



Vespa velutina: características e impactos de una exitosa especie exótica invasora

Sandra V. Rojas-Nossa^{1,*} Noelila Gil², Salustiano Mato¹ Josefina Garrido¹

(1) Departamento de Ecología y Biología Animal, Universidad de Vigo, Campus universitario, Lagoas-Marcosende s/n, 36100 Vigo, Pontevedra, España.

(2) Asociación Sectorial Forestal Galega (ASEFOGA), Rúa Doutor Maceira, 13, baixo, 15706 Santiago de Compostela, La Coruña, España.

* Autor de correspondencia: S.V. Rojas-Nossa [srojas@uvigo.es]

> Recibido el 1 de febrero de 2021 - Aceptado el 28 de abril de 2021

Como citar: Rojas-Nossa, S.V., Gil, N., Mato, S., Garrido, J. 2021. *Vespa velutina*: características e impactos de una exitosa especie exótica invasora. *Ecosistemas* 30(2): 2159. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2159>

Vespa velutina: características e impactos de una exitosa especie exótica invasora

Resumen: La invasión de *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 experimenta un avance en la expansión a nuevas áreas y es, a día de hoy, una especie exótica invasora que genera alarma social y preocupación por sus impactos ecológicos, económicos y sociales. El objetivo de este trabajo es explorar los caracteres biológicos de la especie para entender la raíz de su éxito invasor y los impactos que genera. Estos se relacionan con aspectos tales como un complejo sistema social, un versátil comportamiento generalista o una alta tasa reproductiva sumada a la capacidad de establecer colonias a partir de una sola reina fecundada. Los impactos de este himenóptero sobre los ecosistemas y la apicultura se relacionan con su comportamiento como predador de insectos polinizadores, en particular de abejas de la miel. El incremento de la población durante el verano y su preferencia por las áreas urbanas y semiurbanas implican encuentros frecuentes con las personas, que a menudo sufren picaduras. Sus defensas involucran la comunicación química que desencadena ataques colectivos y la inyección de un veneno rico en toxinas que impacta la salud humana.

Palabras clave: avispa; biodiversidad; colonia; entomofauna; polinización; predador

Vespa velutina: traits and impacts of a successful invasive alien species

Abstract: The invasion of *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 continues to expand into new areas. It is an invasive alien species that currently produces social alarm and concern for its ecological, economic and social impacts. The objective of this work is to explore the biological traits of the species to understand the reasons for its invasive success and impacts. These are related to aspects such as a complex social system, a versatile generalist behaviour or a high reproductive rate added to its ability to establish colonies from a single mated queen. The impacts of this hymenopteran on ecosystems and beekeeping are related to its behaviour as a predator of insect-pollinators, particularly honeybees. The increase of the population during summer and its preference for urban and semi-urban areas entail frequent encounters with people, resulting in an increased risk of being stung. Its defences involve chemical communication triggering collective attacks and the injection of a venom rich in toxins that impacts human health.

Keywords: biodiversity; colony; entomofauna; pollination; predator; wasp

Introducción

Vespa spp Linnaeus 1758 (Vespidae, Hymenoptera) es un género monofilético compuesto por 22 especies distribuidas en Asia (Archer 2012). Solo las especies *Vespa crabro* Linnaeus 1758 y *Vespa orientalis* Linnaeus 1771 están presentes naturalmente fuera de esta región en Europa y el norte de África. Estos insectos sociales son comúnmente llamados *avispones* por su gran tamaño. En regiones templadas las reinas fecundadas entran en diapausa en el invierno. Al despertar, fabrican un nido y establecen una colonia. Esto incrementa su potencial invasor ya que es habitual que las reinas se resguarden en infraestructuras humanas o mercancías, que posteriormente sufren desplazamientos entre regiones. Las introducciones accidentales son abundantes y solamente en los puertos de Norteamérica se interceptaron aproximadamente 25 ejemplares de *Vespa* spp durante 8 años (Smith-Pardo et al. 2020). A pesar de esto, pocas poblaciones se establecen y aún menos lle-

gan a considerarse invasoras, es decir, con impactos para la biodiversidad (Ley 42/2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad).

V. crabro fue introducida en Norteamérica alrededor de 1840 desde Europa central y se ha extendido hasta Centroamérica (Lan-dolt et al. 2010). A pesar de su amplia distribución, por sus preferencias hacia ambientes forestales, no representa una amenaza para la apicultura o la salud de las personas, aunque causa daños al cortar la corteza de las plantas para consumir savia (Beggs et al. 2011). Otras especies, como *Vespa tropica* Linnaeus 1758 y *V. orientalis* fueron registradas como introducciones accidentales en América a mediados del siglo XIX (Ríos et al. 2020). Recientemente se han observado colonias activas de *V. orientalis* en el centro de Chile y la especie también se ha registrado en el sur de España (Hernández et al. 2013; Sánchez et al. 2019; Ríos et al. 2020), pero el estado de las poblaciones y sus impactos no han sido documentados.

Por el contrario, la expansión de *V. velutina* en Europa y Asia en las últimas décadas genera impactos a varios niveles por lo que se considera una especie exótica invasora de preocupación (Reg. EU 1141/2016). El objetivo de este trabajo es resumir la literatura científica sobre las características biológicas de *V. velutina* para entender la raíz del éxito invasor y los impactos que causa en los ecosistemas, los sectores productivos y la sociedad en general. Aunque es relevante tratar específicamente los métodos de control, en esta revisión no abordaremos este tema ya que actualmente existen esfuerzos internacionales que esperamos, constituirán un referente a corto plazo.

Proceso de invasión: Llegada, establecimiento y crecimiento poblacional

Vespa velutina fue registrada como invasora en el sureste de Corea del Sur (en adelante 'Corea') en 2003 (Kim et al. 2006) (Tabla 1). En Europa, la invasión se inició con un único evento de introducción de una o pocas reinas fecundadas por varios machos, que llegó por vía marítima en un cargamento de plantas al suroeste de Francia antes de 2004 (Villemant et al. 2006). A día de hoy se encuentra en varios países de Europa continental e insular (Tabla 1 y Fig. 1), dispersándose con mayor velocidad de lo previsto por los modelos (Husemann et al. 2020). Las evidencias genéticas revelan que las invasiones de Corea y Francia sucedieron en eventos independientes y provenientes de las provincias de Zhejiang y Jiangsu al sureste de China (Arca et al. 2015). En 2012 fue registrada en la isla japonesa de Tsushima y posteriormente en la región continental de Kyushu (Minoshima et al. 2015). La población presente en Japón provino de la población invasora de Corea (Takeuchi et al. 2017).

La velocidad de avance del frente de invasión es menor en Corea que en Europa a causa de la competencia con cinco especies de *Vespa* spp de mayor tamaño corporal y agresividad interespecífica nativas de la región asiática (Kwon y Choi 2020). Además, otros factores como la geografía y su relación con la ubicación del foco de invasión, el ambiente o el uso del terreno también pueden influir en su velocidad de expansión.

Los avispones tienen una gran capacidad de vuelo y dispersión activa (Sauvard et al. 2018). Las reinas fundadoras de *V. velutina* tienen la capacidad de volar hasta 30 km/día y, aunque la distancia de vuelo de las obreras desde el nido suele ser menor a 2 km, son capaces de ubicarse y regresar al nido desde distancias de hasta 5 km (Beggs et al. 2011; Poidatz et al. 2018b). Además de la dispersión natural se han documentado casos de nuevas y reiteradas introducciones accidentales a través del transporte humano, por vía marítima y terrestre dentro de Europa continental e insular (Budge et al. 2017; Husemann et al. 2020).

Tabla 1. Invasión por *Vespa velutina nigrithorax*.

Table 1. Invasion by *Vespa velutina nigrithorax*.

Área nativa → Áreas invadidas (año)	Velocidad de expansión km/año	Densidad de nidos Nidos/km ²	Referencias
Asia sur-oriental			
→ Corea del Sur (2003) → Japón (2012)			Kim et al. (2006) Castro y Pagola-Carte (2010)
→ Europa			Choi et al. (2012)
Francia (2004)	Corea: 10 - 20		Grosso-Silva y Maia 2012
España (2010)	Francia: 60 - 100		Minoshima et al. (2015)
Portugal (2011)	Portugal: 37.4	Portugal: 5.4	Rome et al. (2015)
Bélgica (2011)	Italia: 18.3		Bertolino et al. (2016)
Italia (2014)			Smit (2017)
Alemania (2015)			Takeuchi et al. (2017)
Reino Unido (2016)			Carvalho et al. (2020)
Bélgica (2016)			
Países Bajos (2017)			
Suiza (2017)			
Luxemburgo (2020)			

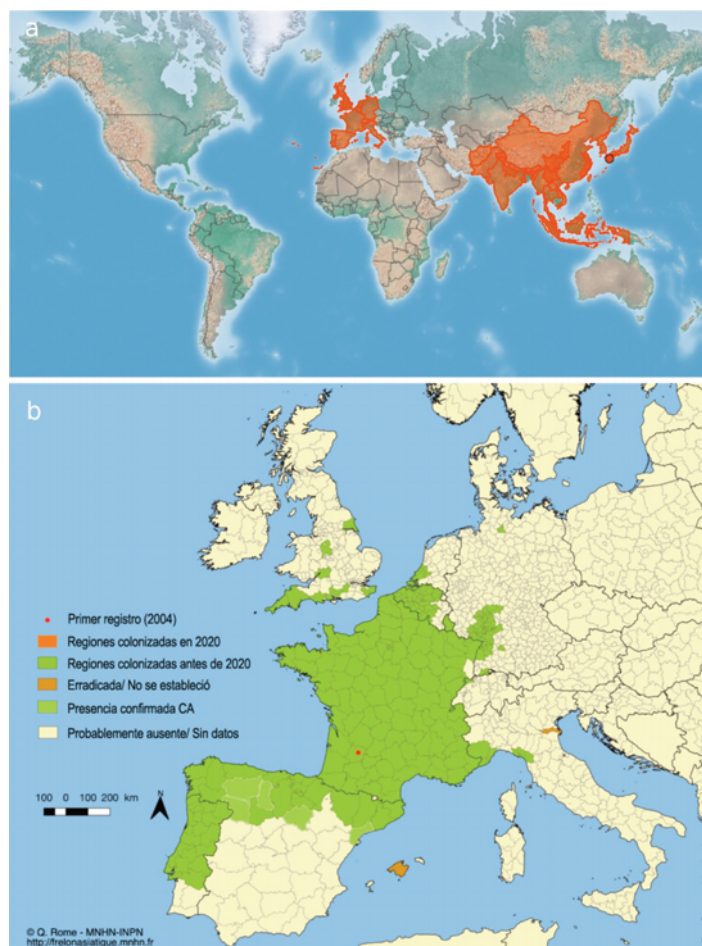


Figura 1. Distribución mundial de *Vespa velutina nigrithorax* (a) y proceso de invasión en Europa (b). Fuentes: (a) CABI Invasive Species Compendium (2021) para la presencia de la especie en los países; y (b) Rome - MNHN-INPN (2021). El color verde claro en (b) indica aquellas provincias de España en donde la Junta de Castilla y León (2021) y la Generalitat de Cataluña (2021) han confirmado su presencia y que fueron anexadas al mapa del MNHN-INPN.

Figure 1. Global distribution of *Vespa velutina nigrithorax* (a) and invasion progress in Europe (b). Sources: (a) CABI Invasive Species (2021) for the presence of the species in the countries; and (b) Rome - MNHN-INPN (2021). Pale green colour in (b) represents those provinces in Spain where the Junta de Castilla y León (2021) and the Generalitat de Catalunya (2021) have confirmed the presence of the species and that were added to the map of the MNHN-INPN.

Los primeros ejemplares de *V. velutina* en la península ibérica fueron registrados en 2010 en el noreste de España, en las comunidades de Navarra y País Vasco (Castro y Pagola-Carte 2010; López et al. 2011; Goldarazena et al. 2015). Posteriormente, en 2011, se registraron e identificaron varios individuos cazando en colmenares del norte de Portugal (Grosso-Silva y Maia 2012). En 2012 se observaron e identificaron dos nidos en la región costera de Galicia, uno en el norte en el ayuntamiento de Burela (provincia de Lugo) y otro al sur en el ayuntamiento de Bayona (provincia de Pontevedra) (datos sin publicar Xunta de Galicia). En ese mismo año se detectó en la comarca del Alto Ampurdán (provincia de Girona), en Cataluña (Torrell 2013). En 2014 se confirmó su presencia en las comunidades de Cantabria, Asturias, La Rioja y Castilla y León (Gobierno de España 2015; Rolea y Viejo 2020). En la actualidad la especie ha invadido buena parte de la región de la costa del océano Atlántico de España y Portugal, y este del mar Mediterráneo en España expandiéndose también hacia las regiones del interior de la península (Fig. 1b).

En 2015 se detectaron, capturaron e identificaron los primeros ejemplares registrados en la isla de Mallorca, en el archipiélago de las Islas Baleares (Leza et al. 2018). Algunas acciones han hecho posible que en tres años la especie haya sido erradicada en la isla (Leza et al. 2021): trabajo conjunto de todos los actores, un equipo pre-existente dedicado al control de especies exóticas invasoras, monitorización centralizada, trampas para monitorización estratégicamente ubicadas y manejadas por técnicos, búsqueda y destrucción de nidos por personal capacitado y dotado. Además, el pequeño tamaño de la isla, la distancia al continente y las condiciones ambientales relativamente secas limitan su reintroducción y proliferación (Garneria, I. y Picó, G. comunicación personal).

Sociedad y capacidad invasora

Vespa velutina es un insecto eusocial. Las hembras pueden ser obreras o reinas (incluyendo jóvenes reinas también llamadas fundadoras), tienen aguijón y 10 artejos antenales. Los machos carecen de aguijón, tienen antenas con 11 artejos y están ligeramente curvadas (Rome et al. 2015). La punta del abdomen de los machos tiene una forma más redondeada que el de las hembras y es ligeramente bilobada, con dos puntos amarillos en la región ventral. Las obreras presentan comportamientos cooperativos y división de labores dependiendo de la edad como cuidado de la cría, mantenimiento del nido, defensa o búsqueda de recursos (Monceau et al. 2013a, 2017). Para diferenciar entre obreras y reinas es necesario analizar los hidrocarburos cuticulares o detalles de su morfología, como el ancho del *mesoscutum* el cual es mayor a 4.5 mm en las reinas (Perrard et al. 2012; Perez-de-Heredia et al. 2017).

La capacidad para aprender, memorizar y comunicarse es otra de las claves del éxito de los avispones. Poseen un elaborado y eficiente mecanismo de comunicación química con un gran repertorio de señales olfativas relacionadas con aspectos del comportamiento como el reconocimiento de individuos, el cuidado de la cría, la defensa o el forrajeo (Couto et al. 2016). Los vespídeos sociales tienen mecanismos para detectar y comunicar aspectos de las fuentes de alimento (Raveret 2000). Esto facilita la explotación de recursos frecuentemente efímeros, como cadáveres o frutas maduras, de forma oportunista. Además, presentan respuestas a nivel individual y colectivo, funcionando como un superorganismo capaz de realizar múltiples tareas simultáneamente, lo que promueve una maximización en la eficiencia de los diferentes procesos (Tautz 2008). También fabrican una estructura que provee soporte y protección a la colonia. El nido es un elemento dinámico construido con fibras vegetales mezcladas con secreciones salivares y aceites, que pueden variar en tamaño y ubicación (Archer 2012).

El ciclo de la colonia y el nido

El ciclo anual tiene cuatro fases: la fundación o fase de la colonia de reina, la fase de crecimiento o de obreras, la fase de reproducción y las fases intermedias, incluyendo la época de diapausa

de la reina (Archer 2012; Monceau et al. 2014a). Estas fases coinciden con cambios en las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos. En Corea, desde que se observan las primeras reinas hasta la época de apareamiento transcurren siete meses (Choi et al. 2012). La dinámica temporal de las colonias de *V. velutina* muestra un patrón general similar entre regiones y años, respondiendo al reloj interno de la colonia y al control químico que ejerce la reina (Monceau et al. 2017). En regiones con inviernos suaves algunas colonias presentan diferencias, como nidos primarios al final del otoño o colonias con actividad a lo largo del invierno (Monceau et al. 2014a; SVRN observación personal), pero la frecuencia o su relación con mecanismos biológicos aún no se ha investigado.

La actividad de las fundadoras se inicia en la primavera cuando las temperaturas mínimas son mayores a 10°C (Monceau et al. 2012) o cuando la temperatura media es mayor a 12°C (Rolea y Viejo 2020). La fase de colonia de la reina se inicia cuando esta comienza la construcción del nido, llamado nido primario o embrión (Makino y Yamane 1980). La monoginia se mantiene a lo largo de la vida de la colonia (Archer 2012). La tasa de construcción de celdas por la fundadora varía entre 1.24 y 1.63 celdas/día para *Vespa ducalis* Smith 1852 y *Vespa mandarinia* Smith 1852 respectivamente (Archer 2010). Al terminar la construcción de una celda la reina deposita un huevo. Los huevos fertilizados (diploides) producen hembras, mientras que los huevos no fertilizados (haploides) producen machos. La tasa de deposición de huevos para *V. crabro* es de 2.3 huevos/día. Ocasionalmente las reinas canibalizan huevos y larvas antes de depositar un nuevo huevo (Archer 2010). Después de la eclosión, las larvas necesitan una importante ingesta de proteínas y carbohidratos, que son proveídos por las adultas en forma de líquidos azucarados y pellets de proteína masticada. Las larvas elaboran una cubierta con seda sellando la celda dentro de la cual realizará la metamorfosis para luego emerger como adultos. La temperatura es uno de los factores que determina la duración de cada estadio. Las primeras obreras son más pequeñas y su tamaño aumenta a medida que avanza la temporada (Rome et al. 2015). Varios factores, como la genética, el tamaño de la celda y la cantidad de alimento recibido en la fase larvaria, determinan el tamaño de los individuos (Spradbery 1973). La fase de colonia de la reina finaliza el día anterior a que la primera obrera adulta emerge.

El crecimiento de las poblaciones de vespídeos depende del número de reinas fundadoras capaces de establecer nuevas colonias (Moller 1996). Este periodo es crítico, ya que su supervivencia depende tanto de la capacidad de la reina, como de factores externos. La cantidad de comida recibida en las fases larvaria y adulta determina la calidad de la reina (Archer 2010). El 60% de las reinas tienen éxito para sacar adelante una colonia. Las razones del colapso de los nidos primarios son la muerte de las reinas, la interferencia humana, o la llegada de factores meteorológicos extremos.

En este grupo de himenópteros ocurre con frecuencia la usurpación de nidos por otras reinas de la misma o de otras especies. Esto ocurre antes de la emergencia de las primeras obreras y se cree que las luchas que sostienen la fundadora y la usurpadora son responsables del colapso de algunos nidos (Archer 2010; 2012). Con excepción de este comportamiento, la competencia entre reinas y colonias de *V. velutina* es reducida encontrándose una elevada densidad de nidos en las áreas invadidas (Monceau y Thiéry 2017).

Con la emergencia de las primeras adultas se inicia la fase de crecimiento de la colonia. En este periodo son las obreras quienes se encargan de salir del nido para recolectar comida, agua o materiales de construcción y también realizan diversos comportamientos como explorar, patrullar o reparar el nido (Monceau et al. 2015b). A medida que la colonia crece en número de individuos, el nido también aumenta en tamaño. Alrededor del 70% de las colonias realizan la reubicación del nido (Archer 2008). A este nuevo nido se le llama nido secundario y su ubicación suele ser aérea a pocos metros del nido primario. Para esto, algunas obreras exploradoras buscan nuevos sitios y se acumulan en uno de los posibles

emplazamientos. Posteriormente dan comienzo a la construcción del nido secundario y cuando este tiene algunas celdas terminadas la reina se desplaza allí. La colonia mantiene ambos nidos hasta que todas las adultas emergen en el nido primario. En *V. crabro* este proceso puede durar aproximadamente un mes (Archer 2008). En *V. velutina* el cambio ocurre desde el nido primario ubicado con frecuencia en infraestructuras humanas hacia las ramas de árboles cercanos a más de 10 m de altura en áreas urbanas, que es donde suelen encontrarse la mayoría de los nidos secundarios (Rome et al. 2015; Monceau y Thiéry 2017) (Fig. 2).

Los nidos consisten en panales horizontales conectados por pedicelos y rodeados de una cubierta, y pueden encontrarse en una diversidad de sustratos (Archer 2012; Goldarazena et al. 2015; Franklin et al. 2017). El nido provee protección contra los factores ambientales ayudando a mantener la cría a una temperatura apropiada para su desarrollo. Diferentes comportamientos contribuyen a la regulación de la temperatura interna del nido, que depende de la actividad metabólica de la reina y las obreras (Raveret 2000; Archer 2012). Durante la fase del nido de la reina el incremento de la temperatura está asociado al comportamiento de “encrespamiento”, que consiste en que la reina se posiciona en forma de C sobre las paredes de las celdas aumentando la temperatura del nido entre 2.7°C y 7°C (Makino y Yamane 1980). Las obreras de *Vespa* spp mantienen una temperatura interna del nido relativamente constante alrededor de 30 a 32°C (Archer 2012). Para ello generan calor realizando micro-vibraciones de los músculos de vuelo y un movimiento de “bombeo” con los segmentos del abdomen que produce la salida de aire caliente a través de los espiráculos. Otros comportamientos, como el abanicado de aire hacia el interior o el rociado de agua sobre el opérculo y los panales, ayudan cuando la temperatura ambiental es muy elevada.

Se ha estimado que cada colonia puede producir un promedio de 6000 individuos durante toda la temporada, aunque los nidos de mayor tamaño pueden tener hasta 11 panales y 13 000 individuos (Rome et al. 2015). La madurez de la colonia llega cuando se produce la emergencia de los individuos reproductivos que darán lugar a la siguiente generación. Cada nido puede producir aproximadamente 350 fundadoras y 900 machos (Villemant et al. 2011), aunque aún se desconoce el mecanismo biológico que determina la producción de reinas. El final de la fase reproductiva y las condiciones ambientales adversas del invierno desencadenan el colapso de las colonias.

Reproducción

La alta tasa reproductiva sumada a la capacidad de establecer colonias a partir de una sola reina fecundada han sido claves para la expansión de la especie. *Vespa velutina* tiene un sistema poliándrico, en el cual las reinas son fecundadas por varios machos y



Figura 2. Nido de *Vespa velutina* en la copa de un pino. Foto: N. Gil.

Figure 2. *Vespa velutina* nest in the top of a pine. Photo: N. Gil.

guardan el esperma en la espermateca (Arca et al. 2015). La madurez sexual de los machos ocurre 10 días después de la emergencia como adultos, un tiempo prolongado en comparación con otros himenópteros (Poidatz et al. 2018a). La gran cantidad de glomerulos testiculares indican una mayor inversión en la producción de esperma que en otras especies. Estos detalles de su biología son de importancia para entender el potencial invasor de *V. velutina*, ya que las reinas fundadoras que llegan a nuevas áreas son capaces de iniciar colonias y poblaciones exitosas sin necesidad de otros individuos. También se relacionan con los fenómenos de interferencia reproductiva sobre especies nativas documentados en Japón (Yamasaki et al. 2019. Ver sección Competencia).

La atracción de los machos hacia las fundadoras se basa en compuestos químicos volátiles, producidos en las glándulas de las reinas vírgenes, y en su estado morfológico y fisiológico (Wen et al. 2017; Cappa et al. 2019). Tienen una mayor atracción hacia fundadoras de gran tamaño, mayor peso y con abundantes reservas de grasa, indicando que la selección de las hembras se basa en caracteres que indican la capacidad reproductiva de la fundadora (Cappa et al. 2019).

Se han detectado machos diploides y falta de consistencia en el comportamiento exploratorio de las reinas causados por la alta endogamia de la población invasora en Europa (Darrouzet et al. 2015; Monceau et al. 2015b). No obstante, el empobrecimiento de la diversidad genética no ha sido suficiente para reducir su potencial reproductivo y expansivo. Además, el aumento en la densidad de nidos en áreas monitoreadas a lo largo de los años tampoco demuestra que haya un mecanismo de competencia intraespecífica que limite su crecimiento poblacional (Monceau y Thiéry 2017; Carvalho et al. 2020).

Defensa contra predadores

Un factor que facilita la explosión demográfica de las especies invasoras es la escasez o la ausencia de predadores efectivos. En los véspidos, esto se suma al hecho de que las colonias se encuentran protegidas físicamente por el nido, que en *V. velutina* es ubicado con frecuencia en la copa de los árboles limitando el acceso a aquellos predadores capaces de llegar allí. Además, las hembras tienen un aguijón de 6 mm de longitud con el cual inyecta un veneno rico en toxinas y otros compuestos (Herrera et al. 2020). A pesar de estas contundentes defensas, las larvas y adultos de *V. velutina* tienen predadores en las áreas invadidas (Monceau et al. 2014a). El halcón abejero (*Pernis apivorus* (Linnaeus 1758)) destruye parcialmente los nidos extrayendo panales con cría para alimentarse de las larvas o llevarlos a su nido para alimentar a los polluelos (Macià et al. 2019; Rebollo et al. 2019). Estas aves, especializadas en consumir avispas, cuentan con adaptaciones que las protegen de los aguijones de estos himenópteros, los cuales representan más del 75% de su dieta (Gamauf 1999). A pesar de que el Halcón abejero solo coincide con *V. velutina* en las inmediaciones de su nido y durante el período reproductivo, pues después migra hacia el sur, esta especie es uno de los aliados naturales en el control de la especie invasora (Rebollo et al. 2019). No obstante, ya se ha encontrado bioacumulación de sustancias tóxicas en su sangre (Macià et al. 2019). Un paso importante y urgente en la implementación de los métodos de control, es el empleo de técnicas de desactivación de las colonias de *V. velutina* que eviten el uso de sustancias tóxicas que pueden llegar a sus predadores.

La susceptibilidad a sufrir depredación es uno de los factores que condiciona el ambiente de manera que los organismos crean un paisaje de seguridad-peligro y contribuye a la toma de decisiones basadas en un balance entre la rentabilidad del recurso vs. el riesgo de ser depredado al explotarlo. Se desconocen los mecanismos de comunicación del peligro en las fuentes de alimentación en *V. velutina*, pero el veneno, además de su función defensiva, forma parte del mecanismo de respuesta colectiva a las amenazas (Cheng et al. 2017).

Impactos sobre la entomofauna nativa y los ecosistemas

La incesante actividad de búsqueda de alimento por una numerosa población de véspidos genera cambios en las dinámicas ecológicas de las áreas invadidas. *Vespula germanica* (Fabricius 1793) y *Vespula vulgaris* (Linnaeus 1758) fueron introducidas en Nueva Zelanda desde Europa en 1970 y 1945 respectivamente (Beggs et al. 2005). El consumo de artrópodos y mielatos por estas avispas ha causado el descenso de las poblaciones de aves, y cambios en la composición del suelo, el metabolismo de los microorganismos y los ciclos de nutrientes, modificando las comunidades de plantas y produciendo un efecto cascada en el ecosistema (Harris 1991; Moller et al. 1991; Beggs 2001).

La dieta de *V. velutina* es generalista e incluye néctar floral, fruta, savia o miel como fuente de carbohidratos (Monceau et al. 2014a, Fig. 3). También requiere proteínas que obtienen cazando a otros invertebrados o de animales muertos (Fig. 4). Los adultos no consumen la proteína directamente de sus presas o de los trozos de carroña, sino que son procesados y llevados al nido para

alimentar a las larvas. Allí, por trofalaxia, consumen saliva regurgitada de las larvas, rica en azúcares, proteínas y aminoácidos libres (Rome et al. 2015).

A diferencia de otros himenópteros, como las abejas de la miel, *V. velutina* no almacena alimento dentro del nido por lo que la colonia requiere una provisión constante de recursos tales como agua o alimento para suplir sus necesidades fisiológicas, y de fibras o aceites para el mantenimiento y crecimiento del nido. La actividad diurna de búsqueda de recursos es máxima alrededor del mediodía y menor a primera y última hora del día (Monceau et al. 2017). Los impactos de *V. velutina* en los ecosistemas se relacionan con su dieta y con el comportamiento para explotar los recursos, con importantes efectos sobre la abundancia y el comportamiento de los polinizadores (Rojas-Nossa y Calviño-Cancela 2020).

Depredación

Diferentes especies de *Vespa* spp son cazadoras frecuentes, eficientes y a menudo devastadoras de las colonias abejas de la miel (*Apis* spp) y poseen una particular atracción hacia los olores

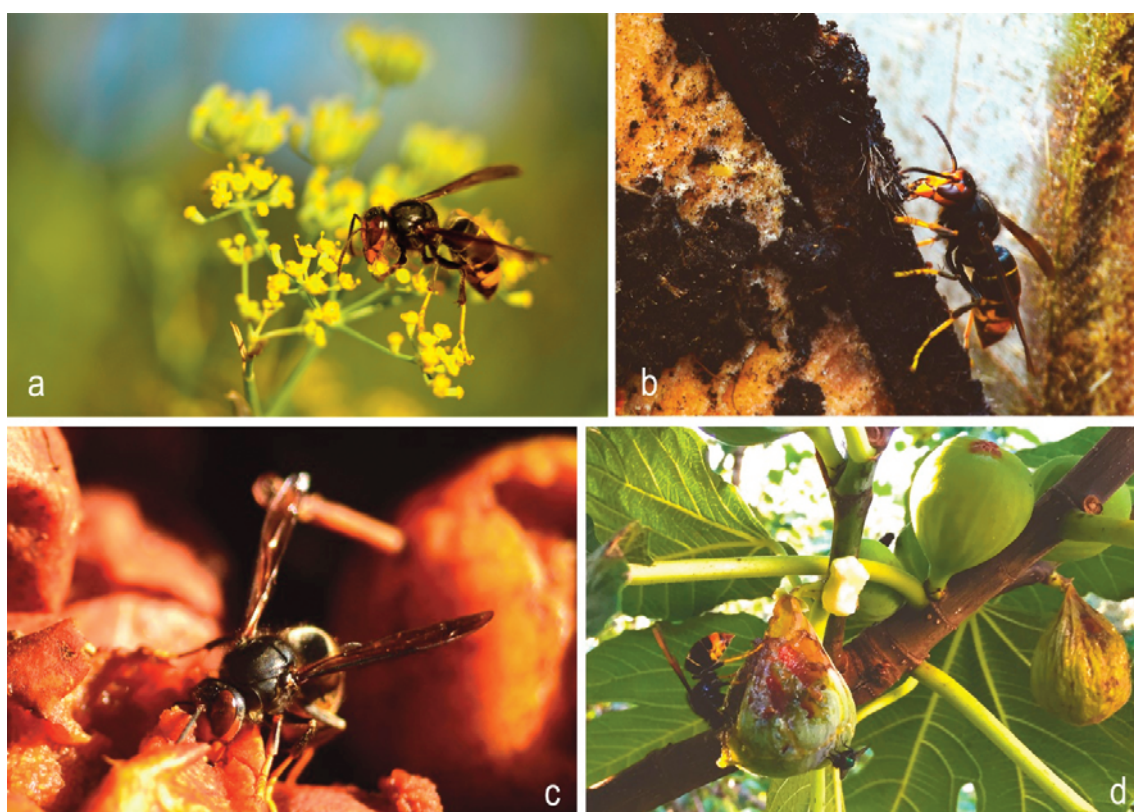


Figura 3. *Vespa velutina* consume néctar floral (a), savia (b) y fruta (c, d) como fuente de carbohidratos. Fotos: S. Rojas-Nossa (a, b, c) y N. Gil (d).

Figure 3. *Vespa velutina* feeds on floral nectar (a), sap (b) and fruit (c, d) as carbohydrate sources. Photos: S. Rojas-Nossa (a, b, c) and N. Gil (d).

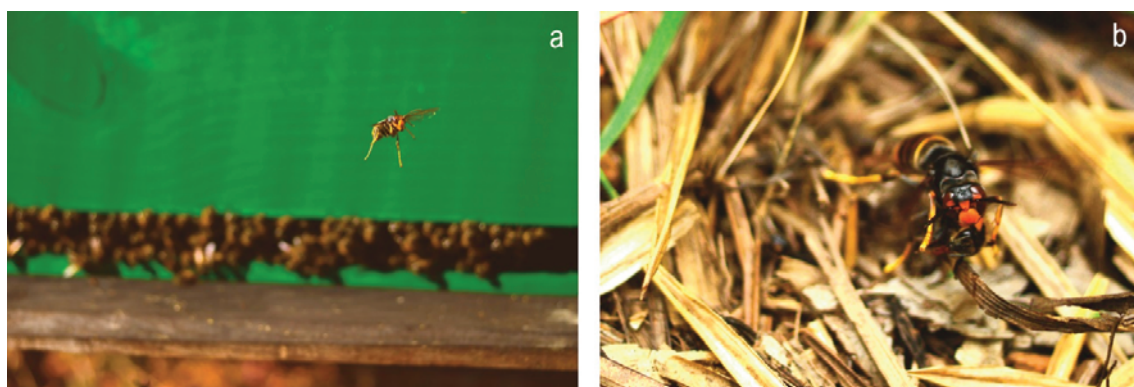


Figura 4. *Vespa velutina* es un feroz predador de abejas de la miel y otros polinizadores. Captura sus presas en la entrada de las colmenas (a) o en las flores, corta las partes menos nutritivas (b) y lleva el pellet al nido para la alimentación de la cría. Fotos: S. Rojas-Nossa.

Figure 4. *Vespa velutina* is a ferocious predator of honeybees and other pollinators. It captures its prey at the entrance of the hives (a) or in the flower surroundings, cuts less nutritious parts (b) and takes the pellet to the nest to feed the brood. Photos: S. Rojas-Nossa.

de la colmena (Raveret 2000; Ken et al. 2005; Couto et al. 2014). *Vespa velutina* caza abejas manteniéndose en vuelo suspendido frente a la entrada de las colmenas, atrapándolas al vuelo o cazando aquellas que están en la entrada (Monceau et al. 2013a). Después de atrapar una presa, los avispones la llevan a una percha para procesarla (ver detalles de este proceso en Rojas-Nossa y Calviño-Cancela 2020) y ocasionalmente cortan el gáster para beber el contenido de la bolsa de miel.

La presión de depredación aumenta a lo largo de la temporada correspondiendo con el aumento de la población y el tamaño de las colonias (Monceau et al. 2013b). Los ataques a las colmenas se inician con frecuencia en junio-julio cuando las colonias de avispones han terminado la fase de colonia de reina (Monceau et al. 2014a), aunque en regiones y años puntuales los ataques pueden comenzar más temprano en la temporada, coincidiendo con la fase del nido de la reina (Rojas-Nossa et al. 2018). Los factores ambientales que afectan el vuelo estacionario, como la velocidad del viento, la temperatura y la radiación solar, afectan a la cantidad de obreros cazando y a la eficiencia de caza (Monceau et al. 2013a, b). Dentro de un colmenar, los avispones tienden a atacar con mayor intensidad algunas colmenas dependiendo de su comportamiento defensivo (Monceau et al. 2014b). Aunque las colonias de abejas de la miel asiáticas (*Apis cerana* (Fabricius, 1793)) han desarrollado comportamientos que les ayudan a reducir la presión de depredación por avispones (Ken et al. 2005; Abrol 2006), las estrategias de las abejas de la miel europeas (*Apis mellifera* (Linnaeus, 1758)) son poco eficientes para disminuir la presión de los ataques (Arca et al. 2014; Monceau et al. 2018).

La depredación en las colmenas induce mecanismos bioquímicos con un aumento del estrés oxidativo, frecuentemente asociado a la presencia de factores negativos para la salud de las abejas de la miel europeas (Leza et al. 2019). La persistencia del ataque paraliza la recolección de néctar y polen, reduciendo los recursos y la supervivencia de las colonias, afectando significativamente al sector apícola (Requier et al. 2019; Laurino et al. 2020). Apicultores y administraciones hacen importantes inversiones de

tiempo y recursos para reducir los impactos que requieren una evaluación global.

Vespa velutina caza insectos polinizadores en las flores (Rojas-Nossa y Calviño-Cancela 2020). Además de las abejas de la miel, otras presas son abejas (Halictidae), dípteros (Syrphidae, Calliphoridae, Muscidae), o avispas (*Vespula* sp.), entre otros (Villemant et al. 2011; Kishi y Goka 2017; Rome et al. 2021). En ambientes urbanizados la proporción de Apidae es mayor al 65%, mientras que en ambientes agrícolas o forestales este grupo representa más del 33% de las presas (Villemant et al. 2011). Los avispones adaptan su comportamiento de caza a la estructura del ambiente y a la disposición espacial de las presas (Rojas-Nossa y Calviño-Cancela 2020). Pueden cazar insectos de gran tamaño siendo capaces de volar con objetos que tienen el 80% de su propio peso (Kennedy et al. 2018). La depredación en las flores genera cambios en la frecuencia de las visitas florales y el comportamiento de los polinizadores afectando los servicios de polinización de las plantas nativas (Rojas-Nossa y Calviño-Cancela 2020).

Competencia

Además de los efectos directos sobre los polinizadores e indirectos sobre las plantas, las especies nativas se ven afectadas por las invasiones a través de otros procesos como la transmisión de patógenos, la contaminación genética por hibridación, por compartir enemigos naturales o por la competencia por recursos (Kenis et al. 2009).

Vespa velutina consume néctar floral de diferentes especies de plantas, en particular de aquellas con flores de corolas cortas y/o poco tubulares en las que puede acceder al néctar con su lengua corta (Monceau et al. 2014a; Ueno 2015). El consumo de néctar por una abundante población de nectarívoros invasores promueve el desplazamiento de las especies nativas por competencia (Montero-Castaño et al. 2018). La depauperación de la entomofauna nativa, indirectamente, produce un mayor éxito en el establecimiento y expansión de otras especies invasoras, produciendo cambios a nivel del ecosistema (Beggs et al. 2011. Fig. 5).

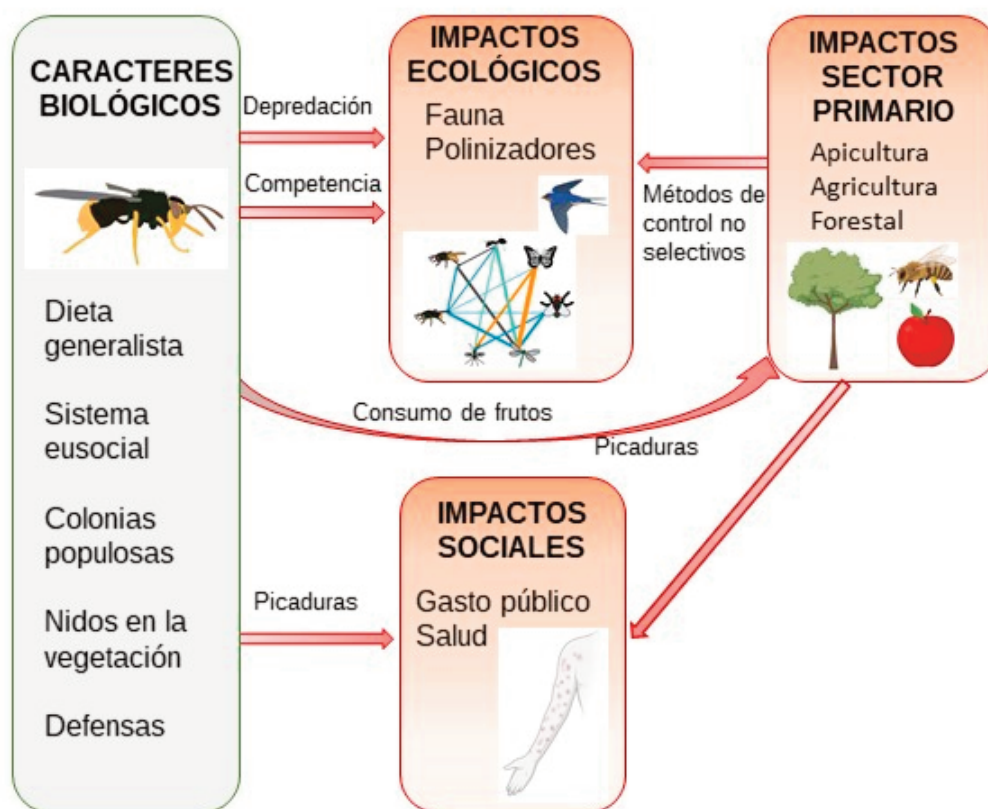


Figura 5. Caracteres biológicos e impactos de *Vespa velutina nigrithorax*. Las ilustraciones de *V. velutina* y la red de interacciones fueron gentilmente cedidas por S. Rocha. Otras ilustraciones obtenidas de Biorender.

Figure 5. Biological traits and impacts of *Vespa velutina nigrithorax*. The illustrations of *V. velutina* and the interaction network were kindly provided by S. Rocha. Other illustrations obtained from Biorender.

La competencia por explotación de recursos es un proceso particularmente importante entre especies filogenética y taxonómicamente cercanas, ya que tienden a usar recursos similares (Kenis et al. 2009). Después de su naturalización en Corea del Sur, *V. velutina* aumentó su abundancia hasta representar más del 70% de la población de avispones en siete años, desplazando a las especies nativas de *Vespa* spp, como *Vespa simillima* Smith 1868, con ciclo de vida y hábitos de anidamiento semejantes (Choi et al. 2012). En Japón, los machos de *V. velutina* inseminan al 43% de las reinas fundadoras de *V. simillima* y en el 28% de los ejemplares, la espermateca contenía espermatozoides únicamente de la especie invasora (Yamasaki et al. 2019). Se desconoce la viabilidad de los híbridos, pero este fenómeno induce contaminación genética y conduce a la interferencia reproductiva de *V. simillima*.

Aún se desconocen los efectos de la invasión para las poblaciones del avispon nativo en Europa, pero las reinas de *V. velutina* presentan un mayor nivel de actividad, comportamientos exploratorios y de osadía en comparación con las reinas de *V. crabro*, favoreciendo su adaptación y convirtiéndola en una fuerte competidora por sitios de anidación (Monceau et al. 2015a, b). Además, la competencia por recursos entre las dos especies es alta debido a que las presas cazadas como fuente de proteína son muy similares (Cini et al. 2018).

Parasitismo

Las especies invasoras no suelen encontrar parásitos en el nuevo ecosistema al que se han adaptado que actúen como reguladores eficientes de la población. Esto favorece su expansión y además con frecuencia portan consigo una diversidad de parásitos y simbiosis que afectan a las especies nativas. Uno de los casos mejor conocidos fue la introducción del ácaro *Varroa* spp desde las poblaciones de *A. cerana* hacia las poblaciones de *A. mellifera* en prácticamente todo el globo. Adicionalmente al efecto directo del parásito, este es transmisor de una diversidad de virus que debilitan las colonias causando su colapso (Beaurepaire et al. 2020).

Se ha identificado una importante diversidad de virus y bacterias en las poblaciones invasoras de *V. velutina* en Europa y Corea (Kim et al. 2018; Dalmon et al. 2019). Aunque no se han estudiado los efectos de los parásitos portados por *V. velutina* sobre las especies nativas, se sabe que estos forman comunidades altamente dinámicas que cambian tanto con la casta como con la edad de los individuos (Cini et al. 2020).

Impacto indirecto de los métodos de control

Varios métodos empleados para reducir las poblaciones de *V. velutina* y controlar sus efectos ejercen una presión adicional sobre la biodiversidad. El uso de trampas con cebo a base de carbohidratos fermentados es controvertido porque la captura de insectos nativos es desproporcionadamente mayor a la captura de *V. velutina* independientemente del tipo de trampa, cebo, época o región y adicionalmente porque no es eficaz para reducir la cantidad de nidos en las áreas tratadas (Beggs et al. 2011; Goldarazena et al. 2015; Monceau y Thiéry 2017; Laurino et al. 2020). A pesar de que la población es mucho mayor en verano-otoño las capturas de *V. velutina* son semejantes a las de primavera señalando el bajo desempeño de este tipo de trampas en otoño, sumado al hecho de que las colonias son capaces de producir obreras a una tasa mucho mayor que las capturas (Kishi y Goka 2017; Laurino et al. 2020). Los insectos que caen en las trampas son, en su mayoría, diferentes a los insectos que el avispon consume, por lo que el uso de las trampas estudiadas hasta el momento implica una presión adicional a la presión ejercida por *V. velutina* (Rojas-Nossa et al. 2018; Fig. 5). Más aún, muchos avispones nativos, capaces de competir con la especie invasora, mueren en dichas trampas (Monceau et al. 2012; Laurino et al. 2020). Por tanto, el empleo de métodos de control no selectivos además de empobrecer la biodiversidad contribuye a disminuir la capacidad natural de los ecosistemas para regular la expansión de la especie invasora.

En años recientes se han hecho avances en el desarrollo de métodos que contribuyen a disminuir la presión de depredación sobre las abejas de la miel (Turchi y Derjard 2018; Requier et al. 2020). Además, la interrupción del desarrollo de las colonias es uno de los aspectos claves para limitar su expansión (Monceau et al. 2017, pero ver Requier et al. 2019). También hay avances en los métodos para la detección temprana de los nidos (Kennedy et al. 2018; Maggiora et al. 2019; Rojas-Nossa et al. 2020b), para facilitar la destrucción de las colonias evitando el uso de tóxicos (Ruiz-Cristi et al. 2020; Leza et al. 2021), o en la identificación de compuestos olfativos útiles para el desarrollo de cebos selectivos (Cheng et al. 2017; Wen et al. 2017). Existe consenso en que las estrategias de monitorización y control deben implicar mínimos efectos sobre las especies nativas. Para conseguirlo, deben estar basadas en el conocimiento de la biología de la especie permitiendo las actuaciones correctas de acuerdo al estado de infestación, las condiciones ambientales y el momento apropiado de acuerdo al ciclo de la especie. Desde la perspectiva del manejo integrado de plagas el primer paso es la prevención para lo cual es indispensable la monitorización y la educación ambiental.

Impactos sociales

Además de los diferentes efectos ecológicos y económicos, las invasiones por vespídeos implican un importante aumento en el gasto público y un mayor riesgo de picaduras para las personas generando problemas para la salud (Ciron et al. 2015; Barbet-Massin et al. 2020, Fig. 5). Se ha identificado una compleja composición de péptidos de bajo peso molecular, proteínas de alto peso molecular y otros componentes que actúan como enzimas, toxinas y alérgenos en los componentes del veneno *V. velutina* (Herrera et al. 2020). Actualmente hay avances en el entendimiento de las rutas a través de las cuales estos animales afectan a la salud de las personas permitiendo el desarrollo de tratamientos médicos apropiados (Monsalve et al. 2020).

Por su comportamiento de forrajeo los avispones pueden estar expuestos a una serie de compuestos tóxicos, persistentes y bioacumulables. En Asia, diferentes especies de *Vespa* spp son apreciadas en gastronomía y medicina (Jeong et al. 2020; Kim et al. 2020). Por consiguiente, el consumo de avispones contaminados también compromete la salud de las personas (Kwon et al. 2019).

Otros colectivos que sufren los efectos directos o indirectos de *V. velutina* son los sectores frutícola y forestal. Sumado a los perjuicios sobre los servicios de polinización, *V. velutina* consume fruta y se han señalado daños importantes en algunos cultivos de vid, manzana y arándanos, aunque su frecuencia y las consecuencias a nivel económico no se han cuantificado. Se desconoce el impacto sobre el sector agroforestal, que debe contemplar medidas para evitar los riesgos de picadura de los peones forestales o de los campesinos durante las labores de poda y desbroce.

En general, las invasiones por artrópodos exóticos generan importantes impactos sobre diferentes sectores económicos y sociales a través de diversos mecanismos (Roques et al. 2009; Kenis y Branco 2010). Las consecuencias de la invasión por *V. velutina* hasta ahora están comenzando a ser entendidas y se requieren mayores esfuerzos para evaluarlas desde diferentes puntos de vista incluyendo aspectos ecológicos, económicos, sociales, entre otros (Barbet-Massin et al. 2020). Especialmente, es urgente contar con un plan de detección temprana y respuesta rápida que sea generalizable a diferentes regiones y que esté basado en evidencias científicas y casos exitosos para reducir su expansión e impactos.

Conclusiones

Las características biológicas de *V. velutina* que facilitan su expansión y adaptación a nuevos ambientes incluyen:

El ciclo anual con reinas que hibernan fecundadas por varios machos promueve desplazamientos accidentales entre regiones y la capacidad de iniciar una población con relativa diversidad genética a partir de un solo individuo.

El sistema eusocial mejora la eficiencia en el uso de recursos, el cuidado de la cría, el mantenimiento del nido y la defensa.

Un versátil comportamiento generalista les permite aprovechar los recursos y adaptarse a las condiciones ambientales.

Todavía hay muchas cuestiones inexploradas sobre la biología de *V. velutina*. En todo caso, son relevantes sus impactos sobre la apicultura y los ecosistemas que se relacionan con su comportamiento como predador de insectos, en particular de abejas de la miel y otros polinizadores, afectando con ello la reproducción de las plantas. Por consiguiente, su expansión afecta negativamente la biodiversidad entomológica y vegetal. Por otra parte, las picaduras a las personas relacionadas con su sistema de defensa y el consumo de insectos contaminados afectan tanto la salud humana como la productividad de varios sectores económicos que deben procurar medidas para reducir sus efectos adversos.

Contribución de los autores

Sandra V. Rojas-Nossa: Conceptualización, Redacción - revisión y edición. Noelia Gil: Conceptualización, Redacción - revisión y edición. Salustiano Mato: Conceptualización, Redacción - revisión y edición. Josefina Garrido: Conceptualización, Redacción - revisión y edición.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado con el apoyo del Proyecto: “Cuantificación de la afección de la presencia de la *Vespa velutina* en la biodiversidad de insectos polinizadores” que cuenta con el apoyo del Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico a través de la Fundación Biodiversidad y el proyecto “Atlantic-Positive”, cofinanciado por el Programa Espacio Atlántico Interreg a través del Fondo Europeo de Desarrollo Regional. Gracias a los apicultores, amigos y colegas que han contribuido a lo largo del aprendizaje. A Juliette Poidatz, Peter Kennedy y Quentin Rome por la información y útiles discusiones que han nutrido este trabajo. Agradecemos las sugerencias de Álvaro Alonso y dos revisores anónimos que ayudaron a mejorar el artículo.

Referencias

- Abrol, D.P. 2006. Defensive behaviour of *Apis cerana* F. against predatory wasps. *Journal of Apicultural Science* 50(2): 39-46.
- Arca, M., Mougél, F., Guillemaud, T., Dupas, S., Rome, Q., Perrard, et al. 2015. Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina*, in Europe. *Biological Invasions* 17(8): 2357-2371.
- Arca, M., Papachristoforou, A., Mougél, F., Rortais, A., Monceau, K., Bonnard, O. et al. 2014. Defensive behaviour of *Apis mellifera* against *Vespa velutina* in France: testing whether European honeybees can develop an effective collective defence against a new predator. *Behavioural Processes* 106: 122-129.
- Archer, M.E. 2008. Taxonomy, distribution and nesting biology of species of the genera *Provespa* Ashmead and *Vespa* Linnaeus (Hymenoptera, Vespidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 144(1727): 69.
- Archer, M.E. 2010. The queen colony phase of vespine wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux* 57(2): 133-145.
- Archer, M.E. 2012. *Vespine wasps of the world: behaviour, ecology and taxonomy of the Vespinae*. Siri Scientific Press, Manchester, Reino Unido.
- Barbet-Massin, M., Salles, J.M., Courchamp, F. 2020. The economic cost of control of the invasive yellow-legged Asian hornet. *NeoBiota* 55: 11-25.
- Beaurepaire, A., Piot, N., Doublet, V., Antunez, K., Campbell, E., Chantawannakul, P. et al. 2020. Diversity and Global Distribution of Viruses of the Western Honey Bee, *Apis mellifera*. *Insects* 11(4): 239.
- Beggs, J. 2001. The ecological consequences of social wasps (*Vespula* spp.) invading an ecosystem that has an abundant carbohydrate resource. *Biological Conservation* 99(1): 17-28.
- Beggs, J.R., Karl, B.J., Wardle, D.A., Bonner, K.I. 2005. Soluble carbon production by honeydew scale insects in a New Zealand beech forest. *New Zealand Journal of Ecology* 29(1): 105-115.
- Beggs, J.R., Brockerhoff, E.G., Corley, J.C., Kenis, M., Masciocchi, M., Muller, F. et al. 2011. Ecological effects and management of invasive alien Vespidae. *BioControl* 56(4): 505-526.
- Bertolino, S., Liroy, S., Laurino, D., Manino, A., Porporato, M. 2016. Spread of the invasive yellow-legged hornet *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae) in Italy. *Applied Entomology and Zoology* 51(4): 589-597.
- Budge, G.E., Hodgetts, J., Jones, E.P., Ostojá-Starzewski, J.C., Hall, J., Tomkies, V. et al. 2017. The invasion, provenance and diversity of *Vespa velutina* Lepeletier (Hymenoptera: Vespidae) in Great Britain. *PLoS One* 12(9): e0185172.
- CABI Invasive Species Compendium 2021. [consultado 29 enero 2021]. Disponible en: www.cabi.org/ISC.
- Cappa, F., Cini, A., Pepicciello, I., Petrocelli, I., Cervo, R. 2019. Female body size, weight and fat storage rather than nestmateship determine male attraction in the invasive yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax*. *Ethology Ecology and Evolution* 31(1): 73-85.
- Carvalho, J., Hipólito, D., Santarém, F., Martins, R., Gomes, A., Carmo, P. et al. 2020. Patterns of *Vespa velutina* invasion in Portugal using crowd-sourced data. *Insect Conservation and Diversity*. doi:10.1111/icad.12418.
- Castro, L., Pagola-Carte, S. 2010. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae), recolectada en la Península Ibérica. *Heteropterus Revista de Entomología* 10(2): 193-196.
- Cini, A., Cappa, F., Petrocelli, I., Pepicciello, I., Bortolotti, L., Cervo, R. 2018. Competition between the native and the introduced hornets *Vespa crabro* and *Vespa velutina*: a comparison of potentially relevant life-history traits. *Ecological Entomology* 43(3): 351-362.
- Cini, A., Meriggi, N., Bacci, G., Cappa, F., Vitali, F., Cavalieri, D., Cervo, R. 2020. Gut microbial composition in different castes and developmental stages of the invasive hornet *Vespa velutina nigrithorax*. *Science of the Total Environment* 745: 140873.
- Ciron, J., Mathis, S., Ilijicsov, A., Boucebc, S., Neau, J.P. 2015. Multiple simultaneous intracranial hemorrhages due to hornet stings. *Clinical Neurology and Neurosurgery* 128: 53.
- Couto, A., Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D., Sandoz, J.C. 2014. Olfactory Attraction of the Hornet *Vespa velutina* to Honeybee Colony Odors and Pheromones. *PLoS ONE* 9(12): e115943.
- Couto, A., Lapeyre, B., Thiery, D., Sandoz, J.C. 2016. Olfactory pathway of the hornet *Vespa velutina*: New insights into the evolution of the hymenopteran antennal lobe. *Journal of Comparative Neurology* 524(11): 2335-2359.
- Cheng, Y., Wen, P., Dong, S., Tan, K., Nieh, J.C. 2017. Poison and alarm: The Asian hornet *Vespa velutina* uses sting venom volatiles as alarm pheromone. *Journal of Experimental Biology* 220(4): 645-651.
- Choi, M.B., Martin, S.J., Lee, J.W. 2012. Distribution, spread, and impact of the invasive hornet *Vespa velutina* in South Korea. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 15(3): 473-477.
- Dalmon, A., Gayral, P., Decante, D., Klopp, C., Bigot, D., Thomasson, M. et al. 2019. Viruses in the invasive hornet *Vespa velutina*. *Viruses* 11(11): 1041.
- Darrouzet, E., Gévar, J., Guignard, Q., Aron, S. 2015. Production of early diploid males by European colonies of the invasive hornet *Vespa velutina nigrithorax*. *PLoS One* 10(9): e0136680.
- Franklin, D.N., Brown, M.A., Datta, S., Cuthbertson, A.G., Budge, G.E., Keeling, M.J. 2017. Invasion dynamics of Asian hornet, *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae): a case study of a commune in south-west France. *Applied Entomology and Zoology* 52(2): 221-229.
- Gamauf, A. 1999. Der Wespenbussard (*Pernis apivorus*) ein Nahrungsspezialist? Der Einfluß sozialer Hymenopteren auf Habitatnutzung und Home Range-Größe. *Egretta* 42: 57-85.
- Generalitat de Catalunya 2021. *Vespa asiática* [consultado 29 enero 2021]. Disponible en: http://mediambient.gencat.cat/ca/05_ambits_dactuacio/patrimoni_natural/especies_exotiques_invasores/lLista-especies/lLista-especies-catalogades/artropodes-no-crustacis/vespa-asiatica-vespa-xinesa/
- Gobierno de España. 2015. Estrategia de gestión, control y posible erradicación del avispa asiática o avispa negra (*Vespa velutina* ssp. *nigrithorax*) en España. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, España.
- Golarazena, A., Pérez, I., Romon P., Iturrondobeitia J.C., Gonzalez M., Lopez, S. 2015. Spread of the yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* du Buysson (Hymenoptera: Vespidae) across Northern Spain. *Bulletin OEPP / EPPO Bulletin* 45(1): 133-138.

- Grosso-Silva, J.M., Maia, M. 2012. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae), new species for Portugal. *Arquivos Entomológicos* 6: 53-54.
- Harris, R.J. 1991. Diet of the wasps *Vespula vulgaris* and *Vespula germanica* in honeydew beech forest of the South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 18: 159-170.
- Haxaire, J., Villemant, C. 2010. Impact sur l'entomofaune des pièges à Frelon asiatique. *Insectes* 4: 1-6.
- Herrera, C., Leza, M., Martínez-López, E. 2020. Diversity of compounds in *Vespa* spp. venom and the epidemiology of its sting: a global appraisal. *Archives of Toxicology* 94: 1-19.
- Hernández, R., García-Gans, F.J., Selfa, J., Rueda, J. 2013. Primera cita de la avispa oriental invasora *Vespa orientalis* Linnaeus 1771 (Hymenoptera: Vespidae) en la Península Ibérica. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)* 52: 299-300.
- Husemann, M., Sterr, A., Maack, S., Abraham, R. 2020. The northernmost record of the Asian hornet *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera, Vespidae). *Evolutionary Systematics* 4: 1-4.
- Jeong, H., Kim, J.M., Kim, B., Nam, J.O., Hahn, D., Choi, M.B. 2020. Nutritional value of the larvae of the alien invasive wasp *Vespa velutina nigrithorax* and amino acid composition of the larval saliva. *Foods* 9(7): 885.
- Junta de Castilla y León 2021. Avispa asiática. [consultado 29 enero 2021]. Disponible en: <https://agriculturaganaderia.jcyl.es/web/es/ganaderia/avispa-asiatica.html>.
- Ken, T., Hepburn, H.R., Radloff, S.E., Yusheng, Y., Yiqiu, L., Danyin, Z., Neumann, P. 2005. Heat baling wasps by honeybees. *Naturwissenschaften* 92: 492-495.
- Kenis, M., Auger-Rozenberg, M.A., Roques, A., Timms, L., Péré, C., Cock, M.J. et al. 2009. Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions* 11(1): 21-45.
- Kenis, M., Branco, M. 2010. Impact of alien terrestrial arthropods in Europe. *BioRisk* 4(1): 51-71.
- Kennedy, P.J., Ford, S.M., Poidatz, J., Thiéry, D., Osborne, J.L. 2018. Searching for nests of the invasive Asian hornet (*Vespa velutina*) using radio-telemetry. *Communications Biology* 1(1): 1-8.
- Kim, E., Seo, J., Yang, S.H., Kim, I.S., Koo, Y. 2018. Intestine Bacterial Microbiota of Asian Hornet (*Vespa velutina nigrithorax*) and Honey Bee. *Korean Journal of Environmental Agriculture* 37(2): 135-140.
- Kim, J.K., Choi, M., Moon, T.Y. 2006. Occurrence of *Vespa velutina* Lepeletier from Korea, and a revised key for Korean *Vespa* species (Hymenoptera: Vespidae). *Entomological Research* 36(2): 112-115.
- Kim, J., Kim, M., Lee, M., Lee, Y.J., Kim, H.R., Nam, J.O. et al. 2020. Antibacterial potential of *Nidus vespae* built by invasive alien hornet, *Vespa velutina nigrithorax*, against food-borne pathogenic bacteria. *Entomological Research* 50(1): 28-33.
- Kishi, S., Goka, K. 2017. Review of the invasive yellow-legged hornet, *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae), in Japan and its possible chemical control. *Applied Entomology and Zoology* 52(3): 361-368.
- Kwon, H.O., Kim, C.S., Lee, Y.S., Choi, M.B. 2019. Abundance of diet-derived polychlorinated dibenzo-p-dioxins and polychlorinated dibenzofurans in the bodies and nests of the yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* and risks to human health in South Korea. *Science of the Total Environment* 654: 1033-1039.
- Kwon, O., Choi, M.B. 2020. Interspecific hierarchies from aggressiveness and body size among the invasive alien hornet, *Vespa velutina nigrithorax*, and five native hornets in South Korea. *PloS one* 15(7): e0226934.
- Landolt, P.J., Monzon Sierra, J., Unruh, T.R., Zack, R.S. 2010. A new species of *Vespula*, and first record of *Vespa crabro* L. (Hymenoptera: Vespidae) from Guatemala, Central America. *Zootaxa* 2629: 61-68.
- Laurino, D., Liyo, S., Carisio, L., Manino, A., Porporato, M. 2020. *Vespa velutina*: An Alien Driver of Honey Bee Colony Losses. *Diversity* 12(1): 5.
- Leza, M., Miranda, M.Á., Colomar, V. 2018. First detection of *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae) in the Balearic Islands (Western Mediterranean): a challenging study case. *Biological Invasions* 20(7): 1643-1649.
- Leza, M., Herrera, C., Marques, A., Roca, P., Sastre-Serra, J., Pons, D. G. 2019. The impact of the invasive species *Vespa velutina* on honeybees: A new approach based on oxidative stress. *Science of The Total Environment* 689: 709-715.
- Leza, M., Herrera, C., Picó, G., Morro, T., Colomar, V. 2021. Six years of controlling the invasive species *Vespa velutina* in a Mediterranean island: the promising results of an eradication plan. *Pest Management Science* 77(5): 2375-2384. doi:10.1002/ps.6264.
- López, S., González, M., Goldarazena, A. 2011. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae): first records in Iberian Peninsula. *EPPO Bulletin* 41: 439-441.
- Maciá, F.X., Menchetti, M., Corbella, C., Grajera, J., Vila, R. 2019. Exploitation of the invasive Asian Hornet *Vespa velutina* by the European Honey Buzzard *Pernis apivorus*. *Bird Study* 66(3): 425-429.
- Maggiora, R., Sacconi, M., Milanesio, D., Porporato, M. 2019. An innovative harmonic radar to track flying insects: The case of *Vespa velutina*. *Scientific Reports* 9(1): 1-10.
- Makino, S.I., Yamane, S. 1980. Heat production by the foundress of *Vespa simillima*, with description of its embryo nest (Hymenoptera: Vespidae). *Insecta Matsumurana. New series: Journal of the Faculty of Agriculture Hokkaido University, Series Entomology* 19: 89-101.
- Minoshima, Y.N., Yamane, S., Ueno, T. 2015. An invasive alien hornet, *Vespa velutina nigrithorax* du Buysson (Hymenoptera, Vespidae), found in Kitakyushu, Kyushu Island: a first record of the species from mainland Japan. *Japanese Journal of Systematic Entomology* 21(2): 259-261.
- Moller, H., Tilley, J.A.V., Thomas, B.W., Gaze, P.D. 1991. Effect of introduced social wasps on the standing crop of honeydew in New Zealand beech forests. *New Zealand Journal of Zoology* 18: 171-180.
- Moller, H. 1996. Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation* 78(12): 125-142.
- Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D. 2012. Chasing the queens of the alien predator of honeybees: A water drop in the invasiveness ocean. *Open Journal of Ecology* 2: 183-191.
- Monceau, K., Arca, M., Leprière, L., Mougél, F., Bonnard, O., Silvain, J.F. et al. 2013a. Native prey and invasive predator patterns of foraging activity: the case of the yellow-legged hornet predation at European honeybee hives. *PLoS One* 8(6): e66492.
- Monceau, K., Maher, N., Bonnard, O., Thiéry, D. 2013b. Predation pressure dynamics study of the recently introduced honeybee killer *Vespa velutina*: learning from the enemy. *Apidologie* 44(2): 209-221.
- Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D. 2014a. *Vespa velutina*: a new invasive predator of honeybees in Europe. *Journal of Pest Science* 87(1): 1-16.
- Monceau, K., Bonnard, O., Moreau, J., Thiéry, D. 2014b. Spatial distribution of *Vespa velutina* individuals hunting at domestic honeybee hives: heterogeneity at a local scale. *Insect Science* 21(6): 765-774.
- Monceau, K., Maher, N., Bonnard, O., Thiéry, D. 2015a. Evaluation of competition between a native and an invasive hornet species: do seasonal phenologies overlap? *Bulletin of Entomological Research* 105(4): 462.
- Monceau, K., Moreau, J., Poidatz, J., Bonnard, O., Thiéry, D. 2015b. Behavioral syndrome in a native and an invasive hymenoptera species. *Insect Science* 22(4): 541-548.
- Monceau, K., Thiéry, D. 2017. *Vespa velutina* nest distribution at a local scale: An 8-year survey of the invasive honeybee predator. *Insect Science* 24(4): 663-674.
- Monceau, K., Tourat, A., Arca, M., Bonnard, O., Arnold, G., Thiéry, D. 2017. Daily and seasonal extranidal behaviour variations in the invasive yellow-legged hornet, *Vespa velutina* Lepeletier (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Behavior* 30(2): 220-230.
- Monceau, K., Arca, M., Leprière, L., Bonnard, O., Arnold, G., Thiéry, D. 2018. How *Apis mellifera* behaves with its invasive hornet predator *Vespa velutina*? *Journal of Insect Behavior* 31(1): 1-11.
- Monsalve, R. I., Gutiérrez, R., Hoof, I., Lombardero, M. 2020. Purification and molecular characterization of phospholipase, antigen 5 and hyaluronidases from the venom of the Asian hornet (*Vespa velutina*). *PloS one* 15(1): e0225672.
- Montero-Castaño, A., Calviño-Cancela, M., Rojas-Nossa, S., De la Rúa, P., Arbetman, M., Morales, C. L. 2018. Invasiones biológicas y pérdida de polinizadores. *Ecosistemas* 27(2): 42-51.
- Pérez-de-Heredia, I., Darrouzet, E., Goldarazena, A., Romón, P., Iturrondo-beitia, J.C. 2017. Differentiating between gynes and workers in the invasive hornet *Vespa velutina* (Hymenoptera, Vespidae) in Europe. *Journal of Hymenoptera Research* 60: 119.
- Perrard, A., Villemant, C., Carpenter, J.M., Baylac, M. 2012. Differences in caste dimorphism among three hornet species (Hymenoptera: Vespidae): forewing size, shape and allometry. *Journal of Evolutionary Biology* 25(7): 1389-1398.
- Poidatz, J., Bressac, C., Bonnard, O., Thiéry, D. 2018a. Delayed sexual maturity in males of *Vespa velutina*. *Insect Science* 25(4): 679-689.
- Poidatz, J., Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D. 2018b. Activity rhythm and action range of workers of the invasive hornet predator of honeybees *Vespa velutina*, measured by radio frequency identification tags. *Ecology and Evolution* 8(15): 7588-7598.

- Raveret, M. 2000. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. *Annual Review of Entomology* 45: 121-150.
- Rebollo, S., Rey-Benayas, J.M., Villar-Salvador, P., Pérez-Camacho, L., Castro, J., Molina-Morales, M., et al. 2019. Servicios de la avifauna (high-mobile link species) en mosaicos agroforestales: regeneración forestal y regulación de plagas. *Ecosistemas* 28(2): 32-41.
- Requier, F., Rome, Q., Chiron, G., Decante, D., Marion, S., Menard, M. et al. 2019. Predation of the invasive Asian hornet affects foraging activity and survival probability of honey bees in Western Europe. *Journal of Pest Science* 92(2): 567-578.
- Requier, F., Rome, Q., Villemant, C., Henry, M. 2020. A biodiversity-friendly method to mitigate the invasive Asian hornet's impact on European honey bees. *Journal of Pest Science* 93(1): 1-9.
- Ríos, M., Barrera-Medina, R., Contreras, J.M. 2020. Primer reporte del género *Vespa* Linnaeus (Hymenoptera: Vespidae: Vespinae) en Chile. *Revista Chilena de Entomología* 46(2): 237-242.
- Rojas-Nossa, S.V., Novoa, N., Serrano, A., Calviño-Cancela, M. 2018. Performance of baited traps used as control tools for the invasive hornet *Vespa velutina* and their impact on non-target insects. *Apidologie* 49(6): 872-885.
- Rojas-Nossa, S.V., Calviño-Cancela, M. 2020. The invasive hornet *Vespa velutina* affects pollination of a wild plant through changes in abundance and behaviour of floral visitors. *Biological Invasions* 22(8): 2609-2618.
- Rojas-Nossa, S.V., Álvarez, P., Calviño-Cancela, M., Garrido, J. 2020b. *Manual para a detección de niños da avespa asiática (Vespa velutina) mediante seguimiento visual*. Diputación de Pontevedra, Pontevedra, España.
- Rolea, C., Viejo, J.L. 2020. Datos ambientales preliminares del avispon asiático (*Vespa velutina* Lepeletier, 1836) (Hymenoptera, Vespidae) en Asturias, España. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 114: 5-21.
- Rome, Q., Muller, F.J., Touret-Alby, A., Darrouzet, E., Perrard, A., Villemant, C. 2015. Caste differentiation and seasonal changes in *Vespa velutina* (Hym.: Vespidae) colonies in its introduced range. *Journal of Applied Entomology* 139(10): 771-782.
- Rome, Q., Perrard, A., Muller, F., Fontaine, C., Quilès, A., Zuccon, D., Villemant, C. 2021. Not just honeybees: predatory habits of *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae) in France. *Annales de la Société Entomologique de France (NS)* 1-11.
- Rome, Q. - MNHN-INPN 2021. [consultado 29 enero 2021]. Disponible en: <http://frelonasiatique.mnhn.fr/>
- Roques, A., Rabitsch, W., Rasplus, J.Y., Lopez-Vaamonde, C., Nentwig, W., Kenis, M. 2009. Alien terrestrial invertebrates of Europe. En: *Handbook of Alien Species in Europe* pp. 63-79. Springer, Dordrecht, Alemania.
- Ruiz-Cristi, I., Berville, L., Darrouzet, E. 2020. Characterizing thermal tolerance in the invasive yellow-legged hornet (*Vespa velutina nigrithorax*): The first step toward a green control method. *PLoS one* 15(10): e0239742.
- Sánchez, I., Fajardo, M.C., Castro, M. 2019. Primeras citas del avispon oriental *Vespa orientalis* Linnaeus 1771 (Hymenoptera: Vespidae) para Andalucía (España). *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural* 13: 11-14.
- Sauvard, D., Imbault, V., Darrouzet, É. 2018. Flight capacities of yellow-legged hornet (*Vespa velutina nigrithorax*, Hymenoptera: Vespidae) workers from an invasive population in Europe. *PLoS one* 13(6): e0198597.
- Smit, J. 2017. Zoektocht naar de Aziatische hoornaar (*Vespa velutina nigrithorax*) in Nederland. *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 48: 1-10.
- Smith-Pardo, A.H., Carpenter, J.M., Kimsey, L. 2020. The diversity of hornets in the genus *Vespa* (Hymenoptera: Vespidae; Vespinae), their importance and interceptions in the United States. *Insect Systematics and Diversity* 4(3): 2.
- Spradbery, J.P. 1973. *Wasps: an account of the biology and natural history of social and solitary wasps*. University of Washington Press, Seattle, Estados Unidos de América.
- Takeuchi, T., Takahashi, R., Kiyoshi, T., Nakamura, M., Minoshima, Y.N., Takahashi, J. 2017. The origin and genetic diversity of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina* introduced in Japan. *Insectes Sociaux* 64(3): 313-320.
- Tautz, J. 2008. *The buzz about bees: biology of a superorganism*. Springer Verlag Berlin Heidelberg, Heidelberg, Alemania.
- Torrell, A. 2013. *Vespa asiática. Vespa velutina* var. *nigrithorax* Buysson. Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural. [consultado 29 marzo 2021]. Disponible en: https://ruralcat.gencat.cat/documents/20181/88184/vespa_velutina.pdf/d4c1294d-c04e-43f5-bf3a-970825d51255.
- Turchi, L., Derjard, B. 2018. Options for the biological and physical control of *Vespa velutina nigrithorax* (Hym.: Vespidae) in Europe: A review. *Journal of Applied Entomology* 142(6): 553-562.
- Ueno, T. 2015. Flower-visiting by the invasive hornet *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae). *International Journal of Chemical, Environmental & Biological Sciences* 3: 444-448.
- Villemant, C., Streito, J. C., Haxaire, J. 2006. Premier bilan de l'invasion de *Vespa velutina* Lepeletier en France (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 111(4): 535-538.
- Villemant, C., Muller, F., Haubois, S., Perrard, A., Darrouzet, E., Rome, Q. 2011. Bilan des travaux (MNHN et IRBI) sur l'invasion en France de *Vespa velutina*, le frelon asiatique prédateur d'abeilles. *Proceedings of the Journée Scientifique Apicole* 3-12.
- Wen, P., Cheng, Y.N., Dong, S.H., Wang, Z.W., Tan, K., Nieh, J.C. 2017. The sex pheromone of a globally invasive honey bee predator, the Asian eusocial hornet, *Vespa velutina*. *Scientific Reports* 7(1): 1-11.
- Yamasaki, K., Takahashi, R., Harada, R., Matsuo, Y., Nakamura, M., Takahashi, J.I. 2019. Reproductive interference by alien hornet *Vespa velutina* threatens the native populations of *Vespa simillima* in Japan. *The Science of Nature* 106(5): 1-5.