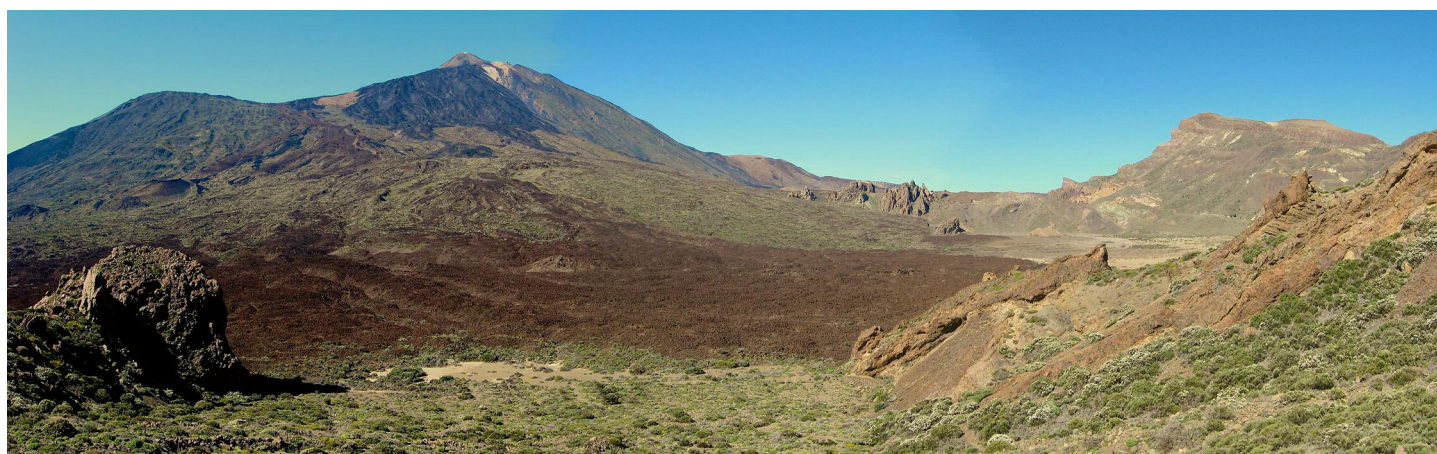


Figura 5. Sector Suroeste de Parque Nacional del Teide.

Figure 5. Panoramic view of the Sothwestern part of the Teide National Park.

de polinizadores nativos, resultando en una función ecosistémica de reducida biodiversidad. El impacto negativo de *A. mellifera* a nivel de comunidad repercute además en la reproducción de las plantas implicadas. Describimos a continuación el impacto en dos de las especies emblemáticas del P.N. Teide, que son frecuentemente visitadas por *A. mellifera*: el tajinaste rojo y la retama del Teide.

El tajinaste rojo del Teide (*Echium wildpretii*, Boraginaceae)

En Mayo de 2000, hicimos un descubrimiento fascinante: los mosquiteros (*Phylloscopus canariensis*, Phylloscopidae), herrerillos (*Cyanistes teneriffae*, Paridae) y canarios (*Serinus canarius*, Fringillidae) visitaban las flores del tajinaste rojo del Teide (*E. wildpretii*) para obtener néctar (Valido et al. 2002). Esta especie no se encontraba incluida en las listas de especies ornitófilas de Canarias, pero ya el Dr. Jens M. Olesen sospechaba que podría ser polinizada por aves: su elevado volumen de néctar, con una baja concentración de azúcares, junto con el color rojo de la corola la hacían ser un buen candidato (Olesen 1988).

¿Por qué pasó desapercibida esta interacción mutualista aún siendo una especie ampliamente estudiada y fotografiada? La respuesta es sencilla. La interacción planta-ave sólo ocurre en ausencia de abejas domésticas. Los apicultores instalan las colmenas en el interior del Parque Nacional generalmente a principios de Mayo. Únicamente en fechas previas es posible observar las aves libando néctar. Este período además coincide con el inicio de la floración del tajinaste rojo (mediados de Abril). Durante este corto período de tiempo la tasa de visitas de aves (y también de lagartos: *Gallotia galloti*, Lacertidae) es alta y repartida durante todo el día, visitando con mayor frecuencia aquellas plantas con un mayor número de flores. Este patrón fue consistente en los dos años del estudio (2000 y 2001) (Valido et al. 2002), y posteriormente en otro proyecto de investigación desarrollado durante 2007-2009 (Valido et al. 2011).

Pero, ¿por qué desaparecen las aves una vez instaladas las colmenas? De nuevo, la razón es muy simple. Las abejas domésticas, al ser tan abundantes, consumen prácticamente todo el volumen de néctar disponible en las flores (hasta 21 μ L/flor; Valido et al. 2004). A partir de ese momento, ya no sería rentable para las aves visitar estas plantas. Esto es, el gasto energético que supone volar entre tajinastes rojos cuyas flores ya han aprovechado las abejas domésticas es relativamente elevado en relación a la energía que las aves pudieran obtener de los azúcares del néctar. Este desplazamiento del nicho trófico es un fenómeno conocido como 'exclusión competitiva' y es igualmente muy frecuente en otros sistemas insulares (véase Cuadro 2 para otros ejemplos). Las abejas, de esta forma, no sólo excluyen a los vertebrados polinizadores sino también a otras especies de abejas nativas.

El siguiente paso es conocer las implicaciones ecológicas que conlleva esta exclusión competitiva: ¿disminuye la producción de semillas o la viabilidad de las mismas cuando las aves desaparecen del sistema? Dado que las abejas domésticas potencian la geitonogamia (hasta 34 flores/planta por visita; Dupont et al. 2004) y las aves la xenogamia, se postuló que la exclusión de las aves tendría que manifestarse en algunas de las fases de la biología reproductiva de la especie. Para ello se diseñó un estudio de campo en dos poblaciones en el P. N. Teide que difieren en la abundancia de la abeja doméstica como polinizador de *E. wildpretii*: Valle de Ucanca (baja incidencia de *A. mellifera*) y el Llano de Ucanca (con una elevada presencia de colmenas) (Dupont et al. 2004). Como era esperable, un mayor volumen de néctar, una menor incidencia de abeja doméstica y una mayor presencia de aves e insectos nativos fueron detectados en las plantas del Valle frente a las del Llano. Sin embargo, y contrario a nuestras expectativas, la producción de semillas por fruto fue sólo ligeramente superior en las plantas del Valle (54.2 %) frente a las del Llano (48 %), y la viabilidad de las semillas fue prácticamente la misma en ambas poblaciones (84 %). Por tanto, al menos hasta esta fase del ciclo reproductivo, no se detectó un impacto significativo importante de la abeja doméstica sobre *E. wildpretii*. Queda, no obstante, conocer la calidad genética de las semillas producidas y sus implicaciones en el crecimiento y vigor de las plántulas.

Recientemente un equipo suizo-alemán retomó el estudio del impacto de *A. mellifera* en estadios posteriores del ciclo reproductivo de *E. wildpretii* (Sedlacek et al. 2012). Para ello realizaron polinizaciones manuales de dos tipos: cruces geitonógamos (con polen de la propia planta), y xenógamos (de diferentes individuos de la población), dejando un tercer grupo de flores sin polinización manual y expuestas a los polinizadores como tratamiento control. El estudio lo desarrollaron en 8 poblaciones del P. N. Teide. Las semillas obtenidas de los cruces se sembraron en un invernadero y las plántulas obtenidas se sometieron aleatoriamente a un tratamiento hídrico bien contrastado (riego normal vs. estrés hídrico). Como era esperable por los estudios anteriores, el número de semillas/fruto, su tamaño y la viabilidad de germinación fueron similares entre los cruces geitonógamos y xenógamos. No obstante, bajo condición de estrés hídrico, la probabilidad de supervivencia fue menor en aquellas plántulas procedentes de cruces geitonógamos, a causa de la 'depresión por endogamia'. Este resultado indica las consecuencias que supone una pérdida de diversidad genética en la descendencia en función del origen del polen. Los autores proponen que bajo un escenario de cambio climático (menores precipitaciones e incremento de las temperaturas), la persistencia de esta especie endémica puede verse comprometida en presencia masiva de *A. mellifera*. A este respecto hay que recordar que en el P.N. Teide se está produciendo un incremento sustancial (0.14°C/década) de las temperaturas medias anuales desde 1944 (Martín et al. 2012; Cropper 2013).

La retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*, Fabaceae)

Junto al tajinaste rojo, la retama del Teide es otra de las especies frecuentemente visitadas por las abejas domésticas. De hecho su intensidad de floración es un indicativo usado por los apicultores para decidir cuántas colmenas suben al P. N. Teide cada primavera. Desde el punto de vista de los polinizadores, es la planta más generalista: sus flores son visitadas por un total de 42 especies de insectos. Cuando la abeja doméstica ya está presente en el Parque, su tasa de visitas (nº individuos/5 min) puede llegar a ser hasta 100 veces más elevada que la correspondiente a la totalidad de insectos nativos. Dado que las retamas no producen frutos por autopolinización, se postuló que esta alta predilección de *A. mellifera* por las retamas pudiera tener importantes implicaciones en su biología reproductiva, medible en términos de producción de frutos y/o semillas. Para ello, se diseñaron dos experimentos de campo complementarios (Valido et al. 2011). En el primero de ellos, se seleccionaron 25 plantas individuales, en las cuales se marcaron diferentes ramas que fueron expuestas a la ausencia y presencia masiva de abeja doméstica. Los resultados obtenidos muestran que la producción de frutos (en relación al número de flores) aumentó en presencia de *A. mellifera*. No obstante, el número de semillas/fruto disminuyó considerablemente cuando la abeja doméstica fue el principal polinizador.

En una segunda aproximación, se colectaron frutos de retamas a diferentes distancias de los asentamientos apícolas para tener así un gradiente de abundancia relativa de *A. mellifera*. Dado lo observado con el primer experimento, esperaríamos encontrar una disminución gradual del número de semillas/fruto a menores distancias de las colmenas (alta frecuencia de visitas de *A. mellifera*). Los datos obtenidos con el conteo de semillas en frutos colectados en 155 retamas confirman nuestra predicción. Aquellas retamas situadas a una distancia inferior a 500 m de las colmenas presentaron un menor número de semillas por fruto. Las retamas alejadas más de 1 km presentaron un mayor éxito reproductivo, siendo máxima para aquellas alejadas 4 km (Valido et al. 2011). Este resultado concuerda con el radio de acción mayoritario propuesto para las abejas obreras de una colmena (1 km) (Visscher y Seeley 1982). La alta incidencia de las abejas domésticas como polinizadores de la retama del Teide, junto con la herbivoría ejercida por mamíferos introducidos como conejos y muflones, podría explicar la baja tasa de crecimiento poblacional detectada en el interior del Parque (Kyncl et al. 2006).

Cuadro 2. Otros ejemplos del impacto ecológico de *Apis mellifera* en islas

Con excepción de algunas islas, p. ej. en Filipinas, que estuvieron unidas al continente durante la última glaciación, las abejas del género *Apis* no forman parte de la fauna nativa de islas oceánicas (Michener 1979). Por ello, no es extraño que muchas de las conclusiones obtenidas sobre el impacto ecológico que genera *A. mellifera* se hayan obtenido en sistemas insulares. Por ejemplo, en Mauricio (islas Mascareñas) las abejas domésticas fueron introducidas hace unos 300 años. En esta isla, las aves paseriformes nectarívoras anteojetos u ojiblanco (*Zosterops borbonicus* y *Z. chloronothos*, Zosteropidae) dejan de visitar las flores de dos árboles endémicos (*Sideroxylon cynereum* y *S. puberulum*, Sapotaceae) justo cuando hacen su aparición las abejas domésticas (Hansen et al. 2002). Estas aves son los principales polinizadores nativos de estos árboles, que se ven obligadas a utilizar otras plantas poco visitadas por las abejas domésticas. La práctica desaparición de estas aves como polinizadores en *Sideroxylon* spp. puede acarrear cambios sustanciales en el patrón de flujo de polen entre individuos. Por ejemplo, en un estudio experimental realizado con un arbusto endémico de Australia (*Grevillea macleayana*, Proteaceae) se detectó que en aquellas zonas donde las aves fueron los principales polinizadores, la tasa de cruzamiento entre individuos (xenogamia) fue significativamente mayor que en zonas con una alta densidad de *A. mellifera* (Whelan et al. 2009). La menor efectividad polinizadora de las abejas domésticas respecto a las aves ha sido igualmente demostrado en otras especies ornitófilas australianas: *Banksia ericifolia*, *B. menziesii*, *B. ornata*, *Grevillea barklyana*, *G. macleayana* (Proteaceae), *Callistemon rugulosus* (Myrtaceae), y *Correa reflexa* (Rutaceae), entre otras (Paton y Turner 1985; Ramsey 1988; Paton 1993; Vaughton 1996; Whelan et al. 2009). En Australia, *A. mellifera* fue introducida en 1826 (Goulson 2003). En Nueva Caledonia, la presencia de abejas domésticas está afectando negativamente los sistemas reproductivos de las plantas endémicas de esta isla. En un estudio con 95 especies de plantas nativas, se detectó que *A. mellifera* fue el visitante floral más frecuente (Kato y Kawakita 2004). Aquí, *A. mellifera* fue introducida en los años 50 y durante este corto periodo se postula que ha alterado considerablemente las interacciones planta-polinizador propias de la isla. La peculiar y arcaica flora de Nueva Caledonia se caracteriza por presentar elevados porcentajes de polinización por polillas, escarabajos y aves.

La presencia de *A. mellifera* puede inducir afecciones negativas a la fauna nativa e incluso favorecer la reproducción de plantas invasoras por 'facilitación ecológica'. En el archipiélago de Bonin (también denominado Ogasawara, Sur de Japón) se ha documentado que la introducción del lagarto anole verde (*Anolis carolinensis*, Polychrotidae; introducido en los años 60), conjuntamente con la acción de las abejas domésticas (introducidas en 1880), ha propiciado la extinción y reducción poblacional de abejas endémicas en dos islas de este archipiélago con una intensa actividad apícola, Chichi-jima y Haha-jima (Abe 2006; Abe et al. 2008). En aquellas islas sin *A. mellifera*, las abejas endémicas de pequeño tamaño son los visitantes florales más frecuentes (66.7 % de la flora). En cambio, en islas con presencia masiva de colmenas, *A. mellifera* es el visitante floral predominante (60.1 %). Además se ha detectado que la abeja doméstica intensifica la producción de frutos de plantas invasoras en estas islas frente a las nativas (Abe et al. 2011). Esto es debido a que las especies de plantas invasoras son visitadas con mayor frecuencia por *A. mellifera*. Este fenómeno puede hacer aumentar el área de distribución de plantas invasoras en poco tiempo.

Algunos estudios realizados en Australia también han mostrado un efecto negativo indirecto de *A. mellifera* en la reproducción de las abejas nativas. Por ejemplo, en un experimento realizado durante dos años consecutivos con la abeja *Exoneura asimillima* (Anthophoridae) se detectó, durante el segundo año, que en aquellas zonas con colmenas, la abeja nativa presentaba un menor tamaño poblacional (menor número de adultos) y un mayor número de machos en relación a las hembras (que son las que colectan néctar/polen para los nidos) al compararlas con áreas control (sin colmenas) (Sugden y Pyke 1991). Los autores proponen que en el plot experimental (con colmenas), un mayor número de hembras migraron hacia otras áreas o murieron como consecuencia de una reducción de recursos tróficos durante el primer año del estudio en presencia de abejas domésticas. Este experimento de campo ha mostrado que aún en baja densidad de *A. mellifera* (en su zona experimental únicamente dispusieron de tan sólo 24 colmenas) el patrón de forrajeo de las especies nativas se ve alterado. En otro estudio más detallado se detectó una reducción del 23 % en el número de nidos de *Hylaeus alcyoneus* (Colletidae) en presencia de la abeja doméstica (Paini y Roberts 2005). *H. alcyoneus* es una especie monolética ya que colecta néctar/polen de tan sólo una especie de planta (*Banksia sphaerocarpa*, Proteaceae), que además es frecuentemente usada por *A. mellifera*. El solapamiento en el uso de recursos tróficos (hasta un 97 %) indica una elevada potencialidad de competición, pudiendo ser la causa de la disminución en la fecundidad de *H. alcyoneus*.

Por último, resumimos el exitoso ejemplo de conservación llevado a cabo en la isla de Santa Cruz (archipiélago del Canal, California) (Wenner et al. 2009). Aquí las abejas domésticas han sido erradicadas en su totalidad. Ésta fue introducida en 1880 y rápidamente se expandió por toda la isla (255 km²). En Octubre de 1987 se inició un intensivo programa de conservación que incluyó la destrucción de enjambres e introducción de la varroa por inoculación de este parásito en 85 abejas. Tras 20 años de intenso trabajo de campo, se confirmó la total desaparición de *A. mellifera* de Santa Cruz. El programa de conservación se inició cuando documentaron que la presencia de abejas domésticas había alterado considerablemente las interacciones mutualistas entre la flora y fauna nativa, y que incluso estaba facilitando la expansión de una planta invasora originaria del Mediterráneo, una herbácea conocida como abrepuño (*Centaurea solstitialis*, Asteraceae). Hoy día ya han documentado algunas especies nuevas de abejas que no habían sido citadas en los censos iniciales, un incremento poblacional de aquellas especies nativas de tamaño similar a *A. mellifera* (p. ej. *Halictus farinosus*, Halictidae), e incluso una disminución significativa en la producción de frutos y semillas de plantas invasoras en la isla.

Conclusiones

Los resultados que se han obtenido en diversas investigaciones realizadas en el Parque Nacional del Teide durante estos últimos años revelan que la extrema abundancia de *A. mellifera*, creada artificialmente por la instalación autorizada de colmenas, está afectando negativamente la estructura y la dinámica natural de la polinización en este ecosistema singular de alta montaña. La simple acción de no permitir a los apicultores el uso de este espacio natural público y protegido sería la medida de conservación más efectiva, rápida, y sin coste económico alguno, necesaria para neutralizar en un 100 % el impacto ecológico que está generando *A. mellifera* en la dinámica poblacional, tanto de las plantas como de los polinizadores nativos. La presencia de la abeja doméstica en el interior del Parque Nacional se debe única y exclusivamente a la trashumancia de colmenas realizada por un centenar de apicultores (OAPN Teide 2012). El número de colmenas que se registra en esta área protegida durante la primavera (hasta 12.7 colmenas/km²) alcanza la mayor densidad de colonias

registrada para toda África, Europa y Asia (de La Rúa et al. 2009; Jaffé et al. 2010). Estos valores son además preocupantes si tenemos en cuenta que un elevado porcentaje de la biota del Parque Nacional (61 % de la flora vascular y 45 % de la fauna invertebrada) es endémica del archipiélago canario, y hasta un 7 % de ésta es incluso exclusiva del Parque Nacional (Archaveleta et al. 2004). La apicultura como actividad pecuaria está hoy día permitida ya que se considera erróneamente que 'favorece la polinización de las especies vegetales, contribuyendo con ello a la renovación de la cubierta vegetal' y 'no dan lugar al consumo de recursos naturales'. No obstante, a la luz de los resultados obtenidos estos últimos años, este tipo de consideraciones deben ser revisadas en profundidad en pro de la conservación de la flora y fauna del Parque Nacional del Teide. Hace ya algunas décadas que se prohibió otra práctica agropecuaria tradicional que estaba afectando negativamente la biota del Parque Nacional, el pastoreo. Queda pendiente tomar decisiones estrictas sobre otra actividad tradicional que está generando un impacto ecológico significativo sobre la flora y fauna nativa del Parque Nacional, la apicultura.

Referencias

- Abe, T. 2006. Threatened pollination systems in native flora of the Ogasawara (Bonin) Islands. *Annals of Botany* 98: 317-334.
- Abe, T., Makino, S., Okochi, I. 2008. Why have endemic pollinators declined on the Ogasawara Islands? *Biodiversity and Conservation* 17: 1465-1473.
- Abe, T., Wada, K., Kato, Y., Makino, S., Okochi, I. 2011. Alien pollinator promotes invasive mutualism in an insular pollination system. *Biological Invasions* 13: 957-967.
- Aebi, A., Vaissière, B.E., van Engelsdorp, D., Delaplane, K.S., Roubik, D.W., Neumann, P. 2012. Back to the future: *Apis* versus non-*Apis* pollination. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 142-143.
- Afik, O., Dag, A., Shafir, S. 2008. Honeybee, *Apis mellifera*, round dance is influenced by trace components of floral nectar. *Animal Behaviour* 75: 371-377.
- Aizen, M.A., Morales, C.L., Morales, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *Plos Biology*: e31.
- Arechavaleta, M., Arnay, M., Bustos, J.J., Delgado, F.S., Enguemo, N., Machado, A. et al. 2004. *Parque Nacional del Teide*. Cansecos editores, Madrid, España.
- Arechavaleta, M., Rodríguez, S., Zurita, N., García, A. (Coord.) 2010. *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres*. 2009. Gobierno de Canarias, S/C Tenerife, España.
- Bond, W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B* 344: 83-90.
- Canarias 2002. Decreto 153/2002, de 24 de octubre, por el que se aprueba el Plan Rector de Uso y Gestión del Parque Nacional del Teide. *Boletín Oficial de Canarias* nº164 de 11 de Diciembre de 2002, pp. 20156-20195.
- Cánovas, F., de la Rúa, P., Serrano, S., Galián, J. 2007. Geographical patterns of mitochondrial DNA variation in *Apis mellifera iberiensis* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Zoology Systematics and Evolutionary Research* 46: 24-30.
- Chávez, E., García, C. 1993. *La Varroa. Parásito de las abejas*. Cuadernos de divulgación 1/93. Consejería de Agricultura y Alimentación. Gobierno de Canarias, España
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- Corbet, S. 1991. Applied pollination ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 3-4.
- Crane, E. 1983. *The archaeology of beekeeping*. Cornell University Press, Ithaca, USA.
- Cropper, T. 2013. The weather and climate of Macaronesia: past, present and future. *Weather* 68: 300-307.
- de la Rúa, P., Galián, J., Pedersen, B.V., Serrano, J. 2006. Molecular characterization and population structure of *Apis mellifera* from Madeira and the Azores. *Apidologie* 37: 699-708.
- de la Rúa, P., Galián, J., Serrano, J., Moritz, R.F.A. 2001. Genetic structure and distinctness of *Apis mellifera* L. populations from the Canary Islands. *Molecular Ecology* 10: 1733-1742.
- de la Rúa, P., Galián, J., Serrano, J. 2002. Biodiversity of *Apis mellifera* populations from Tenerife (Canary Islands) and hybridisation with East European races. *Biodiversity and Conservation* 11: 59-67.
- de la Rúa, P., Radloff, S., Hepburn, R., Serrano, J. 2007. Do molecular markers support morphometric and pheromone analyses? A preliminary case study in *Apis mellifera* populations of Morocco. *Archivos de Zootecnia* 56: 33-42.
- de la Rúa, P., Jaffé, R., Dall'olio, R., Muñoz, I., Serrano, J. 2009. Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees. *Apidologie* 40: 263-284.
- 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: 37-47.
- Dupont, Y.L., Hansen, D.M., Olesen, J.M. 2003. Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 26: 301-310.
- Dupont, Y.L., Hansen, D.M., Valido, A., Olesen, J.M. 2004. Impact of introduced honey bees on natural pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *Biological Conservation* 118: 301-311.
- Dupont, Y.L., Trojelsgaard, K., Olesen, J.M. 2011. Scaling down from species to individuals: a flower visitation network between individual honeybees and thistle plants. *Oikos* 120: 170-177.
- Franck, P., Garnery, I., Loiseau, A., Oldroyd, B.P., Hepburn, H.R., Solignac, M., Cornuet, J.M. 2001. Genetic diversity of the honeybee in Africa: microsatellite and mitochondrial data. *Heredity* 86: 420-430.
- Fürst, M.A., McMahon, D.P., Osborne, J.L., Paxton, R.J., Brown, M.J.F. 2014. Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature* 506: 364-366.
- Gardner, K.E., Seeley, T.D., Calderone, N.W. 2008. Do honeybees have two discrete dances to advertise food sources? *Animal Behaviour* 75: 1291-1300.
- 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.
- Goulson, D. 2003. Effects on introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 1-26.
- Granda, I. 2005. Las razas ganaderas canarias. *Canarias Agraria y Pesquera* 74-75: 1-75.
- Han, F., Wallberg, A., Webster, M.T. 2012. From where did the Western honeybee (*Apis mellifera*) originate? *Ecology and Evolution* 2: 1949-1957.
- 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: 721-734.
- Hohmann, H., La Roche, F., Ortega, G., Barquín, J. 1993. Bienen, Wespen und Ameisen der Kanarischen Inseln (Insecta: Hymenoptera: Aculeata). *Veröffentlichungen aus dem Übersee-Museum Bremen* 12: 493-894.
- Jaffé, R., Dietemann V., Allsopp, M.H., Costa C., Crewe R.M., Dall'olio, R. et al. 2010. Estimating the density of honeybee colonies across their natural range to fill the gap in pollinator decline censuses. *Conservation Biology* 24: 583-593.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Valentin, T., Mougai, J., Matatiken, D., Ghazoul, J. 2011. The tolerance of island plant-pollinator networks to alien plants. *Journal of Ecology* 99: 202-213.
- Kato, M., Kawakita, A. 2004. Plant-pollinator interactions in New Caledonia influenced by introduced honey bees. *American Journal of Botany* 91: 1814-1827.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- Kyncl, T., Suda, J., Wild, J., Wildová, R., Herben, T. 2006. Population dynamics and clonal growth of *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae), a dominant shrub in the alpine zone of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology* 186: 97-108.
- Martín, U., Lorenzo, M.J. 2005. *Los colmeneros. Historia y tradición de la apicultura en Tenerife. Estudio histórico y etnográfico*. Excmo. Cabildo Insular de Tenerife, S/C Tenerife, España.
- Martín, J.L., Bethencourt, J., Cuevas-Agulló, E. 2012. Assessment of global warming on the island of Tenerife, Canary Islands (Spain). Trends in minimum, maximum and mean temperatures since 1944. *Climatic Change* 114: 343-355.
- McGregor, S.E., Alcorn, S.M., Kurtz, E.B., Butler, G.D. 1959. Bee visitors to Saguaro flowers. *Journal of Economic Entomology* 52: 1002-1004.
- Méndez, T. 2000. *Antecedentes históricos del Teide y Las Cañadas*. Ed. Canarina, La Orotava, S/C Tenerife, España.
- Michener, D. 1979. Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 277-347.
- Miguel, I., Iriando, J.M., Barnery, I., Sheppard, W.S., Estonba, A. 2007. Gene flow within the M evolutionary lineage of *Apis mellifera*: role of the Pyrenees, isolation by distance and post-glacial recolonization routes in the Western Europe. *Apidologie* 38: 141-155.
- Montero-Castaño, A., Vilá, M. 2012. Impact of landscape alteration and invasions on pollinators: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 100: 884-893.
- Montero-Castaño, A., Vilá, M., Ortiz-Sánchez, F.J. 2014. Pollination ecology of a plant in its native and introduced areas. *Acta Oecologica* 56: 1-9.

- 66