

INTERACCIONES ENTRE PLANTAS Y POLINIZADORES EN EL PARQUE NACIONAL DEL TEIDE: CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS DE LA INTRODUCCIÓN MASIVA DE LA ABEJA DOMÉSTICA (*APIS MELLIFERA*, APIDAE)

ALFREDO VALIDO, M^a CANDELARIA RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ
Y PEDRO JORDANO

RESUMEN

En el presente estudio se exponen los principales resultados obtenidos al analizar, a escala de comunidad, las interacciones mutualistas entre plantas (17 especies) y sus polinizadores potenciales (60 especies; lagartos, aves e insectos) registradas durante la primavera de 2008 en el matorral sub-alpino del Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). El principal objetivo fue conocer la incidencia (estructural y funcional) que representa la introducción masiva de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) en el propio seno del Parque Nacional (\approx 2000 colmenas cada primavera). Los resultados obtenidos muestran que la estructuración ecológica y funcional de la red de interacciones mutualistas planta-polinizador del Parque Nacional del Teide se vieron afectadas negativamente por la introducción de *A. mellifera* en el sistema. A este respecto, destacan las diferencias notables observadas en prácticamente todos los parámetros descriptores de la red mutualista entre una fase temporal sin *A. mellifera* (Fase-*pre*) y una fase experimental caracterizada por la presencia de una ingente cantidad de colmenas (Fase-*Apis*). Las diferencias observadas implican una reducción drástica de la diversidad y riqueza de especies de polinizadores nativos en presencia de *A. mellifera*, posiblemente ocasionadas por interacciones competitivas mediadas por los recursos tróficos (néctar y polen). Además, estos cambios estructurales en la red de interacciones tuvieron repercusión negativa inmediata en el éxito reproductivo en plantas. A este respecto, se detectó que las flores de retama blanca (*Spartocytisus supranubius*, Fabaceae) expuestas a *A. mellifera* produjeron frutos con un menor número de semillas comparado con aquellas flores (dentro del mismo individuo) no polinizadas por *A. mellifera*. De igual manera, las retamas más cercanas (< 500 m) a los asentamientos apícolas produjeron significativamente un menor número de semillas/fruto que aquellas plantas que presentaban una menor (o nula) incidencia de *A. mellifera* (plantas alejadas > 1 km). Por ello, y acorde a los resultados obtenidos, se recomienda eliminar la totalidad de las colmenas permitidas en el seno del Parque Nacional.

Palabras clave: redes mutualistas, polinización, *Apis mellifera*, impacto especies invasoras, competición, islas, Parque Nacional del Teide.

SUMMARY

The mutualistic interactions between flowering plants (17 species) and their floral visitors (60 species, including lacertid lizards, passerine birds and insects) were intensively recorded during the spring

Departamento de Ecología Integrativa, Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC),
C/ Américo Vespucio s/n, La Cartuja, 41092 Sevilla.
avalido@ebd.csic.es, canderguez@ebd.csic.es, jordano@ebd.csic.es

(2008) in the subalpine scrubland of the Teide National Park (Tenerife, Canary Islands). The central aim of this study was to determine the structural and functional impacts of the introduced honeybees (\approx 2000 beehives each spring) on the mutualistic native pollination network of this protected area, characterized by a high number of endemic species. The main results indicate that both the structural and functional pollination network parameters were markedly different under the massive presence of the introduced *Apis mellifera* (Apidae). These observed differences were related to significantly reduced diversity of native flower visitors when *A. mellifera* was extremely abundant in this ecosystem and were presumably driven by competitive exclusion of native visitors for trophic resources (nectar and pollen) by *A. mellifera*. Thus, the relatively higher abundance and the dominant behaviour of *A. mellifera* might negatively affect this insular native mutualistic system in which 65% of involved species are endemic taxa from the Canary Islands. Our results also suggest that these structural consequences were translated into functional changes in plant reproductive success. Thus, those plants of *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae) being highly visited by *A. mellifera* were characterized by a significantly lower seed-set than those flowers (within the same individual plant) exposed to only native floral visitors. The same negative effect was also found along a decreasing-distance gradient respect to beehives, since the nearest plants of *S. supranubius* to beehives (< 500 m) were characterized by a significantly reduced seed-set than those with a lower (or null) floral visitation by *A. mellifera* (> 1 km). According to these results, we urge and recommend the total suppression of introduced beehives in the Teide National Park.

Key words: mutualistic networks, pollination, *Apis mellifera*, impact of invasive species, competition, islands, Teide National Park.

INTRODUCCIÓN

El impacto biológico que pueden generar las especies invasoras sobre la estructura y dinámica de los sistemas mutualistas planta-animal es, hoy en día, uno de los aspectos que mayor interés ha suscitado en los estudios de ecología y biología de la conservación en islas (p. ej., BOND 1994, D'ANTONIO & DUDLEY 1995, KEARNS *et al.* 1998, TRAVESET & RICHARDSON 2006, AIZEN *et al.* 2008, TRAVESET *et al.* 2009, KAISER-BUNBURY *et al.*, 2011). Uno de los ejemplos frecuentemente analizados corresponde a las introducciones masivas de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) y sus efectos directos (i.e. agresión a otros polinizadores) e indirectos (i.e. competición por recursos) en algunas especies nativas, así como sus consecuencias inmediatas en la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas (KATO *et al.* 1999, CRAIG *et al.* 2000, MURPHY & ROBERTSON 2000, BARTHELL *et al.* 2001, ENGLAND *et al.* 2001, ROUBIK & WOLDA 2001, HANSEN *et al.* 2002, GOULSON *et al.* 2002, VALIDO *et al.* 2002, GOULSON 2003, DUPONT *et al.* 2004, KATO & KAWAKITA 2004, ABE 2006, ABE *et al.* 2008, DOHZONO & YOKOYAMA 2010).

Estas abejas sociales están consideradas como polinizadores altamente poliléticos o generalistas (i.e. visitan una gran variedad de plantas), son muy eficientes a la hora de coleccionar néctar/polen a grandes distancias, su domesticación es relativamente sencilla y además pueden alcanzar densidades extremas en las zonas invadidas (p. ej., HOHMANN *et al.* 1993, GOULSON 2003, MORITZ *et al.* 2005, JAFFÉ *et al.* 2010, VALIDO & OLESEN 2010). Por todo ello, esta especie ha sido ampliamente introducida en diferentes regiones del planeta por fines económicos (incrementar las cosechas de algunas especies cultivadas, y sobre todo para la producción de cera y miel), y hoy en día están distribuidas en prácticamente todo el planeta.

En relación a los efectos detectados a nivel de especie, de la práctica totalidad de los estudios realizados en islas (y anteriormente citados) se concluye que las abejas introducidas reducen considerablemente la tasa de visitas a flores de muchos de los polinizadores nativos (principalmente insectos, pero también aves y lagartos) a través de exclusión competitiva por los recursos florales (néctar y polen). Estos cambios drásticos en la identidad de los polinizadores nativos sue-

len tener, a su vez, consecuencias negativas inmediatas en el éxito reproductivo en algunas plantas nativas, tanto en la producción de frutos (*fruit-set*) como en el número de semillas por fruto (*seed-set*). En algunos casos se ha llegado incluso a demostrar una reducción significativa en las tasas de polinización xenogámica (entre individuos), diferencias en el patrón espacial en el flujo de genes vía polen, un incremento en la probabilidad de hibridación entre especies congénéricas desde el punto de vista de las plantas, así como una reducción de la fecundidad, y posiblemente sean además importantes vectores en la transmisión de parásitos o patógenos a los organismos nativos desde el punto de vista de los polinizadores (aparte de los trabajos anteriormente citados en sistemas insulares, véase KEARNS *et al.* 1998, GROSS 2001, GOULSON 2004, MORITZ *et al.* 2005, PAINI & ROBERTS 2005, GEERTS & PAUW 2011 como ejemplos de las consecuencias de introducciones deliberadas de *A. mellifera* en América, Asia, África y Australia).

La introducción de especies de polinizadores puede además tener consecuencias inmediatas a nivel del ecosistema si se alteran procesos ecológicos claves en el funcionamiento de los ecosistemas como puede ser la disponibilidad de recursos tróficos (p. ej., D'ANTONIO & DUDLEY 1995). Estos efectos se pueden manifestar tanto en cambios en la estructura de las interacciones, como en la composición y dinámica de las especies que la conforman (p. ej., AIZEN *et al.* 2008). A este respecto, es conocido que las redes de interacciones mutualistas entre plantas y polinizadores se caracterizan por presentar una estructura 'encajada' (nested; BASCOMPTE *et al.* 2003) y modular (OLESEN *et al.* 2007). Serían por tanto

redes mutualistas constituidas por un reducido número de especies 'generalistas' que interactúan con un elevado número de especies, mientras que el resto ('especialistas'), interactúan con un subconjunto de las especies 'generalistas', y todas ellas a su vez se conforman en módulos o grupos de especies que interactúan más entre ellas que con especies de otros módulos (más detalles en BASCOMPTE & JORDANO 2007 y 2008). Estas propiedades emergentes de estos sistemas parecen tener repercusión inmediata en la persistencia de las especies de una comunidad dado que las hacen ser intrínsecamente más robustas a perturbaciones (p. ej., extinción de especies) a la vez que reducen la competencia interespecífica (BASTOLLA *et al.* 2009, FORTUNA *et al.* 2010). Por tanto, es interesante abordar el estudio del impacto de *A. mellifera* no sólo a nivel de especies, sino también complementarlo con un análisis a nivel del ecosistema en sí.

El objetivo principal del presente proyecto de investigación fue realizar un estudio comparativo de las características de la red de interacciones mutualistas entre polinizadores y plantas en el Parque Nacional del Teide (Tenerife) en relación a la presencia o ausencia de *A. mellifera*, así como las consecuencias inmediatas en el éxito reproductivo de un subconjunto de plantas. Esta abeja no es una especie nativa del Parque Nacional y tampoco presenta en la actualidad colonias o colmenas asilvestradas en su interior (véase Material y Métodos para más detalles). Su presencia, así como su extrema abundancia desde principios de mayo, se debe única y exclusivamente a la introducción masiva de colmenas llevada a cabo por algo más de un centenar de apicultores no profesionales (Tabla 1). Para ello, el Parque Nacional del Teide dispone

	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Colmenas autorizadas	2.299	2.238	1.896	2.869	2.811	2.901	2.722	2.595	2.559	2.734
Colmenas instaladas	1.331	1.271	1.016	2.074	1.232	2.378	1.820	2.184	1.786	2.417
Número de apicultores	95	92	89	148	92	160	117	131	118	148

Tabla 1. Número total de colmenas autorizadas, instaladas y número de apicultores implicados en los 18 asentamientos apícolas en el seno del Parque Nacional del Teide durante el período 2000-2009. (Fuente: OAPN Teide 2009).

Table 1. Total number of authorized and finally installed beehives, and number of beekeepers with permission in the 18 assigned apiarian settlements of Teide National Park during 2000-2009 (Source: OAPN Teide 2009).

de un Plan de Aprovechamiento Apícola (OAPN Teide 2006) donde se establecen las normas de explotación (revisadas anualmente; p. ej., OAPN Teide 2010) para cada uno de los 18 asentamientos apícolas permitidos en el interior del Parque Nacional. Aunque se estima que la capacidad física de los asentamientos apícolas puede albergar hasta un total de 4068 colmenas, el número máximo final autorizado por la Administración del Parque es netamente inferior, aunque con una tendencia creciente durante la última década (Tabla 1). Asimismo, el número real de colmenas instaladas por los propios apicultores suele ser inferior a lo autorizado, y varía en función de la intensidad de la floración particular de cada año. Esta actividad pecuaria de trashumancia vertical de colmenas se ha considerado como un 'aprovechamiento tradicional' (posiblemente iniciado en el s. XVI; MÉNDEZ 2000, MARTÍN & LORENZO 2005), que supuestamente: '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' (PRUG TEIDE 2002, OAPN 2009, OAPN TEIDE 2010).

El objetivo final de las actividades realizadas fue conocer y evaluar el impacto ecológico que pudiera estar ejerciendo la introducción de un ingente número de individuos de *A. mellifera* (p. ej., 97-120 millones a razón de 40-50.000 abejas/colmena en 2009) en la red de interacciones de las plantas con sus polinizadores nativos en el Parque Nacional del Teide. Para ello, se ha desarrollado un estudio integral de las características ecológicas de la red de interacción planta-polinizador, y su variaciones cualitativas y cuantitativas, en una fase temporal temprana (duración 8 días) en ausencia de colmenas (*Fase-pre*), y su comparación con una fase posterior inmediata (10 días) en presencia masiva de abeja doméstica (*Fase-Apis*). Este enfoque experimental comparativo realizado en un período temporal muy limitado, y en el que además se utilizan las mismas plantas individuales en ambos tratamientos, es de gran utilidad a la hora de conocer los cambios que genera la presencia masiva de *A. mellifera* tanto en la red de interacciones mutualistas nativas del Parque Nacional, como sobre los parámetros reproductores en las plantas. Consideramos que los

datos obtenidos serán de gran utilidad tanto en la gestión, conservación como en la planificación futura de esta explotación apícola en el seno del Parque Nacional del Teide.

MATERIAL Y MÉTODOS

La abeja doméstica en Canarias

La abeja doméstica, también conocida como abeja europea o abeja melífera (*A. mellifera*) es originaria de África y se ha expandido (al menos dos veces) por Europa y la parte occidental de Asia (WHITFIELD *et al.* 2007). La acción antrópica ha ampliado enormemente su distribución natural (América, Australia, etc.), inclusive hasta islas oceánicas remotas: p. ej., Galápagos, Mauricio, Reunión, Guam, Solomón, Bonín, Azores, etc. (MORITZ *et al.* 2005). En Canarias se encuentra prácticamente presente en todas las islas pero su estatus 'nativo vs. introducido' está bajo discusión. Por ejemplo, RUTTNER (1988) la incluye dentro de la subespecie propia de la Península Ibérica, *A. m. iberiensis* pero con una elevada similitud morfológica con las abejas del Norte de África; HOHMANN *et al.* (1993) la consideran claramente como una especie 'introducida' en las islas Canarias; PADILLA *et al.* (1998) cuestionan que sea una especie autóctona del archipiélago, mientras que en un listado reciente de las especies silvestres de Canarias, *A. mellifera* es incluida como 'nativa posible' (ARECHAVALETA *et al.*, 2010). A este respecto, en el archipiélago Canario se han descrito dos haplotipos mitocondriales propios (A_{14} , A_{15}) que están estrechamente emparentados con linajes de abejas del Norte de África (DE LA RÚA *et al.* 1998, 2001, 2002). La presencia de estos haplotipos se corresponderían con la denominación de una raza específica de las islas (abeja negra canaria; DE LA RÚA *et al.* 1998, VVAA 2003). Estos resultados podrían sugerir una colonización natural de *A. mellifera* previa a la llegada de los humanos a las islas, posiblemente desde el Norte de África. No obstante, y en espera de resultados moleculares robustos que datasen la divergencia de esos haplotipos, existe un conjunto de evidencias de diferente índole que cuestionarían la hipótesis de una colonización natural. Por ejemplo, a diferencia de otras especies sociales como los

abejorros (*Bombus* spp., Apidae) donde una sola abeja reina podría colonizar y establecer una población insular, *A. mellifera* necesitaría de la llegada y asentamiento de un enjambre para poder constituir una población insular, un evento que de por sí, es muy poco probable (MICHENER 1979). Por otro lado, se han detectados individuos con los haplotipos canarios en el Sur de España y Portugal (DE LA RÚA *et al.* 2002, 2006), por lo que ya no serían específicos de las islas. Independientemente de esta última consideración, el hecho de que se detecten haplotipos mitocondriales particulares de Canarias además no sería por sí sólo indicativo de que se tratase de una especie nativa ya que se han descrito haplotipos particulares para especies que son claramente introducidas por los aborígenes (p. ej., cabras; AMILLS *et al.* 2004) y para subespecies endémicas de aves (guirres o alimoche; AGUDO *et al.* 2010) y cuya colonización insular se postula que fue posterior a la llegada de los primeros pobladores de las islas. Según esto, quizás el tiempo transcurrido desde la llegada de los primeros aborígenes (2000-2500 años) o colonos (500-600 años) sea más que suficiente para que se generasen esos haplotipos específicos de *A. mellifera* en las islas por selección artificial.

Una introducción facilitada por los propios aborígenes (o colonos), sería por tanto una solución más plausible. Sin embargo, no existen registros arqueológicos y ni siquiera evidencias etnográficas precisas acerca del uso de la miel de abeja con anterioridad al establecimiento de los colonos europeos (desde finales del s. XIV hasta finales del s. XV según la isla), aún siendo un recurso ampliamente explotado por diferentes culturas desde hace más de 10.000 años (CRANE 1983). Los únicos registros inequívocos existentes son posteriores a la llegada de los colonos (crónicas entre 1500 y 1525), y se refieren a la colecta de miel de abejas silvestres por parte de los aborígenes de Gran Canaria (p. ej., MILLARES TORRES 1893, MORALES PADRÓN 1978). Dado que desde el inicio de los asentamientos de colonos se promovió la apicultura (MÉNDEZ 2000, MARTÍN & LORENZO 2005), queda por resolver si ésta fue realmente introducida por estos primeros colonos (p. ej., en Gran Canaria, ya desde finales del s. XIV y principios del s. XV se

establecieron en diferentes puntos de la isla; p. ej., ABREU GALINDO 1977, AZNAR & TEJERA 1994) o por los aborígenes.

Dejando de lado el debate 'nativo *vs.* introducido', y al igual que ocurre en el resto de su área de distribución, individuos escapados de las colmenas pueden llegar a formar colonias silvestres. Sin embargo, esta posibilidad está bastante limitada en las islas desde la aparición, en 1993, de un ácaro ectoparásito que produce una alta mortandad en las colonias (*Varroa destructor*) (CHÁVEZ & GARCÍA 1993). Independiente de la varroa, la abeja doméstica se encuentra ausente de aquellas islas (Fuerteventura y Lanzarote) y ecosistemas (matorral de alta montaña en Tenerife) que presentan unas condiciones climatológicas extremas y un período de floración muy corto, factores ambos desfavorables para el asentamiento continuo de poblaciones de *A. mellifera*. 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, junto con la presencia de un cinturón continuo de pinar en su perímetro externo (Parque Natural de la Corona Forestal), que la hacen ser un lugar relativamente inaccesible a las abejas domésticas que pudieran desplazarse desde las zonas bajas de la isla.

Área de estudio

El presente estudio fue realizado durante la primavera de 2008 en la ladera Sur del Llano de Ucanca (Cementerio de Los Tajinastes: 28°12'55" N y 16° 37'90" O; 2.125 m s.n.m.) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). Algunas plantas de *Cistus* y *Chamaecytisus* fueron muestreadas en esta misma ladera Sur, pero en las cercanías de Boca Tauce. El área seleccionada recoge una buena representación (N= 17 especies) de las plantas entomófilas típicas del matorral sub-alpino del Parque Nacional del Teide, muchas de ellas de interés apícola. Por su abundancia en el área de estudio destacan *Spartocytisus*, *Echium*, *Nepeta*, *Scrophularia*, *Descurainia* y *Argyranthemum*. Las especies menos abundantes en el área son *Rahmnus*, *Chamaecytisus* y *Cistus*. Con excepción de *Silene* y *Bituminaria* que son

consideradas como especies nativas, el resto (N=15) son incluidas como especies endémicas de Canarias (ARECHAVALETA *et al.* 2010). Este sector del Parque Nacional se caracteriza por una temperatura media anual de 11,8°C (siendo máxima en Julio y Agosto: 25,5°C), una precipitación media anual de 429,7 mm (básicamente entre Octubre y Marzo, y siendo máxima en Diciembre: 136,4 mm) y una elevada insolación durante los meses de verano. Por término medio, en 12,7 días al año la precipitación es en forma de nieve (BUS-TOS & DELGADO 2004).

Métodos

Para caracterizar (cualitativa y cuantitativamente) la red de interacciones mutualistas entre visitantes florales y plantas en ausencia/presencia de *A. mellifera*, se seleccionó una época de estudio (3-21 de mayo) coincidente con el pico de floración de la mayoría de las especies. Esta época fue a su vez dividida en dos periodos que contrastaran en relación a la total ausencia (3-10 de mayo; en adelante denominado como Fase-*pre*) o extrema abundancia (12-21 de mayo; Fase-*Apis*) de *A. mellifera* en la zona de estudio. Para ello, durante los 8 días que duró la Fase-*pre* se aseguró la ausencia de colmenas en un radio de unos 4 km. alrededor del área de estudio. Una vez finalizada la Fase-*pre*, la presencia de abejas domésticas se manipuló experimentalmente situando 10 colmenas (madrugada del 11 de Mayo) en el borde del área de estudio. Esta fecha se hizo coincidir con el día usado por los apicultores para emplazar sus colmenas en los asentamientos apícolas del sector Suroeste del Parque Nacional.

Para la realización de los censos de visitantes florales se seleccionaron entre 7 y 10 plantas individuales por especie (N=17 spp.), a excepción de aquellas que fueron menos abundantes: *Rhamnus*, *Cistus* y *Chamaecytisus* (N= 3 plantas por cada especie), o cuya floración apenas coincidió con el período del estudio: *Pimpinella* (N= 4). A excepción de 5 plantas individuales que presentaron una floración muy avanzada en Fase-*Apis* y que fueron sustituidas por individuos cercanos, la totalidad de las plantas seleccionadas (N=122) se utilizaron en

las dos fases experimentales. En estas plantas (georeferenciadas) se realizaron censos sistemáticos (en períodos de 5 minutos) de insectos. Sólo aquellas visitas en donde los insectos contactan con el estigma y/o anteras de las flores (polinizadores potenciales) fueron incluidos en la base de datos. Para cada visita registrada, se anotó la especie de visitante floral, el número de flores visitadas, el número de flores abiertas por planta o rama controlada, y la existencia de comportamiento agresivo con otras especies de visitantes. Con el fin de homogenizar el muestreo de polinizadores, cada planta individual fue censada a diferentes horas del día y por diferentes observadores. La identificación de los insectos se hizo en base a una colección de referencia de individuos colectados e identificados por taxónomos especializados en cada grupo (véase Agradecimientos). En total se invirtieron 230 horas de observación (N= 2767 periodos de 5 min.) en los 18 días de trabajo de campo, repartidas equitativamente entre los diferentes individuos de cada especie, entre especies y para las dos fases del estudio (Fase-*pre*: 114 h; Fase-*Apis*: 116 h).

Para caracterizar la frecuencia de visitas de aves y lagartos en presencia/ ausencia de *A. mellifera* a las flores de *E. wildpretii* se utilizó una metodología alternativa. Sobre las mismas 10 plantas usadas para los censos de insectos, se realizaron censos puntuales (*spot-census*) de ≈ 10 segundos de duración, a >10 m de distancia, y repartidos a lo largo de todo el día. En cada *spot-census* se contabilizaba el número de lagartos (*G. galloti*) y aves (*P. canariensis* y *S. canarius*) libando néctar, así como las posibles interacciones agresivas entre especies cuando coincidían en la misma planta. Se realizaron un total de 620 *spot-censuses* repartidos de forma equitativa entre los diferentes individuos y entre las dos fases experimentales (Fase-*pre*: 288; Fase-*Apis*: 332).

Con los datos obtenidos de los censos en las dos fases experimentales, se estimaron los parámetros cualitativos y cuantitativos de la red mutualista en presencia y ausencia de *A. mellifera* para su análisis comparativo. Los parámetros fueron calculados con las librerías *bipartite*, *vegan*, y *network* del software R 2.9.2 (DORMANN *et al.* 2009). Este diseño experi-

mental y comparativo nos permitirá conocer, en primer lugar, el grado de interacciones (*links*) entre los nódulos (especies) que conforman la red de interacciones mutualistas del matorral de alta montaña en el Parque Nacional del Teide, y en segundo lugar, valorar de forma precisa los cambios (cualitativos y cuantitativos) que se generan en el seno de la red de interacciones una vez que *A. mellifera* ha sido introducida en el sistema (y sirviendo la Fase-*pre* como control). Esto es, identificar qué especies han visto mermadas su número de interacciones como consecuencia de la presencia de *A. mellifera*, es decir, el número de especies de plantas de las que se alimentan (si se trata de animales polinizadores) y el número de especies de animales que polinizan sus flores (si se trata de plantas).

En 2009 y 2010, se realizó un estudio comparativo para conocer las implicaciones, en términos de eficacia reproductiva en las plantas, de la presencia masiva de *A. mellifera* en: *Echium*, *Spartocytisus*, *Erysimum*, *Adenocarpus* y *Scrophularia* durante las fases -*pre* y -*Apis*. Estas 5 especies fueron seleccionadas en relación a la importancia de *A. mellifera* como visitante floral. En *Scrophularia*, la incidencia de *A. mellifera* es relativamente muy baja (o prácticamente nula). En *Adenocarpus* y *Erysimum* la abeja doméstica presentó una incidencia moderada durante la Fase-*Apis*. Por último, en *Echium* y *Spartocytisus*, *A. mellifera* se mostró como el visitante floral por excelencia una vez instaladas las colmenas (véase Resultados). Para valorar el éxito reproductivo, se seleccionaron aleatoriamente 25 plantas (14 en *Adenocarpus* y 4 en *Echium*) de cada especie, escogiendo 1-2 ramas expuestas a los polinizadores por planta y por fase experimental. Para obtener resultados comparativos (controlando por planta individual), se marcaron un subconjunto de flores similar en número para cada fase experimental, de forma que sólo estuvieran abiertas en una de las dos fases. Las flores que estuvieron en anthesis durante la Fase-*pre* fueron previamente contabilizadas y posteriormente embolsadas durante la Fase-*Apis*. Entonces, los parámetros reproductivos, porcentaje de flores que producen frutos (*fruit-set*) y número de semillas por fruto (*seed-set*), obtenidos en estas ramas corresponden con la interacción con polinizadores nativos. En cam-

bio, para el cálculo de estos parámetros reproductivos durante la Fase-*Apis*, únicamente se tuvieron en cuenta las flores que estuvieron disponibles a polinizadores nativos y *Apis* en este período. Para cada una de las plantas individuales también se seleccionó una rama con botones florales (que fueron excluidos a insectos) para conocer los niveles de autogamia o autofecundación, en ausencia de polinizadores.

Durante Julio de 2010, se realizó un experimento complementario para conocer la incidencia de *A. mellifera* en el éxito reproductivo de *Spartocytisus* (número de semillas/fruto) en función de la distancia de la planta al asentamiento apícola. Para ello, se eligieron 5 asentamientos apícolas (Cañada de Pedro Méndez, Roque del Agua, Barranco de La Arena, Montaña Mostaza y Corral del Niño) que recogen diferentes condiciones ambientales. A partir de cada asentamiento, se trazaron transectos lineales, y dentro de cada transecto se seleccionaron 5 individuos (que fueron georeferenciados) para cada categoría de distancia: 0, 100, 500, 1000, 2500 y 4000 m. Debido al solapamiento con otros asentamientos, para las distancias mayores (2500 y 4000 m) sólo se obtuvieron datos de individuos del Llano de Ucanca. En cada planta seleccionada (N= 155), se recolectaron 50 frutos repartidos aleatoriamente en 5 ramas, y se contabilizó el número de semillas viables (N= 7750 frutos). En este período (12-29 Julio) las legumbres aún estaban sin abrir.

RESULTADOS

Censos de Polinizadores. Patrones Generales

A partir de los 2767 censos realizados durante la primavera de 2008, se registraron un total de 60 especies de visitantes florales (excluyendo Thysanoptera y Hemiptera) en 17 especies de plantas (Anexo 1). Todos ellos pueden ser considerados como polinizadores potenciales dado que al visitar las flores contactan con el estigma y/o anteras al coleccionar polen y/o néctar. Los dípteros (25 especies) y los himenópteros (17) fueron los grupos más representativos, seguidos de los coleópteros (11) y lepidópteros (4). Destaca

además la presencia de 2 especies de aves paseriformes (*Serinus canarius* y *Phylloscopus canariensis*) y una de lagarto (*Gallotia galloti*) visitando flores de *Echium* (todos ellos) y *Scrophularia* y *Rhamnus* (únicamente individuos juveniles de *G. galloti*) (Anexo 1).

En términos generales, el 65% de todas las especies incluidas en este estudio son especies endémicas de Canarias (15 plantas y 35 visitantes florales) (Anexo 1 y Tabla 4). De este listado, únicamente 3 especies de polinizadores son consideradas como introducidas (o probablemente introducidas) en las islas, dos de las cuales corresponden a dípteros antropófilos de distribución cosmopolita: la Mosca azul (*Calliphora vicina*) y la Mosca verde (*Lucilia sericata*) (Anexo 1). No obstante, es la abeja doméstica (*A. mellifera*) la que destaca como especie introducida por su elevada abundancia una vez instaladas las colmenas. La abeja doméstica acaparó la práctica totalidad de las interacciones planta-polinizador introducido durante la Fase-*Apis* (99%) (Tabla 2). *A. mellifera*

además acumuló el 10,8% (N= 926) del total de interacciones registradas de insectos (N= 8.852) durante la primavera de 2008 (Tabla 2).

Respecto a las visitas florales de aves y lagartos a *Echium* (N= 620 'spot-censuses'), se registró un total de 204 registros, de los cuales el 74% correspondió al Lagarto tizón (*G. galloti*; N= 151), el 13,7% al Mosquitero canario (*P. canariensis*, N= 28), y el 12,3% al Canario (*S. canarius*; N= 25) (Tabla 3). No se observaron interacciones agresivas entre aves y lagartos, ni entre éstos y el resto de insectos polinizadores. De hecho, fue relativamente frecuente observarlos juntos libando néctar en la misma planta individual sin detectarse ningún tipo de interacciones entre ellos.

Interacciones planta-polinizador. Patrones generales

En términos generales, y agrupando los datos de las fases *-pre* y *-Apis*, las especies de plantas con

	Fase-pre	Fase- <i>Apis</i>
TOTAL interacciones observadas	180	165
Porcentaje del total posible (%)	20	17,2
TOTAL número registros	4.127	4.425
TOTAL número de registros de <i>A. mellifera</i>	16	910
TOTAL de registros de otras especies introducidas	35	12
% registros de <i>A. mellifera</i> (del total)	0,39	20,56
% registros de <i>A. mellifera</i> (del total de introducidas)	31,37	98,69
TOTAL de registros en:		
Hymenoptera	1.764	2.002
Hymenoptera (sin <i>A. mellifera</i>)	1.748	1.092
Diptera	309	294
Coleoptera	2.033	2.101
Lepidoptera	4	0

Tabla 2. Parámetros descriptivos de la red de interacción planta-polinizador en ausencia (Fase-*pre*) y presencia masiva (Fase-*Apis*) de *A. mellifera* durante la primavera de 2008. Se indica el número total de interacciones cualitativas (planta x polinizador) y cuantitativas (número de registros). Además se detalla aquellas interacciones correspondientes a *A. mellifera*: total absoluto, porcentaje referido al total y porcentaje referido a las interacciones de los otros visitantes florales introducidos. También se indican los valores totales para Hymenoptera, resto de Hymenoptera (excluyendo *A. mellifera*), Diptera, Coleoptera y Lepidoptera.

Table 2. Descriptive parameters of mutualistic plant-pollinator network in the absence (*pre*-phase) and massive presence (*Apis*-phase) of *A. mellifera* during 2008 spring. Total number of qualitative (plant x pollinator) and quantitative (number of records) interactions are indicated. Total number and percentage of *Apis* interactions are also indicated, as well as the percentage of interactions of the rest of introduced floral visitors. Finally, absolute values of orders Hymenoptera (including and excluding *A. mellifera*), Diptera, Coleoptera and Lepidoptera are given.

	Fase-pre	Fase- <i>Apis</i>	TOTAL
<i>Gallotia galloti</i>	144	7	151
<i>Phylloscopus canariensis</i>	25	3	28
<i>Serinus canarius</i>	24	1	25
TOTAL vertebrados	193	11	204
Tasa de visitas/planta	0,67±1,1	0,03±0,2	
Nº 'spot-censuses'/año	620		
Nº 'spot-censuses'/periodo	88	332	

Tabla 3. Resultados de los censos puntuales (*spot-census*) realizados en *E. wildpretii* para estimar la frecuencia de visitas de lagartos (*G. galloti*) y aves (*P. canariensis* y *S. canarius*) en la primavera de 2008. Estos censos fueron realizados en las 10 plantas individuales utilizadas en los censos de insectos. Se indica el número total de individuos observados de cada especie, el total de vertebrados, el valor medio (del total de vertebrados) y su desviación estándar (de) de la tasa de visitas de vertebrados, así como el número de censos acumulados para cada período de estudio.

Table 3. Data of spot-censuses on *E. wildpretii* to estimate visit frequency by lizards (*G. galloti*) and birds (*P. canariensis* y *S. canarius*) during 2008 spring. Observations were made on the same 10 individual plants used in insect censuses. For each experimental phase, we indicate the total number of monitored individuals per species, number of vertebrates (birds and lizards), and their average visit rate ($X \pm SD$). Accumulated number of spot-censuses are given for each year and experimental phase.

una mayor riqueza de especies de polinizadores fueron *Spartocytisus* (35 spp.), *Eysimum* y *Argyranthemum* (24), y *Rhamnus* (23), en contraste con *Chamaecytisus* (1), *Pimpinella* (3), *Scrophularia* (7) y *Silene* (8) (Tabla 4). No obstante, los datos de *Chamaecytisus* (N= 24 y sólo en Fase-pre) y *Pimpinella* (N= 9 y sólo Fase-*Apis*) hay que tomarlos con cautela por el bajo número de censos realizados.

En relación a los polinizadores, y agrupando nuevamente los datos de los dos períodos, las especies más generalistas fueron el himenóptero *Hylaeus canariensis* (14 spp. de plantas), el coleóptero *Attalus aenescens* (13), el himenóptero *Anthophora alluaudi* y el coleóptero *Dasytes israelsoni* (12), el himenóptero *Osmia canaria* y el coleóptero *Anaspis proteus* (11), y con 10 interacciones, *A. mellifera* (Anexo 1).

Por el contrario, un total de 14 especies de polinizadores (23% del total) visitaron una única especie de planta, entre ellos las aves, *S. canarius* y *P. canariensis* que únicamente visitaron *Echium*. El grupo de insectos más especialista fue el de los lepidópteros, donde 2 de las 4 especies visitaron una única especie de planta, seguido de los dípteros, con 5 spp. (20%) (Anexo 1). Por otro lado, el Abejorro canario (*Bombus canariensis*),

aún siendo una especie relativamente poco frecuente en el Parque Nacional, fue registrado visitando flores de dos especies (*Echium* y *Spartocytisus*).

Interacciones planta-polinizador.

Fases -pre vs. -*Apis*

Durante la Fase-pre del estudio, se detectaron algunas interacciones mutualistas con *A. mellifera*, posiblemente de individuos procedentes de las colmenas más cercanas y alejadas unos 4 km del área de estudio. No obstante, estas interacciones fueron muy poco frecuentes (N= 16), siendo irrelevantes en relación al total de registros durante la Fase-pre (0,39%; Tabla 2). Podemos asumir así que los datos obtenidos en la Fase-pre fueron en ausencia, prácticamente absoluta, de *A. mellifera*.

El número total de interacciones registradas con las otras especies introducidas de polinizadores (dípteros: *Calliphora* y *Lucilia*) también fue muy bajo (0,85% del total de registros). Teniendo en cuenta estos valores tan bajos, la matriz de datos obtenida durante la Fase-pre se puede considerar prácticamente nativa, con el 98,75% del total de registros entre especies nativas de las islas (Tabla 2).

Durante la Fase-*Apis*, la abeja doméstica dominó cuantitativamente la red al acumular el mayor número de interacciones observadas (20,56%) (Tabla 2). Esta preponderancia queda además manifiesta si se tienen en cuenta las tasas de visitas, donde para algunas de las especies de plantas *A. mellifera* registró un valor mucho más elevado que el resto de polinizadores de forma conjunta (p. ej., en *Echium*, *Spartocytisus*, *Nepeta*, *Adenocarpus*, *Lotus*).

De forma general, el número total de registros (excluyendo *A. mellifera*) disminuyó considerablemente en la Fase-*Apis* (4111 vs. 3515; Tabla 2). Por

ejemplo, la totalidad de los registros de lepidópteros y el 95% de los vertebrados en *Echium*, se detectaron únicamente durante la Fase-*pre* (Tablas 2 y 3). Otras especies que únicamente fueron detectadas interaccionando con flores durante la Fase-*pre* fueron *Bombus canariensis* y *Lassioglossum loetum* (Hymenoptera); *Myopa mixta*, *Nyctia lugubris*, *Campiglossa reticulata*, *Phaonia sordidissima*, *Sphaeniscus filiola* (Diptera); y *Criptocephallus niti-dicallis* (Coleoptera). Este patrón decreciente también es detectado al considerar los valores medios de las tasas de visitas. Por ejemplo, en vertebrados la frecuencia de visitas a *Echium* varió de 0,67 (Fase-*pre*) a 0,03 (Fase-*Apis*) (Tabla 4). Desde el punto de

	Fase- <i>pre</i>	Fase- <i>Apis</i>	TOTAL
* <i>Adenocarpus viscosus</i> (Fabaceae)	5 (8,3)	9 (15)	9
* <i>Argyranthemum tenerifae</i> (Asteraceae)	22 (36,7)	11 (18,3)	24
* <i>Chamaecytisus proliferus</i> (Fabaceae)	1 (1,7)	–	1
* <i>Descurainia bourgeauana</i> (Brassicaceae)	17 (28,3)	12 (20)	20
* <i>Echium wildpretii</i> (Boraginaceae)	13 (21,7)	9 (15)	19
* <i>Erysimum scoparium</i> (Brassicaceae)	17 (28,3)	17 (28,3)	24
* <i>Lotus campylocladus</i> (Fabaceae)	12 (20)	8 (13,3)	15
* <i>Nepeta teydea</i> (Lamiaceae)	15 (25)	10 (16,7)	20
<i>Bituminaria bituminosa</i> (Fabaceae)	10 (16,7)	9 (15)	14
* <i>Pterocephalus lasiospermus</i> (Dipsacaceae)	5 (8,3)	8 (13,3)	11
* <i>Rhamnus integrifolia</i> (Rhamnaceae)	19 (31,7)	13 (21,7)	23
* <i>Scrophularia glabrata</i> (Scrophulariaceae)	6 (10)	3 (5)	7
<i>Silene vulgaris</i> (Caryophyllaceae)	6 (10)	7 (11,7)	8
* <i>Spartocytisus supranubius</i> (Fabaceae)	27 (45)	22 (36,7)	35
* <i>Tolpis webbii</i> (Asteraceae)	5 (8,3)	10 (16,7)	13
* <i>Cistus osbeckiiifolius</i> (Cistaceae)	–	14 (23,3)	14
* <i>Pimpinella cumbrae</i> (Apiaceae)	–	3 (5)	3
TOTAL de especies visitantes florales/año	60		
TOTAL de especies visitantes florales/periodo	52	44	

Tabla 4. Número de especies de visitantes florales registrados en cada especie de planta, para cada período y el total registrado en 2008. Se incluyen el total de las interacciones detectadas durante los censos e incorporando aquellas observaciones registradas fuera de censo (6 en Fase-*pre* y 7 en Fase-*Apis*). Entre paréntesis se indica el porcentaje observado de cada período en relación al total de polinizadores detectados en 2008. (–) indica la no realización de censos por ausencia de floración en ese determinado período. (*) especie endémica de las Islas Canarias.

Table 4. Number of floral visitor species recorded in total and per experimental phase for each plant species. Absolute number of recorded interactions during censuses and of those incorporating extra-census observations (*pre*-phase N=6, *Apis*-phase N=7) are indicated. The percentage of observed pollinators per phase in 2008 is given in parentheses. (–) = absence of censuses due to no flowering in the corresponding phase. (*) = endemic species of Canary Islands.

vista de la planta, aquellas especies donde *A. mellifera* fue además el visitante floral más frecuente vieron disminuidas considerablemente las tasas de visitas del resto de polinizadores nativos (p. ej., en *Spartocytisus*, *Echium*, etc.).

Análisis de la red mutualista.

Fases -pre vs. -Apis

Los principales índices (cualitativos y cuantitativos) que describen las propiedades de la red de interacciones mutualistas (con/sin *A. mellifera*) se exponen en la Tabla 5 (véase además la Figura 1). En primer lugar, cabe destacar que las curvas acu-

muladas de interacciones registradas en relación al esfuerzo de muestreo (censos) y el número de interacciones detectadas en las fases-pre y -Apis fueron homogéneas en estas dos fases de estudio. Esto es indicativo de que el nivel de muestreo de interacciones (a nivel de comunidad) fue lo suficientemente robusto para comparar dichos parámetros entre las dos fases (p. ej., JORDANO *et al.* 2009). Es decir, no cabe esperar que un aumento del esfuerzo de muestreo resultase en patrones de interacción diferentes a los estimados.

Los valores obtenidos en la gran mayoría de los índices presentaron valores netamente diferentes en ambas fases del estudio. Por ejemplo, tanto

	Fase-pre	Fase-Apis
Número de especies de visitantes florales (a)	52	44
Número de especies de plantas (p)	15	16
Riqueza de especies (S= a+p)	67	60
Tamaño de la matriz (M= ap)	780	704
Número total de interacciones registradas	180	165
ÍNDICES CUALITATIVOS (presencia/ausencia de interacciones)		
Número medio interacciones por planta	12,00	10,31
Número medio interacciones por polinizador	3,00	2,75
Conectancia	0,28	0,20
Coficiente de Cluster	0,20	0,13
Asimetría de la red (a-p)/(a+p)	0,53	0,47
Asimetría especialización	-0,11	-0,91
Pendiente función de extinción plantas	0,91	0,91
Pendiente función de extinción polinizadores	6,51	7,08
Número medio de plantas compartidas	3,81	3,56
C-score	0,49	0,58
V-ratio	15,79	21,64
Nestedness o grado de Anidamiento	18,09	23,26
Discrepancia	71	62
ÍNDICES CUANTITATIVOS (número de registros)		
Nivel de generalización	3,69	3,22
Vulnerabilidad	5,78	4,28
Densidad de interacciones por especie	4,74	3,75
Índice de diversidad interacciones (Shannon)	3,79	3,32
Índice de equitatividad interacciones (Shannon)	0,57	0,51
Índice de equitatividad interacciones (Alatalo)	0,53	0,36
H ₂ (nivel especialización de la red)	0,42	0,49
Fuerza de interacción asimétrica	0,12	0,13
Solapamiento nicho trófico entre polinizadores	0,19	0,15
Solapamiento nicho trófico entre plantas	0,22	0,26

Tabla 5. Parámetros descriptores de la red de interacción mutualista planta-polinizador en el Parque Nacional del Teide en la primavera de 2008. En primer lugar, se indican las características relacionadas con la dimensión de la matriz, seguido por una serie de índices basados en la matriz cualitativa de interacciones (presencia/ausencia de interacciones) y por último aquellos basados en las matrices cuantitativas de las interacciones registradas (número de registros).

Table 5. Descriptive parameters of the mutualistic plant-pollinator network in Teide National Park during 2008 spring. Characteristics related to matrix dimensions are given, followed by several qualitative (presence/absence of interactions) and quantitative indexes (number of records) based on the plant-pollinator interaction matrix.

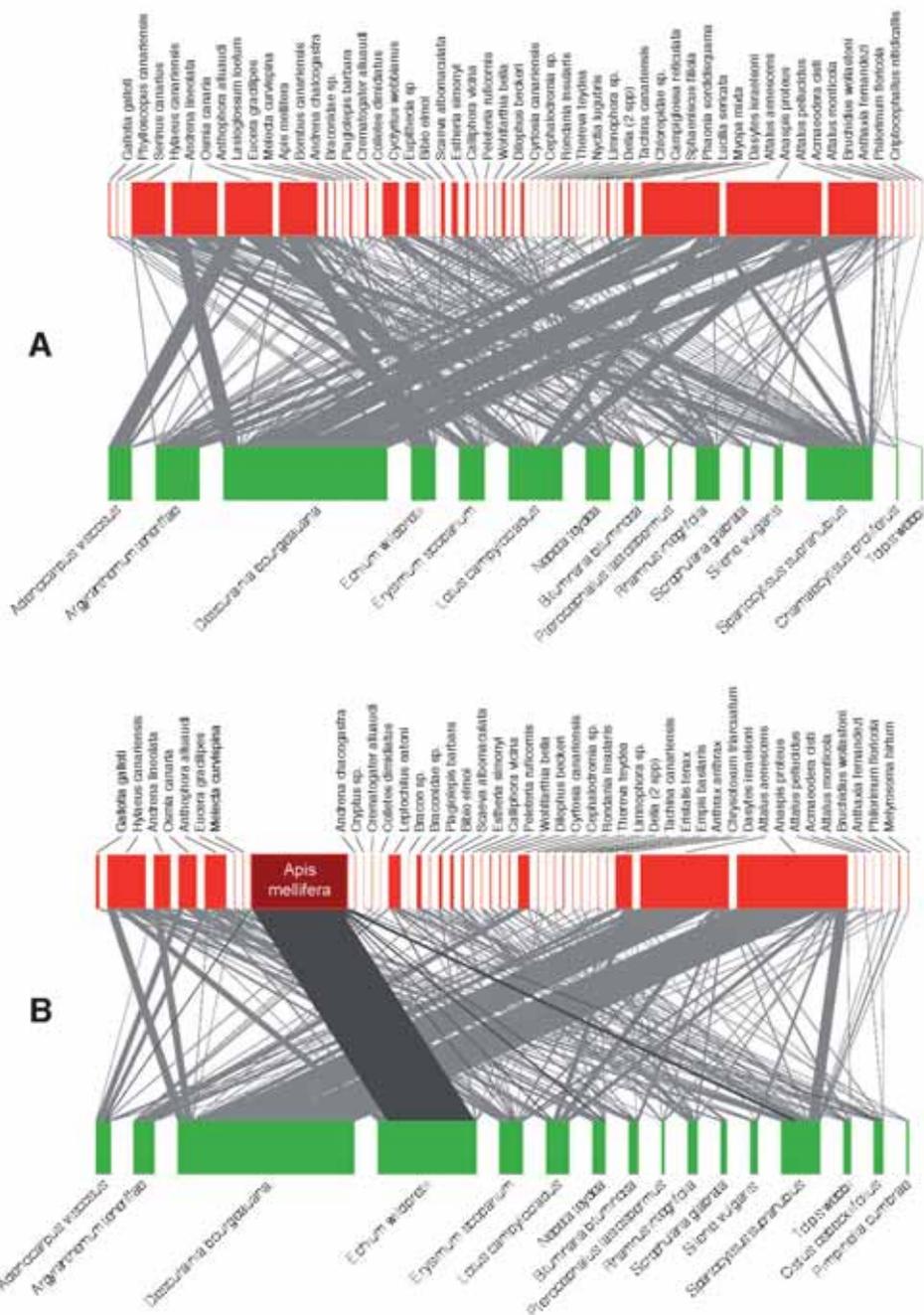


Figura 1 (a, b). Redes (cuantitativas) de las interacciones mutualistas entre plantas y polinizadores potenciales registrados durante la primavera de 2008 en la Fase-pre (A) y Fase-Apis (B) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias).

Figure 1 (a, b). Mutualistic (quantitative) plant-potential interaction networks obtained from censuses in pre-phase (A) and Apis-phase (B) during 2008 spring in Teide National Park (Tenerife, Canary Islands).

para plantas como para polinizadores, el *Número medio de interacciones* disminuyó en Fase-*Apis* respecto a la Fase-*pre*, y como consecuencia directa de ello, todos aquellos índices relacionados con la diversidad de interacciones (p. ej., *Índice de diversidad de Shannon*, *índices de equitatividad*, etc.) presentaron valores relativamente más bajos en presencia de *A. mellifera*.

Esta menor diversidad de interacciones en Fase-*Apis* tiene implicaciones en los valores de *Conectividad* (proporción de interacciones registradas en relación al total de interacciones posibles en la red), detectándose igualmente un patrón decreciente en presencia de *A. mellifera* (reducción del 7,8%) que es a su vez independiente del tamaño de la matriz de interacciones. Esta patente disminución en *Conectividad* se traduce en que las plantas son visitadas por un menor número de polinizadores, y por otro lado, los polinizadores visitan un elenco menor de plantas. Como consecuencia, se produce además una disminución en el *Nivel de generalización*, o lo que es lo mismo, un mayor grado de especialización en la matriz de interacciones durante la Fase-*Apis* (*Nivel de especialización de la red; H₂*). Otros parámetros relacionados con el uso conjunto del recurso néctar / polen también presentaron valores más bajos en presencia de *A. mellifera*, tales como la *Densidad de interacciones por especie* (corregido por el número total de interacciones dadas para cada especie), el *Solapamiento de nicho trófico entre polinizadores* y el *Número medio de plantas compartidas* también presentaron valores más bajos en presencia de *A. mellifera*.

Respecto al nivel de agrupamiento de especies, el *Coficiente de Cluster* mostró una diferencia patente entre las fases experimentales con (0,20) y sin (0,13) *A. mellifera*, similar a lo observado con la *Conectividad*. Como consecuencia de ello, las estimas de niveles de competición entre especies fueron relativamente más elevados (*C-Score*) durante la Fase-*Apis*, y un menor número de especies acumuló un mayor número de interacciones (*V-ratio*). Igualmente, se registró un incremento en el *Nestedness* o *grado de anidamiento de la red*, interpretado como un aumento de la homogeneidad de interacciones, al ocurrir patrones más

‘ordenados’ en las interacciones entre especies. Esto es, menor frecuencia de especies que se apartan de un patrón de interacción basado en el núcleo central de los polinizadores.

Teniendo en cuenta el grado de dependencia de un polinizador hacia una planta (o viceversa), así como sus probabilidades de extinción ante una pérdida aleatoria de las especies con las que interacciona, los resultados muestran que las interacciones fueron más asimétricas en Fase-*Apis* (*Fuerza de interacción de la asimetría*). De especial importancia son los valores obtenidos en la *Pendiente de extinciones* para plantas y polinizadores, que sería indicativo del nivel de tolerancia del sistema ante una eventual pérdida (aleatoria) de especies. Aunque en plantas los valores obtenidos fueron similares (*pre y Apis*), destaca que el riesgo de extinción de polinizadores es manifiestamente superior en la Fase-*Apis* ($a=7,08$) que en Fase-*pre* ($a=6,51$). Esto nos indicaría que los polinizadores presentan una mayor vulnerabilidad a una cascada de extinciones locales de plantas en presencia masiva de *A. mellifera* (simulación de extinciones aleatorias de plantas). Esto es, la presencia de *A. mellifera* aumenta la probabilidad de que extinciones de especies (p. ej., pérdida de diversidad local de polinizadores) repercutan en mayor medida sobre la estructura de la red de interacciones.

Implicaciones de la presencia de *A. mellifera* en la reproducción de las plantas

En las experiencias realizadas en 2009, la proporción de flores que produjeron frutos (*fruit-set*) durante la Fase-*Apis* fue ligeramente menor en *Scrophularia*, *Adenocarpus* y *Erysimum*. No obstante, al controlar por la planta individual estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Tabla 6). Un patrón contrario fue detectado en *Spartocytisus*, donde el porcentaje de flores que produjeron frutos fue algo más del doble en Fase-*Apis* (5,6%) que en Fase-*pre* (2,1%). Esta diferencia fue además significativa (test de rangos pareados de WILCOXON; $P=0,04$) (Tabla 6). Destaca la no producción de frutos en aquellas flores de *Spartocytisus* excluidas a los insectos

	Frutos / flores (%)			
	Autogamia	Fase-pre	Fase-Apis	P
<i>Scrophularia</i> (25)	0,82 ± 2,35 (430)	68,17 ± 20,54 (959)	61,63 ± 30,24 (645)	ns
<i>Adenocarpus</i> (14)	0,86 ± 2,32 (82)	38,27 ± 16,48 (256)	35,21 ± 14,74 (230)	ns
<i>Erysimum</i> (25)	41,59 ± 24,35 (309)	72,34 ± 19,31 (800)	67,14 ± 25,00 (352)	ns
<i>Spartocytisus</i> (25)	0 (820)	2,12 ± 3,91 (2182)	5,62 ± 7,41 (1441)	*

Table 6. Resultados (valores medios ± desviación estándar) de la producción de frutos en relación al número de flores (*fruit-set*) en las experiencias realizadas durante 2009. Entre paréntesis se indica el número de plantas individuales utilizadas por cada especie (14 en *Adenocarpus* y 25 en el resto). Debajo de cada valor, entre paréntesis, se indica el número total de flores incluidas en cada tratamiento. * P< 0,05; ns= diferencia no significativa (prueba de rangos de WILCOXON para datos pareados).

Table 6. Percentage of flowers that set fruit (X±SD) per plant species in 2009. The number of individuals per species is given in parentheses close to the species name. Under each value, the total number of flowers per treatment is indicated in parentheses. * P< 0,05; ns= non-significant difference (matched-pairs WILCOXON test).

(por autogamia), y prácticamente nula (<1%) en *Scrophularia* y *Adenocarpus*.

En relación al número de semillas producidas por fruto (*seed-set*), los resultados analizados en *Adenocarpus* (Fase-pre 2,63 ± 1,73; N= 102 vs. Fase-Apis 2,36 ± 1,68; N= 123) y *Spartocytisus* (Fase-pre 2,0 ± 1,14; N= 54 vs. Fase-Apis 1,61 ± 1,14; N= 108) muestran que el *seed-set* fue netamente inferior en aquellos frutos generados en presencia de *A. mellifera*. No obstante, estas diferencias fueron significativas únicamente para *Spartocytisus* (test de rangos pareados de WILCOXON; P< 0,01) (Tabla 6). De igual manera, al analizar el número de semillas/fruto en 155 plantas individuales (N=50 frutos/planta) ubicadas a una distancia creciente respecto a las colmenas, se detectó un incremento significativo en el número de semillas/fruto a medida que aumentaba la distancia al asentamiento apícola ($\chi^2 = 77,54$; g.l.= 5; P<0,001) (Figura 2).

DISCUSIÓN

Las interacciones mutualistas entre plantas y polinizadores son de vital importancia para una gran mayoría (87,5%) de las angiospermas así como para un elevado número de insectos (especialmente en los órdenes Coleoptera, Lepidoptera,

Diptera, e Hymenoptera), pero también para algunos grupos de vertebrados (PROCTOR *et al.* 1996, OLLERTON *et al.* 2011). La importancia de esta dependencia mutua se manifiesta en la producción de frutos y semillas en las plantas, así como en la explotación de recursos florales por los polinizadores. Por ello, cualquier factor que incida negativamente en el proceso de la polinización puede tener repercusiones inmediatas tanto en la regeneración natural de la vegetación como en la dinámica poblacional de los polinizadores implicados (p. ej., BOND 1994, KEARNS *et al.* 1998, TRAVESSET & RICHARDSON 2006, AIZEN *et al.* 2008).

En el presente estudio se demuestra que la presencia masiva de *A. mellifera* en el seno del Parque Nacional del Teide afecta, en gran medida, la estructuración ecológica y funcional de la red de interacciones mutualistas planta-polinizador nativas (con un alto índice de endemismo de especies). Una gran mayoría de los parámetros descriptores de la estructura de la red mutualista se vieron afectados considerablemente por la extrema abundancia de la abeja doméstica. La principal consecuencia fue una reducción significativa de la diversidad y riqueza de especies de polinizadores nativos. Además, se detectó una tendencia significativa (en *Spartocytisus*) a que flores y/o plantas expuestas a una presencia masiva de *A. mellifera* rindieran un menor número

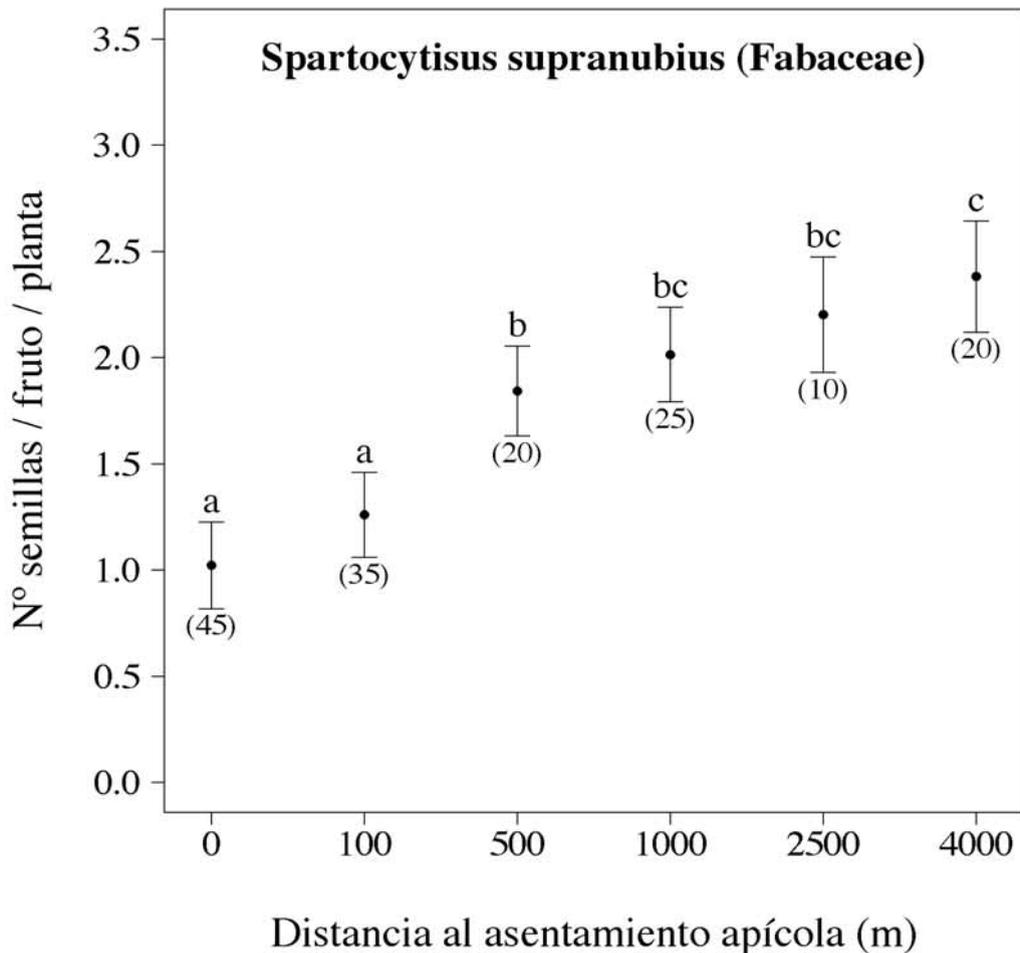


Figura 2. Valores medios (\pm error estándar) del número de semillas por fruto en *S. supranubius* en relación a su distancia al asentamiento apícola en el Parque Nacional del Teide. Los valores están promediados a nivel de planta individual. Entre paréntesis se indica el número de plantas individuales para cada clase de distancia. Los diferentes subíndices indican diferencias significativas entre clases de distancia (GLM siguiendo una distribución de errores de tipo *Poisson*).

Figure 2. Number of seeds /fruit ($X \pm SD$) per *Spartocytisus* plant sampled along a distance gradient to bee-hive settlements located in Teide National Park. The number of individual plants used per distance class is given in parentheses. Significant statistical differences among distances are represented by different subscript letters (GLM with *Poisson* error family).

de semillas por fruto, y por ende, un menor éxito reproductivo (*fitness*). La elevada densidad relativa de *A. mellifera* trajo consigo además un elevado consumo de recursos alimentarios (néctar y polen) favoreciendo con ello la competencia con un elevado número de polinizadores nativos. Se demuestra por tanto que la presencia de *A. mellifera* tiene importantes implicaciones tanto a nivel de las comunidades de plantas y animales

del Parque Nacional, como a nivel de la biología reproductiva de sus especies de plantas.

Implicaciones a nivel de comunidad. Red de interacciones mutualistas

Una vez que los apicultores instalan las colmenas en el Parque Nacional del Teide (N= 1786 en 2008), el ensamblaje nativo entre polinizadores y

plantas se modifica considerablemente en tan sólo de un día para otro. Esto es, *A. mellifera* se integra, de forma casi instantánea, en la red de interacciones mutualistas nativas del Parque Nacional. Este estudio demuestra que la introducción masiva de una única especie puede alterar sustancialmente la estructura y dinámica de la red de interacciones mutualistas planta-polinizador nativas propias de este matorral subalpino. Este cambio sustancial se manifiesta en la variación de la gran mayoría de los índices cualitativos y cuantitativos que describen la red de interacciones mutualistas, caracterizado por una marcada reducción tanto en la diversidad de especies como en el número de enlaces (links) entre plantas y polinizadores en la Fase-*Apis* respecto a la Fase-*pre*.

Esta reducción de especies (e interacciones) entre las dos fases experimentales del estudio podría igualmente asociarse a diferencias fenológicas en la presencia y/o abundancia de las distintas especies de polinizadores en nuestra área de estudio e independiente del papel que pudiera tener la presencia de *A. mellifera* en el sistema. Sin embargo, otro conjunto de datos tomados durante la primavera de 2007 nos indicaría que es la presencia masiva de *A. mellifera* la que actúa como agente perturbador de los parámetros de la red. Durante 2007, los apicultores no dispusieron de sus colmenas en el sector Suroeste del Parque Nacional durante el período de estudio. Esto produjo que la incidencia de *A. mellifera* fuera prácticamente nula y homogénea (5% vs. 4,9% del total de interacciones registradas) entre los dos períodos temporales consecutivos (Fase-*pre** y Fase-*Apis**). De los datos obtenidos en este año, cabe señalar que el número total registrado de polinizadores fuera incluso mayor durante el período de censos tardío (N= 66; Fase-*Apis**) que durante el período anterior (N= 61; Fase-*pre**).

La red de interacciones (en presencia de *A. mellifera*) parece estar estructurada mayoritariamente por la abundancia de la abeja doméstica (p. ej., DUPONT *et al.* 2003). Esto genera que *A. mellifera* se integre en el sistema como una especie super-generalista más (esto es, presenta un mayor número

de links con plantas que la media de la comunidad de polinizadores) al igual que p. ej., los himenópteros endémicos *Hylaeus canariensis* (Colletidae) y *Anthophora alluaudi* (Anthophoridae). Este resultado se corrobora con otros estudios realizados en las islas Canarias (HOHMANN *et al.* 1993, DUPONT *et al.* 2003, OLESEN *et al.* 2005, 2007, PADRÓN *et al.* 2009, VALIDO & OLESEN 2010), y en los que *A. mellifera* resultó ser igualmente el visitante floral predominante en la gran mayoría de islas y hábitats analizados (véase además AIZEN *et al.* 2008 con ejemplos de otras áreas geográficas).

Implicaciones para la biología reproductiva de las plantas

En aquellas especies con prácticamente nula (*Scrophularia*) o baja (*Adenocarpus*, *Erysimum*) incidencia de *A. mellifera* como polinizador, los parámetros reproductivos analizados no mostraron diferencias significativas entre los dos períodos estudiados. En cambio, en *Spartocytisus* se detectó un incremento notable en la producción de frutos (*fruit-set*) en la Fase-*Apis*, posiblemente relacionado con la elevada tasa de visitas de abeja doméstica registrada en esta especie. No obstante, los frutos desarrollados durante este período presentaron un menor número de semillas que aquellos generados durante la Fase-*pre*. Teniendo en cuenta que *Spartocytisus* no desarrolló ningún fruto por autogamia, estos resultados podrían estar condicionados por una variación de las condiciones climáticas entre fases, o a una disminución relativa en la asignación de recursos (a semillas) en una fase más tardía de la floración (Fase-*Apis*) en comparación a los frutos generados durante una fase 12 días más temprana (Fase-*pre*) (p. ej., THOMPSON & DOMMEE 1993). No obstante, las condiciones climáticas fueron homogéneas entre los dos períodos, y aunque no disponemos de datos específicos para poder testar la hipótesis de asignación de recursos, los resultados obtenidos en 2010 parecen indicar que la causa de la disminución del *seed-set* se deba a una menor eficiencia relativa en la polinización por insectos (en términos de calidad) durante la Fase-*Apis*. La

abeja doméstica, ya sea directamente (potenciando una polinización de menor calidad, p. ej., geitonogamia; WESTERKAMP 1991, ENGLAND *et al.* 2001, DUPONT *et al.* 2004) o indirectamente (al reducir secundariamente el número de polinizadores por interacción competitiva por recursos; p. ej., VALIDO *et al.* 2002, HANSEN *et al.* 2002, GEERST & PAUW 2011) puede estar afectando de forma negativa el fitness en *Spartocytisus* e independiente del estadio de floración de las plantas experimentales. La clara reducción detectada en el número de semillas por fruto producido en aquellas plantas más cercanas (< 500 m) a los asentamientos apícolas en comparación con las más alejadas sería una clara evidencia de ello. Precisamente la retama blanca o retama del Teide (*S. supranubius*) es una de las especies emblemáticas y más abundantes del Parque Nacional, además de ser uno de los recursos apícolas mejor valorados por los apicultores (SERRA *et al.* 2004, SANTOS *et al.* 2004). La reducción detectada en el número de semillas/fruto debido a la elevada incidencia de *A. mellifera* (p. ej., el 54% del total de visitas registradas en 2009 en *Spartocytisus*) tiene una repercusión inmediata en el patrón de regeneración natural de *Spartocytisus*, que junto a la incidencia de la herbivoría por conejos y muflones, podría igualmente explicar la baja tasa de crecimiento poblacional detectada para esta especie en el interior del Parque Nacional (KYNCL *et al.* 2006).

Este impacto negativo se detectó igualmente en otra de las especies emblemáticas del Parque Nacional y caracterizadas por una elevada tasa de visitas de *A. mellifera*, el tajinaste rojo o tajinaste del Teide (*E. wildpretii*). En este caso (a partir de datos preliminares obtenidos en 2008), se detectó que tanto el *fruit-set* como el *seed-set* aumentaron durante la Fase-*Apis* (+15% y +0,55, respectivamente). A diferencia de *Spartocytisus*, *Echium* es autocompatible, por lo que este incremento es atribuible a una intensificación de la polinización por geitonogamia vía *A. mellifera* (DUPONT *et al.* 2004). Según esto, la presencia de *A. mellifera* afectaría positivamente el fitness en *Echium*. No obstante, un estudio reciente muestra que la supervivencia de plántulas producidas por semillas de cruces geitonogámicos presentan una

mayor mortalidad bajo condiciones de estrés hídrico que aquellas procedentes de cruces xenogámicos (i.e. depresión por endogamia; SEDLACEK 2009). Entonces, *A. mellifera* está afectando de forma negativa la reproducción de *Echium*, al igual que sucedía con *Spartocytisus*, pero sus efectos se detectarían en estadios posteriores de su ciclo vital.

Recomendaciones para la gestión futura del aprovechamiento apícola en el Parque Nacional del Teide

Es de sobra conocido que los taxones insulares son especialmente sensibles a la introducción de especies invasoras (D'ANTONIO & DUDLEY 1995, TRAVESET & RICHARDSON 2006, TRAVESET *et al.* 2009, KAISER-BUNBURY *et al.* 2011). En el presente estudio se demuestra que *A. mellifera* afecta negativamente el funcionamiento y la dinámica del proceso de la polinización del matorral sub-alpino del Parque Nacional del Teide. Por ello, y en base a los resultados obtenidos, se recomiendan (y en orden decreciente de prioridad) las siguientes medidas concretas de conservación y gestión de la actividad apícola en el seno del Parque Nacional del Teide:

- 1) Eliminar completamente la presencia de colmenas en el interior del Parque Nacional del Teide. A diferencia de otras especies introducidas que están igualmente afectando de forma negativa la biota del Parque Nacional (p. ej., conejos, muflones y gatos; NOGALES *et al.* 2006) pero cuya erradicación sería relativamente mucho más laboriosa y costosa, el simple hecho de no autorizar a los apicultores la ubicación de colmenas reduciría exitosamente los efectivos de *A. mellifera* en el seno del Parque un 100%. Esta medida de conservación sería la más efectiva y rápida para anular el impacto que está generando *A. mellifera* en la dinámica poblacional, tanto de las especies de plantas como de polinizadores implicados. Alternativamente, y hasta el momento en que pueda ser llevada a cabo esta medida en su totalidad, se proponen las siguientes acciones:

- II) Alternar (entre años) la autorización oficial para ubicar colmenas. Esto es, disponer de años caracterizados por una ausencia total de *A. mellifera* en el seno del Parque Nacional del Teide (*barbecho apícola*). De igual manera, sería muy recomendable disminuir considerablemente el número total de colmenas permitidas (efectivas) en aquellos años que se permitiese dicha actividad antrópica. La densidad de colmenas que se alcanza cada primavera en el Parque Nacional del Teide es, hoy en día, la más alta registrada para toda el área de distribución nativa de *A. mellifera* en áreas continentales de África, Europa y Asia (JAFFÉ *et al.* 2010).
- III) Dado que las obreras de *A. mellifera* generalmente concentran su actividad de forrajeo en un radio de 1 km alrededor de la colmena, y un importante contingente de éstas pueden incluso desplazarse hasta 5 km, se sugiere, a la par que la propuesta *ii*, categorizar diferentes áreas del Parque Nacional en función de la presión apícola: alta (< 1 km de radio alrededor del asentamiento apícola), moderadamente-alta (1-3 km), y moderadamente-baja (3-5 km). Una vez delimitadas geográficamente estas áreas, para los años que se permitan colmenas (según propuesta *ii*), se podrá incluso alternar (entre años) el grado de afección potencial de *A. mellifera*, regulando para ello la presencia/ausencia de colmenas en cada uno de los asentamientos apícolas.
- IV) De especial interés, y directamente relacionado con la propuesta *iii*, sería recomendable desarrollar la alternancia temporal en la zonación geográfica del impacto apícola en relación a la distribución espacial de las especies de plantas consideradas como 'amenazadas' o 'en peligro de extinción', y por las que *A. mellifera* pudiera presentar cierta predilección. En la actualidad desconocemos qué otras especies vegetales del Parque Nacional del Teide son asiduamente visitadas por *A. mellifera* a excepción de las especies incluidas en el presente estudio. Por

ello, se recomienda un estudio detallado de los polinizadores de las especies anexadas como 'en peligro' o en cierta manera 'amenazadas', y de esta manera dotar de robustez y criterios de conservación rigurosos a la propuesta *iii*. Como medida preventiva, y hasta la fecha que se desarrollen dichos estudios, se recomienda que ninguna de las poblaciones de especies 'amenazadas' o 'en peligro de extinción' se encuentren mayoritariamente dentro de las áreas de presión apícola alta o moderadamente-alta señaladas anteriormente.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Ángel Bañares, Manuel Marrero y Julia Reverón (Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Parque Nacional del Teide) por facilitarnos información sobre la vegetación y actividad apícola en el Parque Nacional que fueron de gran interés a la hora de desarrollar el presente estudio. La Administración del Parque Nacional nos facilitó la realización del estudio y habilitó los permisos de investigación pertinentes. Marcos Báez (Dípteros), Francisco La Roche y Gloria Ortega (Himenópteros), Xavier Espadaler (Hormigas) y Pedro Oromí (Coleópteros) identificaron los insectos colectados en las flores. Manuel Arechavaleta nos aportó datos de interés de la entomofauna del Parque Nacional. Jacob Morales nos facilitó información etnográfica sobre el uso de la miel por parte de los aborígenes canarios. En los censos de polinizadores contamos con la inestimable colaboración de Miguel Ángel Fortuna, Cristina García, Acorán Hernández, Aarón González, Salvador de la Cruz, Susana Viguera, Rocío Rodríguez, Janis Boettinger y Eugene Schupp. Yurena Arjona y Néstor Pérez colaboraron durante la recolección de frutos de *Spartocytisus* a diferentes distancias de los asentamientos apícolas. Manolo Carrión realizó el laborioso recuento de semillas por fruto. El presente proyecto de investigación fue financiado por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino) (Referencia: 123/2005).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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.
- ABREU GALINDO, J. [1602] 1977. *Historia de la conquista de las siete islas de Canarias*. Ed. Goya. Santa Cruz de Tenerife.
- AGUDO, R., RICO, C., VILÁ, C., HIRALDO, F. & DONÁZAR, J.A. 2010. The role of humans in the diversification of a threatened island raptor. *BMC Evolutionary Biology* 10: 384.
- AIZEN, M.A., MORALES, C.L. & MORALES, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PloS Biology* 6: 396-403.
- AMILLS, M., CAPOTE, J., TOMÀS, A., KELLY, L. OBEXER-RUFF, G., ANGIOLILLO, A. & SANCHEZ, A. 2004. Strong phylogeographic relationships among three goat breeds from the Canary Islands. *Journal of Dairy Research* 71: 257-262.
- ARECHAVÁLETA, M., RODRÍGUEZ, S., ZURITA, N. & GARCÍA, A. (Coord.) 2010. *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres*. 2009. Gobierno de Canarias.
- AZNAR VALLEJO, E. & TEJERA GASPAS, A. 1994. El encuentro de las culturas prehistóricas canarias con las civilizaciones europeas. En: MORALES PADRÓN, F. (Coord.), *XIII Coloquio de Historia Canario-Americana*. Cabildo Insular de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria, pp. 21-73.
- 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.
- BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. 2007. The structure of plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567-593.
- BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia, Septiembre*: 50-59.
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIÁN, C.J., & OLESEN, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 100: 9383-9387.
- BASTOLLA, U., FORTUNA, M., PASCUAL-GARCÍA, A., FERRERA, A., LUQUE, B., & BASCOMPTE, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458: 1018-1020.
- 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.
- BUSTOS, J.J. & DELGADO, F. 2004. Clima. En: *Parque Nacional del Teide*. Canseco Editores, Madrid, pp. 73-96.
- CHÁVEZ, E. & GARCÍA, C. 1993. *La Varroa. Parásito de las abejas*. Cuadernos de divulgación 1/93. Consejería de Agricultura y Alimentación. Gobierno de Canarias. 16 pp.
- CRAIG, J., ANDERSON, S., CLOUT, M., CREESE, B., MITCHELL, N., OGDEN, J., ROBERTS, M. & USSHER, G. 2000. Conservation issues in New Zealand. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 31: 61-78.
- CRANE, E. 1983. *The Archaeology of Beekeeping*. Cornell University Press, Technology & Industrial, Arts.
- D'ANTONIO, C.M. & DUDLEY, T.L. 1995. Biological invasions as agents of change on islands versus mainland. En: VITOUSEK, P.M., LOOPE, L.L. & ADERSEN H. (eds.), *Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin. pp 103-121.
- DE LA RÚA, P., GALIÁN, J., & SERRANO, J. 1998. Mitochondrial DNA variability in the Canary Island honeybees (*Apis mellifera* L.). *Molecular Ecology* 7: 1543-1548.
- 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., 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.

- 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.
- 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.
- 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.
- 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: 1645-1655.
- FORTUNA, M.A., STOUFFER, D.B., OLESEN, J.M., JORDANO, P., MOUILLOT, D., KRASNOV, B.R., POULIN, R., & BASCOMPTE, J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* 79: 811-817.
- GEERTS, S. & PAUW, A. 2011. Farming with native bees (*Apis mellifera* subsp. *capensis* Esch.) has varied effects on nectar-feeding bird communities in South African fynbos vegetation. *Population Ecology* 53: 333-339.
- GOULSON, D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 1-26.
- GOULSON, D. 2004. Keeping bees in their place: impacts of bees outside their native range. *Bee World* 85: 45-46.
- GOULSON, D., SCOUT, J.C. & KELLS, A.R. 2002. Do exotic bumblebees and honeybees compete with native flower-visiting insects in Tasmania? *Journal of Insect Conservation* 6: 179-189.
- GROSS, C.L. 2001. The effect of introduced honeybees on native bee visitation and fruit-set in *Dillwynia juniperina* (Fabaceae) in a fragmented ecosystem. *Biological Conservation* 102: 89-95
- 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). I-II. Veröffentlichungen aus dem Übersee-Museum Bremen. *Naturwissenschaften* 12: 14-712.
- JAFFÉ, R., DIETEMANN, V., ALLSOPP, M.H., COSTA, C., CREWE, R.M., DALL'OLIO, R., DE LA RÚA, P., EL-NIWEIRI, M.A.A., FRIES, I., KEZIC, N., MEUSEL, M.S., PAXTON, R.J., SHAIBI, T., STOLLE, E. & MORITZ, R.F.A. 2010. Estimating the density of honeybee colonies across their natural range to fill the gap in pollinator decline censuses. *Conservation Biology* 24: 583-593.
- JORDANO, P., VÁZQUEZ, D. & BASCOMPTE, J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta animal. En: MEDEL, R., AIZEN, M.A. & ZAMORA, R. (eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, pp. 17-41.
- KAISER-BUNBURY, C.N., VALENTIN, T., MOUGAL, J. MATATIKEN, D. & GHAZOUL, J. 2011. The tolerance of island plant-pollinator networks to alien plants. *Journal of Ecology* 99: 202-213.
- KATO, M., SHIBATA, A., YASUI, T. & NAGAMASU, H. 1999. Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) islands. *Researches on Population Ecology* 41: 217-228
- 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., INOUE, D.W. & WASER, N.M. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution 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 (Islas Canarias). 524 pp.
- MÉNDEZ, T. 2000. *Antecedentes históricos del Teide y Las Cañadas*. Ed. Canarina, La Orotava, Tenerife (Islas Canarias). 277 pp.
- MICHENER, D. 1979. Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 277-347.
- MILLARES TORRES, A. 1893. *Historia General de las Islas Canarias I-IV*. Imprenta de la Verdad de Isidro Miranda. Las Palmas de Gran Canaria.
- MORALES PADRÓN, F. [1500/1525] 1978. *Canarias. Crónicas de su conquista*. Cabildo Insular de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria.
- MORITZ, R.F.A., HÄRTEL, S. & NEUMANN, P. 2005. Global invasions of the western honeybee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. *Ecoscience* 12: 289-301.
- MURPHY, C. & ROBERTSON, A. 2000. Preliminary study of the effects of honey bees (*Apis mellifera*) in Tongariro National Park. *Science for Conservation* 139: 5-18.
- NOGALES, M., RODRÍGUEZ-LUENGO, J.L. & MARRERO, P. 2006. Ecological effects and distribution of invasive non-native mammals on the Canary Islands. *Mammal Review* 36: 49-65.
- OAPN. 2009. *Normas que regulan la actividad apícola en los montes del estado adscritos al Organismo Autónomo de Parques Nacionales*. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino.
- OAPN TEIDE. 2006. *Plan de aprovechamiento apícola del Parque Nacional del Teide*. Viceconsejería de Medio Ambiente (Gobierno de Canarias) y Organismo Autónomo Parques Nacionales (Ministerio de Medio Ambiente), 43 pp.
- OAPN TEIDE. 2009. *Memoria 2009. Parque Nacional del Teide*. Gobierno de Canarias, 175 pp.
- OAPN TEIDE. 2010. *Normas que regulan la actividad apícola en el Parque Nacional del Teide Año 2010*. Viceconsejería de Ordenación Territorial. Consejería de Medio y Ordenación Territorial. Gobierno de Canarias.
- OLESEN, J.M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y.L. & JORDANO, P. 2005. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* 240: 270-276.
- OLESEN, J.M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y.L. & JORDANO, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 104: 19891-19896.
- OLLERTON, J., WINFREE, R. & TARRANT, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326.
- PADILLA, F., HERNÁNDEZ, R., REYES, J., PUERTA, F., FLORES, J.M. & BUSTOS, M. 1998. Estudio morfológico de las abejas melíferas del Archipiélago Canario (Gran Canaria, Tenerife, La Palma, Gomera). *Archivos de Zootecnia* 47: 451-459.
- PADRÓN, B., TRAVESET, A., BIEDENWEG, T., DÍAZ, D., NOGALES, M. & OLESEN, J.M. 2009. Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PlosOne* 4: e6275
- PAINI, D.R. & ROBERTS, J.D. 2005. Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biological Conservation* 123: 103-112.
- PADRÓN, B., TRAVESET, A., BIEDENWEG, T., DÍAZ, D., NOGALES, M. & OLESEN, J.M. 2009. Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PlosOne* 4: e6275.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland, Oregon, USA.
- PRUG TEIDE. 2002. Plan Rector de Uso y Gestión del Parque Nacional del Teide. Decreto 153/2002, de 24 de Octubre. Boletín Oficial de Canarias nº 164, 11 de Diciembre de 2002.
- PADILLA, F., HERNÁNDEZ, R., REYES, J., PUERTA, F., FLORES, J.M. & BUSTOS, M. 1998. Estudio morfológico de las abejas melíferas del Archipiélago Canario (Gran Canaria, Tenerife, La Palma, Gomera). *Archivos de Zootecnia* 47: 451-459.
- PADRÓN, B., TRAVESET, A., BIEDENWEG, T., DÍAZ, D., NOGALES, M. & OLESEN, J.M. 2009. Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PlosOne* 4: e6275
- PAINI, D.R. & ROBERTS, J.D. 2005. Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biological Conservation* 123: 103-112.
- RUTTNER, F. 1988. *Biogeography and Taxonomy of Honey Bees*. Springer, Heidelberg, New York.

- SANTOS, J.M., BENTABOL, A., HERNÁNDEZ, Z. & MODINO, D. 2004. *Catálogo de flora de interés apícola de Tenerife. Descripción morfológica de sus pólenes*. Cabildo Insular de Tenerife. S/C de Tenerife.
- SERRA, J., BENTABOL, A. & SANTOS, J.M. 2004. Quality evaluation of broom honey (*Spartocytisus supranubius* L.) produced in Tenerife (The Canary Islands). *Journal of the Science of Food and Agriculture* 84: 1097-1104.
- SEDLACEK, J. 2009. Demography and inbreeding depression in the rare, endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae). Master Thesis, University of Zurich.
- THOMPSON, J.D. & DOMMEE, B. 1993. Sequential variation in the components of reproductive success in the distylous *Jasminum fruticans* (Oleaceae). *Oecologia* 94: 480-487.
- TRAVESET, A. & RICHARDSON, D.M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 208-216.
- TRAVESET, A., NOGALES, M. & NAVARRO, L. 2009. Mutualismos planta-animal en islas: influencia en la evolución y mantenimiento de la biodiversidad. En: MEDEL, R., AIZEN, M.A. & ZAMORA, R. (eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, pp. 157-180.
- 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: 413-419.
- VALIDO, A., & OLESEN, J.M. 2010. Pollination on islands: examples from the Macaronesian archipelagos. En: SERRANO, A.R.M., BORGES, P.A.V., BOIEIRO, M. & OROMÍ, P. [eds.], *Terrestrial arthropods of Macaronesia. Biodiversity, ecology and evolution*. Sociedade Portuguesa de Entomologia, pp. 249-283.
- VVAA. 2003. Abeja Negra Canaria. Recuperar un tesoro. *Canarias Agraria y Pesquera* 69: 1-36.
- WESTERKAMP, C. 1991. Honeybees are poor pollinators - why? *Plant Systematic and Evolution* 177: 71-75.
- WHITFIELD, C.W., BEHURA, S.K., BERLOCHER, S.H., CLARK, A.G., JOHNSTON, J.S., SHEPPARD, W.S., SMITH, D.R., SUAREZ, A.V., WEAVER, D. & TSUTSUI, N.D. 2007. Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*. *Science* 314: 642-645.

ANEXO

ORDEN	FAMILIA	END	ESPECIE	PLANTAS	PRE	Apis
REPTILES	Lacertidae	E	<i>Gallotia galloti</i>	3	+	+
AVES	Fringillidae	N	<i>Serinus canarius</i>	1	+	
AVES	Sylviidae	E	<i>Phylloscopus canariensis</i>	1	+	
HYMENOPTERA	Andrenidae	E	<i>Andrena chalcogastra</i>	6	+	+
HYMENOPTERA	Andrenidae	E	<i>Andrena lineolata</i>	9	+	+
HYMENOPTERA	Anthophoridae	E	<i>Anthophora alluaudi</i>	12	+	+
HYMENOPTERA	Anthophoridae	E	<i>Eucera gracilipes</i>	8	+	+
HYMENOPTERA	Anthophoridae	E	<i>Melecta curvoispina</i>	3	+	+
HYMENOPTERA	Apidae	INTR*	<i>Apis mellifera</i>	10	+	+
HYMENOPTERA	Apidae	E	<i>Bombus canariensis</i>	2	+	
HYMENOPTERA	Braconidae	N	<i>Bracon sp.</i>	1		+
HYMENOPTERA	Braconidae	?	<i>Braconidae sp.</i>	1	+	+
HYMENOPTERA	Colletidae	E	<i>Colletes dimidiatus</i>	7	+	+
HYMENOPTERA	Colletidae	E	<i>Hylaeus canariensis</i>	14	+	+
HYMENOPTERA	Eumenidae	E	<i>Leptochilus eatoni</i>	3		+
HYMENOPTERA	Formicidae	E	<i>Crematogaster alluaudi</i>	1		+
HYMENOPTERA	Formicidae	E	<i>Plagiolepis barbara</i>	9	+	+
HYMENOPTERA	Halictidae	E	<i>Lasioglossum loetum</i>	6	+	
HYMENOPTERA	Ichneumonidae	E	<i>Cryptus sp.</i>	2		+
HYMENOPTERA	Megachilidae	E	<i>Osmia canaria</i>	11	+	+
LEPIDOPTERA	Geometridae	N	<i>Eupithecia sp.</i>	2	+	
LEPIDOPTERA	Lycanidae	E	<i>Cyclus webbianus</i>	2	+	
LEPIDOPTERA	Pieridae	N	<i>Colias crocea</i>	1	+	
LEPIDOPTERA	Pieridae	E	<i>Euchloe belemia</i>	1	+	
DIPTERA	Anthomyiidae	N	<i>Delia spp. (2 sp)</i>	4	+	+
DIPTERA	Bibionidae	N	<i>Bibio elmoi</i>	3	+	+
DIPTERA	Bibionidae	E	<i>Dilophus beckeri</i>	7	+	+
DIPTERA	Bombyliidae	N	<i>Anthrax anthrax</i>	3		+
DIPTERA	Calliphoridae	Intr Pro	<i>Calliphora vicina</i>	3	+	+
DIPTERA	Calliphoridae	INTR	<i>Lucilia sericata</i>	2	+	
DIPTERA	Chloropidae	?	<i>Chloropidae sp.</i>	2	+	
DIPTERA	Conopidae	N	<i>Myopa mixta</i>	1		+
DIPTERA	Muscidae	N	<i>Limnophora sp.</i>	3	+	+
DIPTERA	Muscidae	N	<i>Phaonia sordidissima</i>	3		+
DIPTERA	Mythicomyiidae	E	<i>Cephalodromia sp.</i>	6	+	+
DIPTERA	Mythicomyiidae	E	<i>Cyrtosia canariensis</i>	5	+	+
DIPTERA	Sarcophagidae	N	<i>Nyctia lugubris</i>	1	+	
DIPTERA	Sarcophagidae	N	<i>Wohlfahrtia bella</i>	3	+	+
DIPTERA	Syrphidae	E	<i>Chrysotoxum triarquatatum</i>	2	+	+
DIPTERA	Syrphidae	N	<i>Eristalis tenax</i>	2		+
DIPTERA	Syrphidae	N	<i>Scaeva albomaculata</i>	6	+	+
DIPTERA	Tachinidae	E	<i>Estheria simonyi</i>	8	+	+
DIPTERA	Tachinidae	N	<i>Peleteria ruficornis</i>	7	+	+
DIPTERA	Tachinidae	E	<i>Rondania insularis</i>	2	+	+
DIPTERA	Tachinidae	E	<i>Tachina canariensis</i>	2	+	+

(Continúa en pág. siguiente)

(Viene de pág. anterior)

ORDEN	FAMILIA	END	ESPECIE	PLANTAS	PRE	Apis
DIPTERA	Tephritidae	N	<i>Campiglossa reticulata</i>	1	+	
DIPTERA	Tephritidae	N	<i>Sphaeniscus filiulus</i>	1	+	
DIPTERA	Therevidae	E	<i>Thereva teydea</i>	2	+	+
COLEOPTERA	Crysomelidae	E	<i>Bruchidius wollastoni</i>	4	+	+
COLEOPTERA	Buprestidae	E	<i>Acmaeodera cisti</i>	5	+	+
COLEOPTERA	Buprestidae	E	<i>Anthaxia fernandezi</i>	2	+	+
COLEOPTERA	Chrysomelidae	N	<i>Cryptocephalus nitidicollis</i>	1	+	
COLEOPTERA	Melyridae	E	<i>Attalus aenescons</i>	13	+	+
COLEOPTERA	Melyridae	E	<i>Attalus monticola</i>	5	+	+
COLEOPTERA	Melyridae	E	<i>Attalus pellucidus</i>	7	+	+
COLEOPTERA	Melyridae	E	<i>Dasytes israelsoni</i>	12	+	+
COLEOPTERA	Melyridae	E	<i>Melyrosoma hirtum</i>	1		+
COLEOPTERA	Scaptiidae	N	<i>Anaspis proteus</i>	11	+	+
COLEOPTERA	Staphylinidae	N	<i>Philorinum floricola</i>	3	+	+
TOTAL spp.					60	
					52	44
TOTAL interacciones				260		

END= Nivel de endemidad. Tomado de Arechavaleta et al. (2010)

E= endémica de Canarias

INTR= Introducida

Intr Pro= Introducida Probable

N= Nativa. Nativa Probable. Nativa Posible

INTR*= Introducida en PN Teide

PLANTAS VISITADAS= Número total especies visitadas

pre-Apis= Presencia/ausencia en las fases -pre -Apis

Anexo 1. Lista de los polinizadores (reptiles, aves, himenópteros, dípteros y coleópteros) registrados visitando flores de las 17 especies de plantas analizadas en 2008 (Parque Nacional del Teide). Se indica su nivel de endemidad, el número total de especies de plantas visitadas, y su presencia/ausencia en los dos períodos de estudio, sin (Fase-pre) y con (Fase-Apis) *A. mellifera*. E= especie endémica de Canarias; INTR= introducida; intr Pro= Introducida probable; N= nativa, nativa probable, nativa posible.

Appendix 1. List of recorded pollinators (reptiles, birds, Hymenoptera, Diptera and Coleoptera) visiting flowers of the 17 plant species included in the study in 2008 (Teide National Park). Endemic status, total number of visited plants, and the presence/absence of the plant species in each experimental stage are indicated. E= endemic Canarian species; INTR= introduced; intr Pro= probably introduced; N= native, probably native, possible native.



Foto 1. *Anthophora alluaudi* (Anthophoridae) visitando flores de *Echium wildpretii* (Boraginaceae). (P. Jordano).

Photo 1. *Anthophora alluaudi* (Anthophoridae) visiting *Echium wildpretii* (Boraginaceae) flowers. (P. Jordano).



Foto 2. Dos de las especies de interés apícola en el Parque Nacional del Teide. *Echium wildpretii* (Boraginaceae) en primer plano, y detrás *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae). (A. Valido).

Photo 2. Two of the principal plants visited by honeybees in the Teide Nacional Park. *Echium wildpretii* (Boraginaceae) in the forefront, and *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae). (A. Valido).



Foto 3. Colmenas en el asentamiento apícola Cañada de Pedro Méndez (Llano de Ucanca). Este asentamiento tiene una capacidad física para albergar hasta 519 colmenas. (A. Valido).

Photo 3. Some beehives in Cañada de Pedro Méndez (Llano de Ucanca). This apiarian settlement can be occupied until by 519 beehives. (A. Valido).

