



Recomendaciones para el manejo y la conservación de los abejorros nativos de Mesoamérica

Opinión científica derivada del proyecto CONABIO JE016 “Estatus de conservación y riesgo sanitario de las poblaciones nativas de abejorros del género *Bombus* en México”

Rémy Vandame¹, **Carlos Vergara**², **Isabel González**³, **Ricardo Ayala**⁴,
Eunice Enríquez⁵, **Ingrid Aguilar**⁶, **Javier Quezada**⁷, **Oscar Martínez**^{1,5}

¹ El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México

² Universidad de las Américas, Cholula, Puebla, México

³ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México

⁴ Instituto de Biología (Sede Colima), Universidad Nacional Autónoma de México, México

⁵ Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala, Guatemala

⁶ Universidad Nacional de Costa Rica, San José, Costa Rica

⁷ Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México

Octubre 2019

Introducción

Los abejorros son uno de los grupos de abejas más estudiados en el mundo, y son materia de gran interés, tanto por su importancia ecológica como por su manejo con fines comerciales. Algunas especies de abejorros se han podido reproducir de manera comercial buscando aprovecharlas por su notable eficiencia en la polinización de cultivos, principalmente en invernaderos. El reciente aumento de la producción agrícola en invernadero ha originado una creciente demanda de colonias de abejorros para polinización. Esto ha ocasionado la introducción de algunas especies en zonas fuera de su rango de distribución natural. Los riesgos ecológicos y sanitarios que esta práctica conlleva han sido materia de varios foros de análisis, cuyas metas son identificar las vías que permitan lograr el manejo comercial de abejorros y la conservación de las especies nativas en diferentes regiones. Uno de estos foros fue el "North American Bumble Bee Species Conservation Planning Workshop" (St Louis, Missouri, 2010), después del cual se realizó el taller llamado "Estatus de conservación y riesgos sanitarios de abejorros nativos del género *Bombus* en México" (San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, 2012).

A partir de lo anterior, se elaboró y ejecutó un proyecto en México, financiado por la CONABIO, llamado "Estatus de conservación y riesgo sanitario de las poblaciones nativas de abejorros del género *Bombus* en México", con el objetivo de evaluar el estado sanitario y de conservación, así como el manejo de abejorros nativos para la polinización de cultivos en México.

Los conocimientos generados durante dicho proyecto y otras investigaciones han permitido el análisis del potencial para el manejo de abejorros nativos como polinizadores en la agricultura protegida, así como de los riesgos derivados del manejo de especies exóticas, no solo en México, sino también en los países de Centroamérica, en particular Guatemala y Costa Rica donde hay información del uso de especies exóticas para polinización de cultivos bajo invernadero.

En este marco, se elaboró el presente documento, que constituye la opinión científica de los investigadores firmantes, respecto a las medidas a tomar en cada país de Mesoamérica, para regular el manejo de los abejorros con fines comerciales, cuidando por igual el desarrollo de la actividad agrícola comercial, como la protección de las especies nativas.

Contexto

Mesoamérica es un "hotspot" de biodiversidad, importante tanto intrínsecamente como para las necesidades de conservación en el futuro frente al cambio climático y otros cambios globales, los cuales deben de afrontarse en las próximas décadas o siglos. La diversidad de polinizadores en la región es alta, con más de 2000 especies de abejas, lo que representa el 10% de la diversidad mundial.

En particular, la diversidad de abejorros en esta región es relativamente alta, con 30 especies conocidas actualmente, si bien es probable que queden especies por ser reconocidas como nuevas para la ciencia. El análisis reciente de la situación de riesgo de 23 de estas especies con base en los criterios de la Lista Roja de especies amenazadas de la IUCN, encontró que 9 de las 23 especies se consideran en estado de menor preocupación (LC), 6 resultan en situación vulnerable (VU), 5 en peligro de extinción (EN) y 1 está en peligro crítico (CR). Esto indica que hay una proporción alta de especies en alguna categoría de riesgo (fig. 1; Vandame et al. 2017).

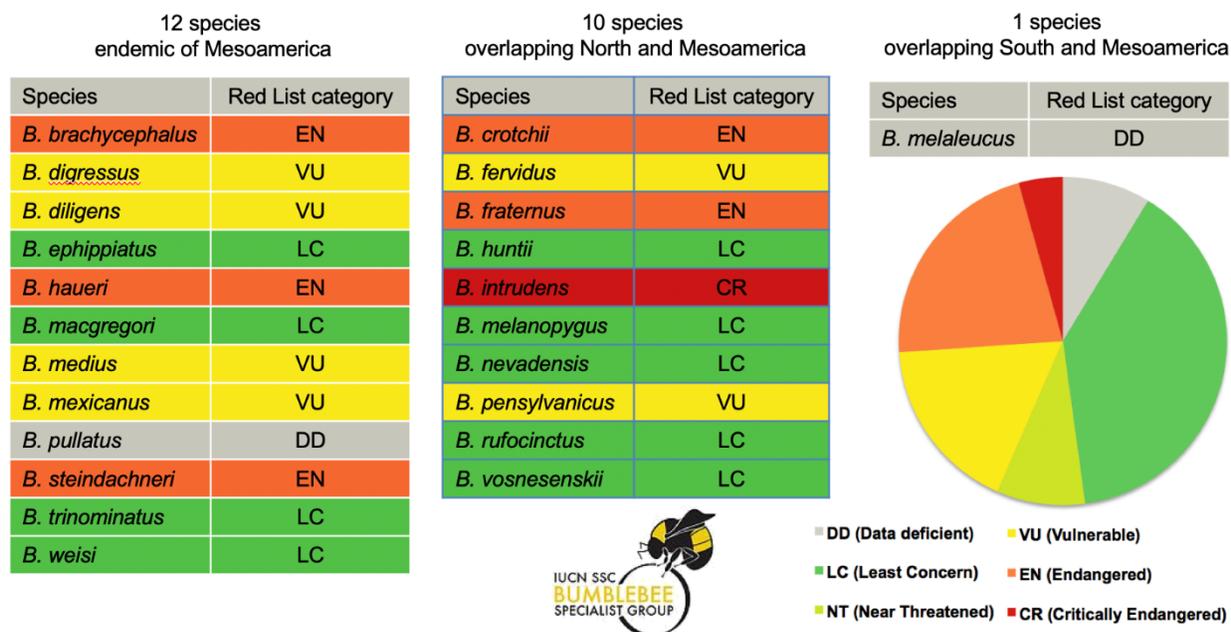


Figura 1. Distribución de 23 especies de abejorros de Mesoamérica según su categoría de riesgo en la Lista Roja de Especies en Peligro de la IUCN (Vandame et al., 2017).

Los abejorros son un grupo importante de abejas, que además de polinizar flores silvestres, son eficientes como polinizadores de plantas cultivadas, especialmente en invernadero, siendo el jitomate el cultivo en donde estas abejas generan un valor agregado en mayor proporción. A nivel mundial, las especies manejadas de abejorros para la polinización de cultivos más importantes son *Bombus terrestris*, originario de Europa, y *B. impatiens*, originario del este de EUA y sureste de Canadá. Con la introducción de estos abejorros a otros países fuera de su distribución natural, se han documentado varios casos de invasión y competencia con especies locales. En efecto, los invernaderos no son espacios herméticos y permiten la evasión de abejorros a los entornos cercanos (Kraus et al. 2011), resultando en la transmisión de patógenos a las poblaciones de abejorros silvestres (Otterstatter & Thomson 2008). Como ejemplo en el continente americano, la introducción de *B. terrestris* en Chile dio lugar a una invasión biológica, y causó el declive y la extinción local de poblaciones de la especie *B. dahlbomii* (Morales et al. 2013).

En varios países de Mesoamérica como México, Guatemala y Costa Rica se ha permitido la introducción, la cría y la comercialización de *B. impatiens*. Esto ha generado un amplio debate por los riesgos de esta práctica. El primer riesgo es la invasión biológica por esta especie, ocupando grandes extensiones de la región, compitiendo por recursos y sitios de anidación con las especies nativas. Los modelos de idoneidad ambiental muestran que amplias zonas de la región presentan condiciones climáticas favorables para el establecimiento de *B. impatiens*, en particular en la Sierra de Sinaloa, relativamente cercana a las áreas donde actualmente se usa para la polinización de jitomate (fig. 2). El segundo riesgo es la posible transmisión de patógenos a los abejorros nativos, como lo muestra un estudio realizado a gran escala en México (fig. 3; Gallot-Lavallée et al. 2016). Este riesgo se hace más patente si se considera que los abejorros manejados a nivel comercial en México presentan una alta prevalencia de patógenos (Sachman-Ruiz et al. 2015).

En conclusión de lo anterior, queda claro que el manejo de abejorros exóticos en México conlleva un alto riesgo de invasión biológica y transmisión de patógenos, representando una amenaza significativa para las especies de abejorros nativos.

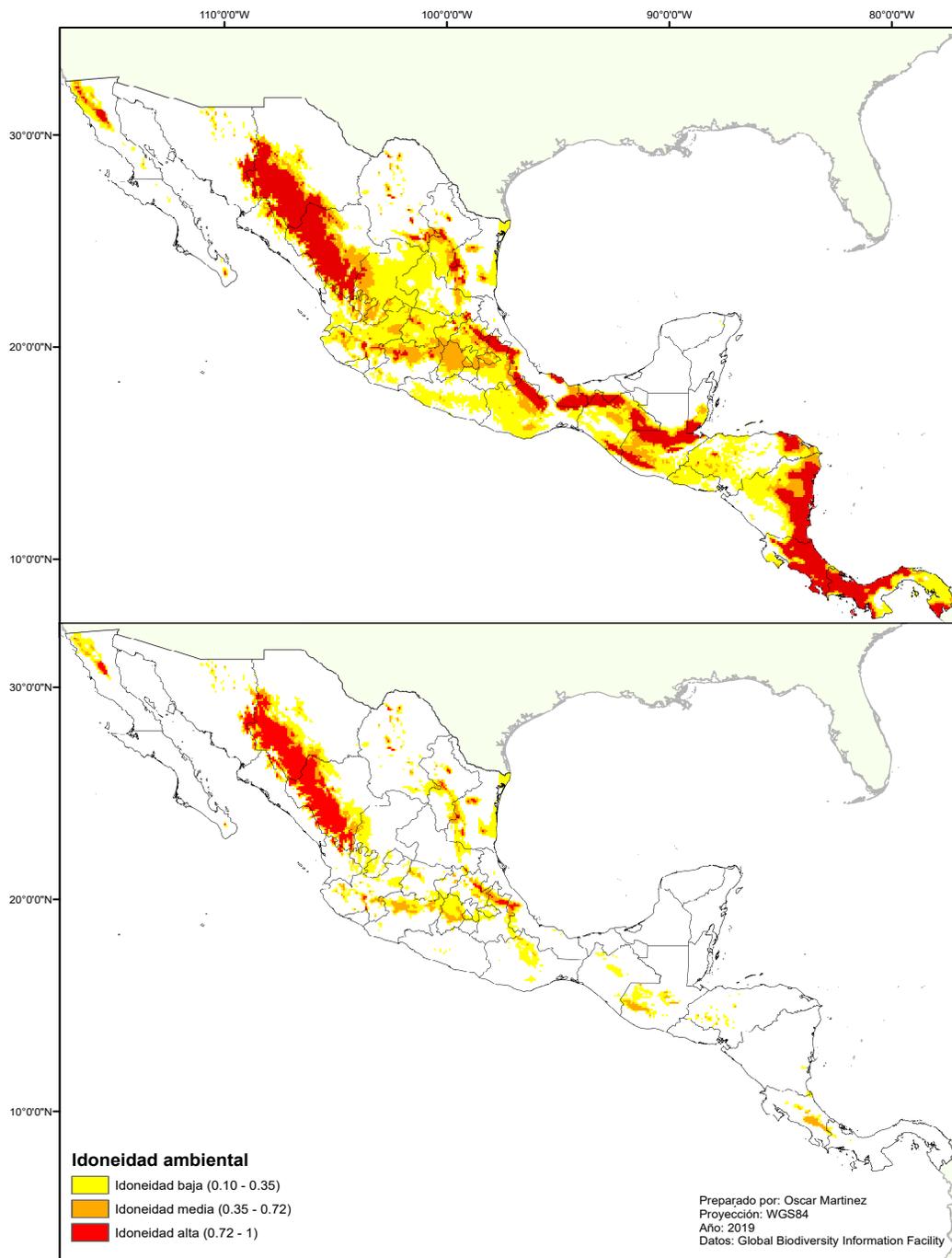


Figura 2. Distribución potencial de la especie exótica *B. impatiens* en Mesoamérica, según diferentes variables de modelación.

Los datos utilizados para modelar la distribución de B. impatiens provienen del Global Biodiversity Facility Information (GBIF). Las capas climáticas 1950 – 2000 provienen de WorldClim (<https://www.worldclim.org/current>). Se corrieron varios modelos buscando el óptimo con base al criterio de Akaike. Se utilizaron 19 variables climáticas de WorldClim para modelar la distribución potencial de B. impatiens y basado en el comportamiento y la correlación de las mismas variables se usaron dos modelos. El primero utiliza las variables Bio 1 (temperatura promedio anual), Bio 2 (promedio anual del rango diurno), Bio 3 (isotermalidad) y Bio 4 (temperatura en las estaciones). El segundo utiliza las variables Bio 1, Bio 2 y Bio 4; no utilizó la variable Bio 3, la cual es más útil para predecir la distribución de especies tropicales, y además sobreestima la predicción para la región, basado en un análisis de similitud usando ExDet (Mesgaran et al., 2014). El primer modelo supone la posibilidad de un establecimiento más amplio de B. impatiens sugerido por su distribución natural en la región sub-tropical de Florida (Williams et al. 2014), cuyas condiciones climáticas son similares a muchas regiones de Mesoamérica, mientras que el segundo modelo es más reservado respecto a esta posibilidad.

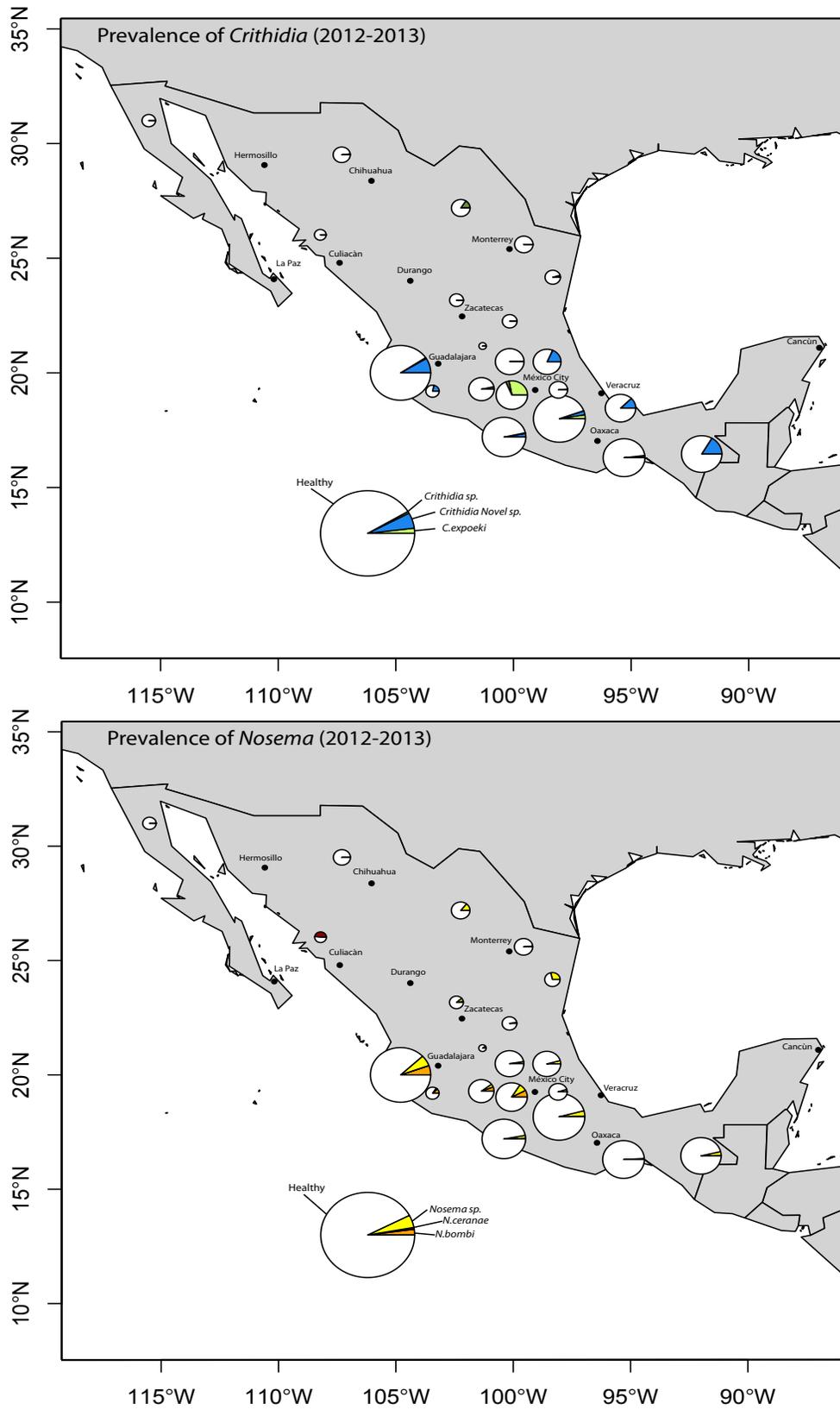


Figura 3. Prevalencia de patógenos *Crithidia* sp. (arriba) y *Nosema* sp. (abajo) en poblaciones de varias especies de abejorros en México (Gallot-Lavallée et al. 2016).

Por otra parte, cabe considerar que la diversidad de especies de abejorros en Mesoamérica ofrece un gran potencial para el manejo de especies nativas como polinizadores en la agricultura protegida, lo cual refuerza la consideración que la introducción y el uso comercial de especies exóticas en la región no se justifica. Ante esto, es pertinente evaluar la posibilidad de una transición hacia el manejo exclusivo de especies nativas, principalmente las que son más susceptibles de ser manejadas, como son las especies del complejo *B. ephippiatus* / *B. wilmattae* o también *B. huntii*. Adicionalmente, es necesario considerar la característica genética y distribución propia de cada una de estas especies, para determinar cómo preservarlas.

De acuerdo con Duennes et al. (2016), el complejo *B. ephippiatus* / *B. wilmattae* muestra una compleja estructuración genética a lo largo de su distribución (fig. 4). Además, en un trabajo en proceso de publicación se propone que este complejo se compone en realidad de cuatro linajes genéticos que pueden ser delimitados como diferentes especies, distribuidas de la siguiente manera: sur de la Depresión de Nicaragua (ND), norte del Istmo de Tehuantepec (IT) y dos especies simpátricas entre estos dos límites geográficos. Adicionalmente, la especie distribuida al norte del IT, que puede considerarse como *B. ephippiatus* sensu stricto, se compone a su vez de cuatro líneas genéticas con diferencias genéticas entre ellas. Por lo tanto, es evidente que el manejo de los abejorros cuando implica trasladar colonias lejos de su origen como especie, puede causar la hibridación entre diferentes linajes de especies incipientes. Para evitar esta grave consecuencia en términos de conservación de la diversidad genética, pueden considerarse dos niveles de protección: 1) considerar el IT y la DN como fronteras naturales a respetar; 2) considerar que cualquier población requiere ser protegida, lo cual implica considerar 5 límites distintos.

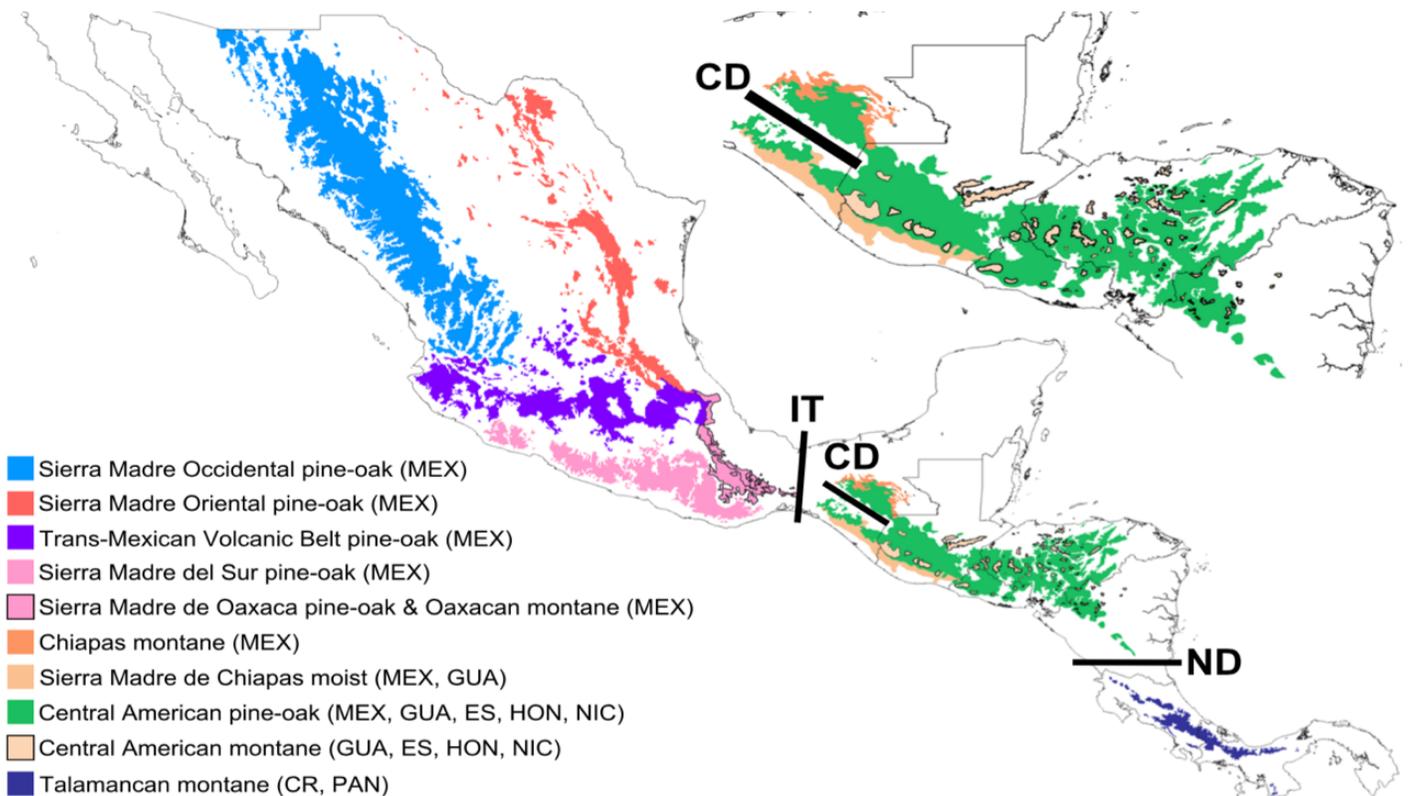


Figura 4. Análisis filogeográfico del complejo *Bombus ephippiatus* / *B. wilmattae*, en el cual se pueden distinguir cuatro líneas genéticas de abejorros al norte del Istmo de Tehuantepec, y tres linajes específicos al sur de éste (Duennes et al. 2016).

En lo referente a *B. huntii*, el análisis genético muestra que se compone de 5 líneas genéticas claramente distintas, dos distribuidas entre Canadá y EUA, otra circunscrita al noroeste de México, otra a la Sierra Madre Oriental, y la última distribuida a lo largo del Eje Neovolcánico Transversal (fig. 5). La protección de la diversidad genética de los abejorros de México implica establecer un límite en la frontera norte del país, es decir, no permitir la introducción de reinas provenientes de EUA o Canadá. En cambio, del punto de vista de la diversidad genética, se puede considerar que no hay riesgos de mover reinas de poblaciones mexicanas a otras partes del país, considerando que provienen de lugares con climas fríos y difícilmente podrán adaptarse en las regiones bajas de clima cálido o templado donde usualmente se introducen las colonias de estas abejas.

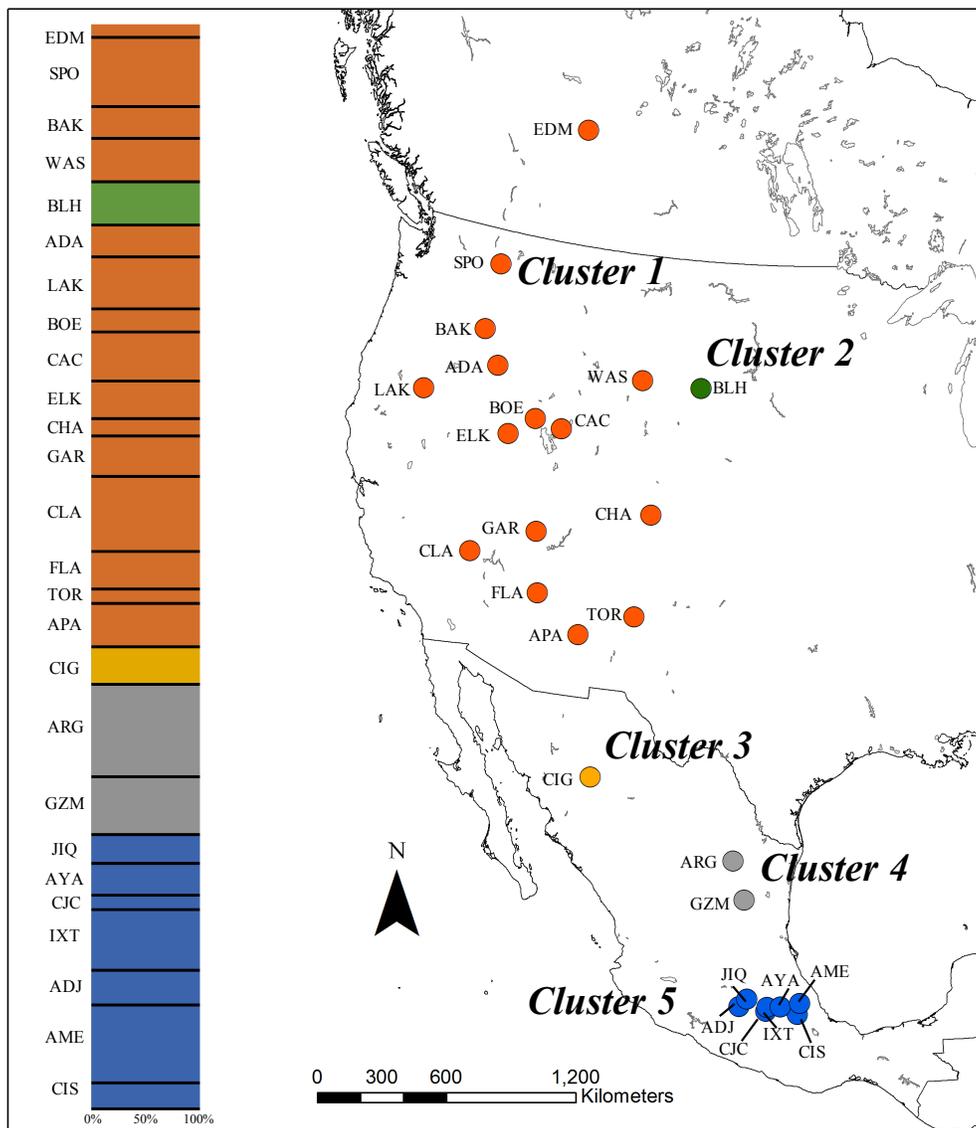


Figura 5. Agrupación de líneas genéticas de 26 poblaciones de *B. huntii*, que separa dos grupos (líneas genéticas) en EUA de tres grupos presentes en México: Noroeste, Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Central (Koch et al. 2018).

Además de la protección de la diversidad genética ya abordada, cabe abordar aquí la prevención respecto a dos riesgos inherentes al manejo de especies nativas de abejorros. El primero es en cuanto a la colecta de reinas silvestres para dar lugar a nidos destinados a la comercialización; si bien no existe actualmente una restricción legal a esta práctica, puede poner en riesgos a las poblaciones locales de abejorros, lo cual evidencia la falta de un plan de manejo y aprovechamiento sustentable de los abejorros en México. El segundo es el punto de vista sanitario, considerando que el manejo de especies nativas implica un riesgo de transmisión de patógenos, lo cual indica la necesidad de establecer un protocolo de identificación y control de patógenos en la producción de las colonias, así como un protocolo para la remoción de las colonias utilizadas en los invernaderos, con el fin de no correr el riesgo de contaminar a otras especies de abejas nativas.

Considerando que el manejo y la conservación de los abejorros requieren acciones contradictorias, se debe optar por un balance (“trade-off”) que permita el manejo de abejorros para la producción de alimentos, pero también que evite dañar las poblaciones de especies nativas de abejorros.

Teniendo en cuenta las necesidades que se tienen de polinizadores a nivel mundial, esta discusión probablemente augura de una discusión más amplia, que considere la polinización de muchos cultivos y el manejo de muchas especies de abejas que pueden ser utilizadas como polinizadores manejados.

Objetivo

Establecer principios y recomendaciones para la conservación y el manejo de los abejorros nativos de Mesoamérica, a fin de satisfacer tanto las necesidades de polinización para la producción de alimentos, como la protección de la diversidad de estos polinizadores.

Principios

1. Trabajar únicamente con especies de abejorros nativos, de preferencia que sean poblaciones locales. El término "local" es relativo, pero se podría apoyar en bases biológicas, como la estructura genética, o en las regiones biogeográficas o ecológicas.
2. Aplicar el criterio de precaución, por lo que, si hay evidencia de que en una región las poblaciones de abejas que se tienen pueden constituir linajes genéticos separados, considerarlas para fines prácticos como especies distintas o nuevas especies (tal es el caso del complejo *B. ephippiatus* / *B. wilmattae*).
3. Considerar que mover colonias de abejorros conlleva un riesgo sanitario, lo cual implica tener protocolos de identificación y control de patógenos, así como de desecho de las colmenas de las colonias utilizadas para la polinización.
4. Regular cualquier práctica que ponga en riesgo las poblaciones locales, como la colecta de reinas, o la liberación de reinas y machos de colonias manejadas, aunque sean de especies nativas.

Escenarios

Con base en el conocimiento taxonómico de los abejorros y del manejo de éstos con fines comerciales, se elaboraron cinco escenarios posibles para la regulación en el manejo, los cuales se describen a continuación, considerando las ventajas y desventajas de cada uno de estos.

Escenario	Descripción	Representación gráfica	Ventaja (relativa al escenario anterior)	Desventaja (relativa al escenario anterior)
1. Sin restricción a la movilización de especies exóticas y nativas	No se establecen restricciones, es decir se permite mover y comerciar los nidos de cualquier especie (incluyendo <i>B. impatiens</i> , pero excluyendo a <i>B. terrestris</i>), a cualquier parte – lo que corresponde a la situación actual.		Es la situación actual y más favorable a corto plazo para las empresas, al permitir un mejor desarrollo comercial y la disponibilidad de colonias.	El comercio sin límite de <i>B. impatiens</i> genera un elevado riesgo de establecimiento e invasión biológica, resultando en una situación de competencia y erosión genética de las especies nativas.
2. Movilización de especies nativas en toda la región	Se excluye el manejo de especies exóticas, en particular <i>B. impatiens</i> , pero se permite el comercio de todas las especies nativas, aunque provengan de otro país (ej. colonias de <i>B. huntii</i> originarias de EUA o Canadá), a cualquier parte.		Evita el riesgo de invasión biológica por especies exóticas, pero permite el desarrollo comercial con cualquier especie nativa.	Se permite introducir ejemplares de otros países, por ser de especies también presentes en México, pero tiene el riesgo de perder la estructura genética de poblaciones locales al favorecer la introducción de genotipos exóticos.
3. Movilización de especies nativas excluyendo linajes genéticos externos a la región	Solo se permite el manejo de colonias de especies nativas, excluyendo las colonias de linajes genéticos externos a la región (ej. colonias de <i>B. huntii</i> de EUA o Canadá); sin embargo, se permite mover a las colonias de distintas poblaciones a cualquier parte de la región.		Evita la introducción de colonias de otros países, limitando los riesgos de introducción de patógenos y de genotipos exóticos.	Se permite mover colonias dentro del país aún fuera de su área de origen. Se puedan mover colonias sin considerar las especies que pueden ser nuevas, o las poblaciones de especies con líneas genéticas restringidas a una región biogeográfica, pudiendo perderse genotipos raros y diversidad genética.
4. Movilización de especies nativas considerando barreras geográficas	Se consideran las cuatro especies probables del complejo <i>B. ephippiatus</i> / <i>B. wilmattae</i> , por lo que se respetan las barreras geográficas del Istmo de Tehuantepec y la Depresión de Nicaragua, al no permitir movilizar colonias más allá de estas barreras.		Respetar la integridad genética de todas las especies, tanto conocidas como probables. Limita en parte la diseminación de patógenos.	Aún se permite la hibridación entre líneas genéticas de distintas poblaciones de una especie. Se establece una barrera intra-país (IT), lo cual implica una vigilancia especial. Obliga a las empresas a criar por separado a las tres especies actualmente reconocidas del complejo <i>B. ephippiatus</i> / <i>B. wilmattae</i> .
5. Movilización de especies nativas considerando su estructura genética	Se consideran todas las poblaciones genéticamente diferenciadas de las especies nativas (tres de <i>B. huntii</i> y cuatro de <i>B. ephippiatus</i> al norte del Istmo de Tehuantepec), por lo que no se permite mover colonias fuera del área de distribución de cada línea genética.		Respetar la integridad de todas las líneas genéticas y sus poblaciones. Limita al máximo la diseminación de patógenos.	Se establecen numerosas barreras intra-país, lo cual se vuelve de muy difícil cumplimiento. Obliga a las empresas a criar un gran número de poblaciones distintas, incrementando en gran medida los costos de operación.

Opinión científica

Del punto de vista de la conservación de la biodiversidad de los abejorros en Mesoamérica, el escenario 5 es el pertinente. Sin embargo, implica establecer un gran número de límites para el movimiento de colonias de abejorros en la región, lo cual tiene dos inconvenientes: 1) representa altos costos de operación para las empresas, al tener que criar y manejar un gran número de líneas genéticas de abejorros de poblaciones propias de diferentes áreas geográficas; 2) representa un reto de difícil cumplimiento para las autoridades sanitarias, para que se respeten estos límites.

Considerando lo anterior, y con base en las ventajas y desventajas de cada uno de los cinco escenarios propuestos, los autores de esta opinión científica proponen que se considere el escenario 4 como deseable. Este escenario sugiere establecer tres límites, los cuales son un límite político (frontera México - EUA), una barrera geográfica (Istmo de Tehuantepec; IT) y un segundo límite político (frontera Nicaragua - Costa Rica), que coincide con una barrera geográfica (Depresión de Nicaragua; DN).

Desde el punto de vista de la conservación, este escenario permite evitar la introducción de cualquier especie exótica a cualquier parte de la región Mesoamericana, aunque implica aceptar la hibridación entre poblaciones de *B. ephippiatus*, así como entre poblaciones de *B. huntii* al norte del IT.

Desde el punto de vista comercial, no limita el comercio de *B. huntii* al interior de México al norte del IT, pero implica la cría por separado de tres linajes (especies) actualmente incluidos en el complejo *B. ephippiatus* / *B. wilmattae* (norte del IT; región de Chiapas a Nicaragua; Costa Rica).

Del punto de vista regulatorio, establece dos límites en fronteras nacionales, fáciles de vigilar, y un límite intra-país (IT), de vigilancia más complicada pero factible.

Recomendaciones

Para asegurar una transición de la situación actual (escenario 1), a una situación más deseable que constituye el escenario 4, se establecen las siguientes recomendaciones, dirigidas a las autoridades regulatorias de los diferentes países de la región de Mesoamérica.

- Detener el comercio de especies exóticas en Mesoamérica (es decir *B. impatiens*, adicionalmente a *B. terrestris*, cuyo comercio actualmente no está permitido) en un plazo de 5 a 7 años a partir de la emisión de la presente opinión, es decir entre 2024 y 2026. Este tiempo se considera suficiente para que las empresas adapten su sistema de manejo para el uso de alguna de las especies nativas.
- Invertir los recursos necesarios en la investigación para el manejo y la crianza local sustentable de abejorros de una forma que evite depredar las poblaciones silvestres, a saber, *B. huntii* y especies pertenecientes al complejo *B. ephippiatus* / *B. wilmattae*, para disponer de especies de abejorros e iniciar con el reemplazo de las especies exóticas en los próximos 3 años, es decir en 2023. Este tiempo permitirá pasar a una etapa comercial entre 2023 y 2026.
- Para el complejo *B. ephippiatus* / *B. wilmattae*, considerar las fronteras naturales (IT y DN) como límites, más allá de los cuales no deben ser introducidas las reinas o las colonias de las otras cuatro especies (nuevos linajes) reconocidas en este complejo. A cambio, permitir mover y comercializar las especies propias al interior de cada una de las tres regiones (Costa Rica; región de Nicaragua a Chiapas; México al norte del IT).
- Para *B. huntii*, considerando que existe un bajo riesgo de establecimiento e invasión al introducir esta especie de sitios elevados en las regiones cálidas y templadas donde habitualmente se manejan

abejorros para polinizar agrícola protegida, considerar que es posible mover las reinas o las colonias en México al norte de IT. Sin embargo, es importante establecer tal límite en el IT, considerando que la especie podría establecerse en las tierras altas de Chiapas y Guatemala, donde sería exótica.

- Asegurar condiciones estrictas de bioseguridad para evitar el escape, establecimiento y dispersión de reinas y machos de abejorros, en caso de llevarlas fuera de estos rangos originales, para realizar investigaciones científicas relacionada con su manejo o estudio de su biología.
- Establecer un protocolo de estudio de patógenos, para limitar su propagación de patógenos en la región, así como un protocolo de desecho de colmenas para evitar la propagación de patógenos o dispersión de reinas y machos en el ambiente.
- Regular la colecta de reinas de nidos silvestres, limitando esta práctica a las etapas muy iniciales del manejo de especies nativas, excluyendo recurrir a tal colecta en forma rutinaria.
- De forma general, diseñar e implementar un plan de manejo y aprovechamiento sustentable de los abejorros en cada país, que considere todas y cada una de las recomendaciones anteriores.

Aclaración

La opinión generada en este documento se refiere exclusivamente al manejo de abejorros. No considera otros dos aspectos de la polinización de cultivos agrícolas, los cuales deberían ser atendidos en otro espacio de reflexión: 1) la introducción de reinas y colonias abejas domésticas (*Apis mellifera*) implica la introducción de patógenos posiblemente dañinos para todas las especies de abejas nativas, por lo que la normativa al respecto requiere ser revisada e implementada con mucha rigurosidad; 2) para ciertos cultivos y en ciertas regiones del país, los abejorros no son polinizadores idóneos, por lo que se requiere desarrollar el manejo de otras especies de abejas nativas para polinizar cultivos, en particular las abejas sin aguijón, o bien los géneros *Megachile* o *Nomia*.

Agradecimientos

A la CONABIO por permitir generar los datos y las reflexiones que sustentan esta opinión, a través del proyecto JE016. A Esteban Pineda, Philippe Sagot y Jorge Mérida, por realizar gran parte del trabajo reflejado en los artículos citados. A Sydney Cameron, Michelle Duennes, Rich Hatfield, Jon Koch, Paul Williams y Marie Gallot por las reflexiones que alimentaron esta opinión. A Alfonso Torres (Koppert) y Felix Wäckers (Biobest) por la discusión abierta, atenta y propositiva de las recomendaciones en las diferentes etapas de su maduración. A Atsiry López, Eduardo Bello y Mateo Mier, por permitir un análisis en el campo de la ecología política.

A los abejorros, por ser belleza pura.

Literatura citada

Duennes M, Petranek C, Pineda E, Mérida-Rivas J, Martínez-López O, Sagot P, Vandame R & Cameron SA (2016) Population genetics and geometric morphometrics of the *Bombus ephippiatus* species complex with implications for its use as a commercial pollinator. Conservation Genetics DOI 10.1007/s10592-016-0903-9

Gallot-Lavallée M, Schmid-Hempel R, Vandame R, Vergara C & Schmid-Hempel P (2016) Large scale patterns of abundance and distribution of parasites in Mexican bumblebees. *Journal of Invertebrate Pathology* 133:73-82 DOI 10.1016/j.jip.2015.12.004

Koch JB, Vandame R, Mérida-Rivas J, Sagot P & Strange J (2018) Quaternary climate instability is correlated with patterns of population genetic variability in *Bombus huntii*. *Ecology and Evolution* DOI 10.1002/ece3.4294

Kraus FB, Szentgyörgyi H, Rozej E, Rhode M, Morón D, Woyciechowski M & Moritz RFA (2011) Greenhouse bumblebees (*Bombus terrestris*) spread their genes into the wild. *Conserv Genet* 12:187–192 DOI 10.1007/s10592-010-0131-7

Mesgaran MB, Cousens RD & Webber BL (2014). Here be dragons: A tool for quantifying novelty due to covariate range and correlation change when projecting species distribution models. *Divers. Distrib.* 20, 1147–1159. DOI 10.1111/ddi.12209

Morales, C. L., Arbetman, M. P., Cameron, S. A., & Aizen, M. A. (2013) Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11, 529–534 DOI 10.1890/120321

Otterstatter MC, Thomson JD (2008) Does Pathogen Spillover from Commercially Reared Bumble Bees Threaten Wild Pollinators? *PLoS ONE* 3(7) DOI 10.1371/journal.pone.0002771

Sachman-Ruiz B, Narváez-Padilla V & Reynaud E (2015) Commercial *Bombus impatiens* as reservoirs of emerging infectious diseases in central Mexico. *Biol Invasions* 17:2043–2053 DOI 10.1007/s10530-015-0859-6

Vandame R, Pineda E, Sagot P, Mérida J, Martínez O, Vergara C, Ayala R, González I, Duennes M, Cameron S, Koch J, Griswold T, Williams P, Gallot M, Schmid-Hempel P & Hatfield R (2017) Diversidad y conservación de los abejorros de Mesoamérica. X Congreso Mesoamericano sobre Abejas Nativas, Antigua, Guatemala, noviembre de 2017

Williams P, Thorp R, Richardson L & Colla S (2014) An identification guide: Bumble bees of North America. Princeton University Press.
