

UCH-FC
B. Ambiental
E797
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE PREGRADO

Efecto de *Bombus terrestris* sobre el servicio de polinizadores nativos en *Mimulus luteus*

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con mención en Medio Ambiente

Gabriel Esterio Cáceres

Director de Seminario de Título: Dr. Rodrigo Medel

Diciembre 2011
Santiago - Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por el Sr. Gabriel Esterio Cáceres

“Efecto de *Bombus terrestris* sobre el servicio de polinizadores nativos en *Mimulus luteus*”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con mención en Medio Ambiente.

Dr. Rodrigo Medel
Director Seminario de Título

Comisión de Evaluación

Dr. Ramiro Bustamante
Presidente Comisión



Dra. M^a Fernanda Pérez T.
Evaluador

DR. ALEXANDRA GONZALEZ

Santiago de Chile, 29 Diciembre 2011



Nací en Yervas Buenas, un pequeño pueblo de la Provincia de Linares en la Séptima Región del Maule, donde pasé casi toda mi infancia junto a mi familia, a la que aún visito constantemente.

Vine a Santiago hace ya un buen tiempo a continuar mis estudios y posteriormente ingresé a la Universidad de Chile, el que ha sido un paso de gran importancia en mi vida ya que aquí he encontrado amigos, compañías y experiencias de las que difícilmente me podré separar.

Hace tres años ingresé al Laboratorio de Ecología Evolutiva de la Facultad de Ciencias, en el cual he desarrollado mis intereses y he logrado un especial apego al estudio de las estructuras naturales y sus interrelaciones, cosa que siempre ha sido de particular interés para mí. Actualmente continúo y amplío esta investigación a través de mis estudios de magíster en el mismo laboratorio.

AGRADECIMIENTOS

Los Agradecimientos están dirigidos a las personas que me ayudaron a concretar esta investigación. Agradezco a mi director de Seminario de Título Dr. Rodrigo Medel por su apoyo, guía, sugerencias y confianza en la realización de este trabajo.

A mis revisores Dr. Ramiro Bustamante y Dra. M^a Fernanda Pérez por sus comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo.

A Don Fernando Quiroga por su compañía y apoyo en terreno.

A todos los integrantes del Laboratorio de Ecología Evolutiva por sus aportes y comentarios muy necesarios y en especial a Roxana, Patricia, Alina, Cata y Maureen por su ayuda en terreno y en el desarrollo este trabajo.

A mis padres, mi familia y mis amigos por su cariño, comprensión y constante apoyo.



ÍNDICE



ÍNDICE DE CONTENIDOS.....	iii
ÍNDICE DE TABLAS.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	viii
INTRODUCCIÓN.....	1
Objetivos generales y específicos.....	4
MATERIALES Y MÉTODOS.....	5
Sitio de estudio e historia natural.....	5
Procedimiento de campo.....	6
Procedimiento de laboratorio.....	7
Tasa de visita y eficiencias.....	7
Análisis estadístico.....	8
RESULTADOS.....	10
Descripción de especies y tasas de visita por años.....	10
Comparación ensamble de polinizadores entre años.....	11
Cargas de polen.....	12
Efecto sobre tasas de visita.....	13
Efecto sobre la contribución específica.....	14
Efecto sobre la eficiencia de los polinizadores.....	16
DISCUSIÓN.....	18

CONCLUSIONES.....	23
BIBLIOGRAFÍA.....	24

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1.	Resumen de periodos de observación en el sitio de estudio.	6
TABLA 2.	Tasa de visita de los polinizadores (Error Estándar). La tasa de visita se presenta para cada especie para los tres años de observación, los valores con guión indican ausencia del polinizador. La tasa de visita es expresada como visitas por flor h ⁻¹ y multiplicada por 100.	11
TABLA 3.	Índices de diversidad del ensamble para cada año, Riqueza (R), Hulbert (PIE) y Shannon-Wiener (H'), N representa el número de visitas totales.	11
TABLA 4.	Análisis de rarefacción mediante comparación entre años para la obtención del valor Z de la curva normal de frecuencias para los índices de Hulbert (PIE) y Shannon-Wiener (H').	12
TABLA 5.	Promedio de cargas de polen de <i>M. luteus</i> por especie. Se indica el error estándar (EE). N ejemplares es el número de individuos analizados.	13
TABLA 6.	Diferencias en tasas de visita para los tres años para las especies residentes. Se muestra los resultados de un análisis Kruskal-Wallis con aproximación por chi-cuadrado (χ^2), los grados de libertad (<i>gl</i>) y los valores de significancia (<i>P</i>).	13
TABLA 7.	ANOVA de dos vías. Diferencias en la eficiencia para los polinizadores residentes de acuerdo al año, a la especie, y a la interacción entre ambos factores. Se muestran los grados de libertad (<i>gl</i>), cuadrados medios (<i>CM</i>), valores de <i>F</i> y valores de significancia (<i>P</i>).	16
TABLA 8.	Eficiencias de las especies en los años 2006, 2010 y 2011. Letras distintas indican diferencias significativas con prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). Prueba de Tukey realizada solo para especies residentes.	17

ÍNDICE DE FIGURAS

- FIGURA 1. Importancia relativa de los polinizadores expresada como porcentaje (%) de contribución de cada especie al servicio total de polinización de *Mimulus luteus* durante los años 2006, 2010 y 2011 15

RESUMEN

La especies exóticas introducidas en los ecosistemas representan una gran amenaza para la biodiversidad, perturban las poblaciones locales mediante la usurpación de interacciones, dejándolas sujetas a nuevas dinámicas ecológicas y evolutivas. Las especies exóticas polinizadoras introducidas causan una serie de efectos directos e indirectos sobre los polinizadores nativos, los cuales incluyen competición por recursos florales y sitios de anidamiento, transmisión de patógenos y potenciales cruzamientos entre congéneres causando hibridación, además, pueden causar cambios en la estructura de la comunidad de plantas nativas, debido a preferencias y conductas de forrajeo distintas a las de los nativos. En esta tesis se busca evaluar el efecto de la introducción del abejorro *Bombus terrestris* sobre el servicio de diversos polinizadores nativos sobre la herbácea *Mimulus luteus* en tres años de estudio en el sector precordillerano de Juncal en Portillo, V Región. La dinámica del sistema permitió contar con dos años sin *B. terrestris* (2006 y 2011) y un año con una alta presencia de la especie (2010). Los resultados muestran que cuando *B. terrestris* esta presente, se transforma en un eficiente visitante de *M. luteus*, presentando las mayores cargas de polen de todas las abejas analizadas y su contribución específica es la mayor de todo el ensamble de polinizadores. A pesar de ello, y contrario a lo esperado, ninguna de las especies residentes disminuyó su eficiencia en su presencia. Por el contrario, algunas especies como *Centris nigerrima* aumentaron su eficiencia. Los resultados de este estudio rechazan la idea que *B. terrestris* es un visitante que desplaza los polinizadores nativos en el sector.

ABSTRACT

Exotic species represent a strong threat for biodiversity. The introduction of exotic species may disturb plant-pollinator communities through usurpation of interactions. Introduced exotic pollinators may cause several direct and indirect effects on native pollinators, including competition for floral resources and nesting sites, transmission of pathogens and diseases. In addition, invasive pollinators may modify the structure of plant-pollinator communities by introducing new patterns of floral preference and foraging behavior to local communities. The aim of this thesis is to evaluate the effect of the bumblebee *Bombus terrestris* on the pollination service of native pollinators on the herb *Mimulus luteus* in a three-year study. The study was performed in a high altitude locality, near to Portillo, V Region of Chile. The absence of *B. terrestris* in the study site during the summer seasons of 2006 and 2011 and its presence in 2010, permitted a natural assessment of its impact on native pollinators. Results revealed that *B. terrestris* is an efficient pollinator of *M. luteus*. The species presents high pollen loads relative to native pollinators and did not reduce the visitation rate of native pollinators. No resident species reduced its efficiency in the presence of *B. terrestris*. On the contrary, the efficiency of some species such as *Centris nigerrima* even increased in the presence of the invasive pollinator. Results of this study reject the idea that *B. terrestris* is a visitor that impact negatively on the native pollinator assemblage in the study site.

INTRODUCCIÓN

La introducción de especies exóticas en los ecosistemas ha sido descrita como una gran amenaza para la biodiversidad (Sala *et al.* 2000, Courchamp *et al.* 2003), pudiendo afectar de múltiples maneras a las especies nativas de polinizadores y plantas, así interrumpiendo las interacciones mutualistas planta-animal presentes en los ecosistemas (Traveset y Richardson 2006). Este proceso involucra la usurpación de interacciones provocando una disminución de la conectividad entre las especies nativas, dejándolas sujetas a nuevas dinámicas ecológicas y evolutivas (Aizen *et al.* 2008).

La introducción de especies exóticas polinizadoras en los sistemas ecológicos puede generar una serie de efectos directos e indirectos sobre los polinizadores nativos, los cuales incluyen competencia por recursos florales y sitios de anidamiento, transmisión de patógenos y riesgo de potencial hibridación con especies nativas por cruzamientos entre congéneres (Goulson 2003, Morales 2007, Stout 2009). Además de los efectos antes descritos, la introducción de polinizadores exóticos puede causar cambios en la estructura de la comunidad de plantas nativas, lo que podría impactar indirectamente los polinizadores nativos (Stout 2009). Este efecto sobre la comunidad local puede ser producido tanto por la preferencia de los polinizadores introducidos por plantas no nativas (Hingston 2006), como por el hecho que los polinizadores exóticos pueden ser menos eficientes sobre plantas nativas debido a desajustes morfológicos (Goulson 2003, Montalva *et al.* 2008). La frecuencia de visitas de polinizadores nativos sobre plantas nativas puede también disminuir debido a conductas particulares de las especies invasoras en la obtención de recursos (e.g., robo de nectar, Dohzono 2010), el

cual genera daños en la estructura de la flor tornándola menos atractiva a los polinizadores nativos.

Debido a su amplia distribución y alta adaptabilidad a condiciones artificiales, las colonias de *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) han sido ampliamente comercializadas como polinizadores (Dohzono 2010). Las colonias son utilizadas en invernaderos desde los cuales suelen escapar a los ambientes nativos (Inari *et al.* 2005). La especie es una invasora muy eficiente con una alta capacidad de establecerse y desplazar competitivamente a los polinizadores locales (Ings *et al.* 2005, 2006). Por ejemplo, la especie se ha naturalizado exitosamente en Nueva Zelanda (introducida en 1885), Israel (introducida en 1960), Japón (introducida en 1991) y Tasmania (introducida en 1992) (Inoue 2008, Dohzono 2010). En los ecosistemas donde la especie ha sido introducida ha llegado a ser un factor importante responsable de la disminución de abejas nativas (Williams 2009). En Japón, la introducción de esta especie ha generado desplazamientos de abejorros nativos, originando la extinción local de algunas poblaciones, siendo la competencia por los sitios de anidamiento el principal mecanismo de desplazamiento, mas que la competencia por el recurso floral (Inoue *et al.* 2008). Para Tasmania, se ha establecido que *B. terrestris* posee el potencial de generar un gran impacto en el ecosistema debido a la diversidad de plantas nativas que visita y a la amplia sobreposición de recursos de forrajeo con muchos polinizadores locales. Además, la especie introducida visita flores que no eran visitadas por las abejas previamente introducidas, aumentando aún mas su potencial de impacto (Hingston y McQuillan 1998). Este mismo potencial de impacto fue descrito para Israel, donde se encontró que *B. terrestris* ha aumentado progresivamente su presencia asociada a una

disminución de las abejas melíferas y varias especies de abejas solitarias (Dafni y Shmida 1996). Como muestra de la alta capacidad de adaptación a los ecosistemas donde ha sido introducida, se ha encontrado que *B. terrestris* se expande a una velocidad de 25 km por año bajo un amplio rango de condiciones ambientales en Tasmania (Hingston *et al.* 2002).

En Chile se han introducido históricamente una serie de abejas con el fin de suplir las necesidades de polinización de cultivos. Algunas de ellas son *Apis mellifera*, *Megachile rotundata*, *Bombus impatiens* de reciente introducción (Ruz 2002) y *Bombus ruderatus*, este último introducido en 1982 (Arretz 1986, Rebolledo *et al.* 2004) con un rápido establecimiento y expansión (Ruz 2002). El éxito de esta última especie fue tal, que en poco tiempo cruzó la cordillera siendo encontrada en Argentina en 1993 (Roig-Alsina y Aizen 1996). Actualmente *B. ruderatus* presenta una amplia distribución encontrándose en una gran variedad de ambientes, lo cual supone una gran plasticidad y adaptabilidad a diversos ambientes (Morales 2007) pudiendo incluso llegar a superar a los polinizadores nativos debido a su gran abundancia y frecuencias de visita (Madjidian *et al.* 2008). La introducción del abejorro *Bombus terrestris* a Chile se produjo mediante importaciones comerciales desde Israel y Bélgica autorizadas por el Servicio Agrícola y Ganadero (SAG) en 1998 de acuerdo al “Código de conducta para la importación y liberación al medio ambiente de agentes de control biológico” (FAO). Las colonias de *B. terrestris* fueron distribuidas en diferentes localidades desde el norte a la zona central de Chile, y fueron verificados sus buenos resultados como polinizadores en distintas variedades de tomates en invernaderos en Quillota, V Región (Ruz 2002). También fueron utilizados en estudios de servicios de polinización sobre paltos en el sector de

Quillota (Fried 1999).

La consecuencias de la introducción de *B. terrestris* sobre los abejorros nativos son aún desconocidas. Sin embargo, algunos trabajos han indicado que *Bombus terrestris* presenta una velocidad de forrajeo por flor mayor que *Bombus dahlbomii* y otras abejas nativas (Ruz y Herrera 2001), lo que sugiere que podría existir un efecto negativo de *B. terrestris* sobre las especie nativas en el caso que existiese una sobreposición de recursos. Actualmente existe una gran expansión de colonias en estado silvestres de *B. terrestris* en Chile, desde la IV Región a la X Región y desde el nivel del mar hasta los 3.400 m de altitud (Montalva *et al.* 2008). A pesar de la creciente expansión del área invadida por *B. terrestris*, la evidencia sobre su impacto ecológico todavía es escasa, fragmentada y preliminar con lo cual se hace necesario la evaluación rigurosa de su impacto sobre especies nativas de polinizadores y plantas (Morales 2007).

El objetivo general de esta tesis es evaluar el efecto de la introducción del abejorro *Bombus terrestris* en el servicio de diversos polinizadores nativos sobre la herbácea *Mimulus luteus* en tres años de estudio en una localidad precordillerana. La dinámica del sistema permitió contar con dos años sin *B. terrestris* (2006 y 2011) y un año con una alta presencia de la especie (2010).

Como objetivos específicos del trabajo se examinó: 1) la tasa de visita de las especies sobre el parche de flores de la herbácea *Mimulus luteus* en cada año, 2) la especie que presenta un mayor transporte de polen promedio de *Mimulus luteus*, 3) la eficiencia de los polinizadores nativos de *Mimulus luteus* en el transporte de polen. Sobre la base de los resultados anteriores, se contrasta 4) la eficiencia en el transporte de polen de los polinizadores nativos de *M. luteus* en presencia y ausencia de *B. terrestris*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio e historia natural

El estudio de campo fue realizado en el sector de Juncal en Portillo, V Región (32°51'S, 70°08'O, 2398 m.s.n.m.), ubicado a pocos kilómetros del complejo fronterizo Los Libertadores. El sitio corresponde a una zona altoandina con presencia de nevadas invernales que cubren completamente el sector.

La toma de datos y observaciones se desarrollaron sobre parches de *Mimulus luteus*, una herbácea perenne autocompatible que crece en zonas húmedas a través de Chile desde el nivel del mar hasta una elevación de 3650 m y entre los 29°S y 45°S (von Bohlen 1995). Esta herbácea posee flores hermafroditas de corola amarilla de cinco pétalos lobulados y presenta una mancha roja como guía de néctar en el lóbulo inferior (Medel *et al.* 2003, Pohl *et al.* 2006). En el sitio de estudio existe una amplia gama de variaciones en la forma y posición de la guía de néctar en la flor, desde una casi total ausencia hasta presencia de la mancha roja en los cinco lóbulos. Antecedentes previos indican que la corola de *M. luteus* no refleja en el espectro UV (Botto-Mahan *et al.* 2004).

Otras especies presentes en el sitio de estudio incluyen a *Brassica campestris*, *Verbascum thapsus*, *Taraxacum officinale*, *Junellia scoparia*, *Lathyrus subandinus*, *Senecio glaber* y *Chuquiraga oppositifolia* como las más abundantes.

Procedimiento de campo

Con el fin de estimar la variación de visitas de polinizadores entre los años se cuantificó su tasa de visita sobre parches de *M. luteus* en el mismo sector entre el 11 de Enero - 1 de Febrero del año 2006, 5 Febrero - 24 de Febrero del año 2010, y 22 Enero - 30 de Enero del año 2011.

La toma de datos correspondiente a las visitas del año 2006 se extendió durante un poco más de 47 horas (2821 min) con períodos variables de tiempo entre las 06:00 hrs y las 21:00 hrs. Para el año 2010 la observación de visitas se extendió durante 157 horas (9420 min) con periodos de 30 min de manera continua principalmente entre las 8:30 hrs y las 20:00 hrs. Finalmente para el año 2011 se acumularon 78 horas de observación (4665 min) con observaciones principalmente entre las 8:00 hrs y las 12:30 hrs, período correspondiente a las horas de mayor actividad de polinizadores (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de periodos de observación en el sitio de estudio.

Año	Observaciones			
	Fecha inicio	Fecha término	Horas	Horario
2006	11 - enero	1 - febrero	47	06:00-21:00 hrs
2010	5 - febrero	24 - febrero	157	08:30-20:00 hrs
2011	22 - enero	30 - enero	78	08:00-12:30 hrs

Con el propósito de estimar la cantidad de granos de polen de *M. luteus* transportados por las distintas especies de polinizadores, durante el año 2010 se procedió a capturar una muestra de los polinizadores presentes en el sitio. Los ejemplares fueron conservados en alcohol 70% para posteriormente ser analizados en el laboratorio. Asimismo, se recolectaron muestras de anteras de flores de *M. luteus* y de las especies

acompañantes en el parche para el reconocimiento de polen de cada especie presente en el cuerpo de los insectos recolectados.

Procedimiento de laboratorio

A los insectos recolectados se les removió el tercer par de patas, puesto que el polen presente en estas extremidades usualmente no participa en el proceso de polinización. Cada individuo recolectado fue colocado en un tubo Eppendorf con 1 ml de alcohol al 70%. Una vez en el laboratorio, se agitó el tubo por 1 min en un vortex para remover el polen del cuerpo del insecto. Posteriormente, se retiró el insecto del tubo dejando solamente el polen desprendido en el tubo.

Antes de contabilizar el polen, se agregó azul de metileno a cada tubo como tinción, agitándose nuevamente el tubo por un minuto para homogeneizar y extraer una muestra representativa de la suspensión. Posteriormente, se tomaron tres submuestras de 10 µl de cada tubo, contabilizándose visualmente el polen de *M. luteus* presente mediante un microscopio óptico. Por último, la cantidad de polen promedio de *M. luteus* registrada se extrapolaron para la muestra total de 1 ml (Hingston 2006).

Tasas de visita y eficiencia

La tasa de visita es entendida como la cantidad de visitas o contactos que un polinizador efectúa sobre una flor en un período de tiempo. La tasa de visita se expresa como,

$$\text{Tasa Visita} = \text{N}^{\circ}\text{contactos}/(\text{Tiempo} * \text{N}^{\circ}\text{ flores})$$

La eficiencia del transporte de polen para cada una de la especies nos da la posibilidad

de comparar la importancia relativa de los polinizadores dentro del parche de *M. luteus*. Esto fue determinado a partir del valor resultante de la multiplicación entre la tasa de visita promedio de cada especie polinizadora para cada año por la cantidad de granos de polen promedio de *M. luteus* transportado por la especie. Aunque la cantidad de polen transportada por las especies se calculó solamente para los individuos capturados durante el año 2010, el valor se considera constante para los tres años debido a que se trata de una característica morfodependiente de cada especie. La eficiencia de cada polinizador es representada como,

$$\text{Eficiencia} = \text{Tasa Visita} * \text{Número de granos de polen transportados}$$

Análisis Estadístico

Para estimar la diversidad de especies de polinizadores en cada año se determinaron los valores del índice de Hulbert's (PIE) y el índice de Shannon-Wiener (H') mediante el programa EcoSim, versión 7.0. La comparación del ensamble de polinizadores entre años se efectuó mediante un análisis de rarefacción entre pares de años, restringiendo el año con mayor intensidad de muestreo al menor. A partir de este análisis se obtiene el valor estadístico de la curva normal de frecuencias (Z) para las comparaciones pareadas.

Para determinar el efecto de *B. terrestris* sobre las tasas de visita de las especies nativas presentes en los tres años (*Centris nigerrima*, *Megachile semirufa* y *Megachile sauleyi*), se realizó la prueba estadística de Kruskal-Wallis, la cual no presupone normalidad en los datos. Se excluyeron del análisis las especies que no fueron encontradas en cada uno de los tres años analizados. Para determinar el efecto de *B.*

terrestris sobre la eficiencia de los polinizadores residentes de *M. luteus* y de esta manera poder determinar si existen diferencias por especie entre años, diferencias globales entre años y diferencias globales entre especies, se realizó un ANOVA de dos vías con prueba *a posteriori* de Tukey. Para corroborar la robustez de este análisis aún con distribuciones no paramétricas de datos de eficiencias, se implementó un análisis mediante un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución de Poisson. Los resultados de este análisis no difirieron de los observados mediante ANOVA. Por lo tanto, solo se muestran los resultados del ANOVA de dos vías.

RESULTADOS

1. Descripción de especies y tasas de visita por años

El total de las especies visitantes encontradas en los tres años de observación en el sitio de estudio corresponden a *Bombus dahlbomii*, *Bombus terrestris*, *Centris chilensis*, *Centris nigerrima*, *Megachile semirufa* y *Megachile saulcyi*. De estas, solo tres fueron repetidamente encontradas en los tres años de muestreo en el sitio, las que corresponden a las abejas nativas *Centris nigerrima*, *Megachile saulcyi* y *Megachile semirufa*, las que por estar presentes en los tres años de muestreo, serán reconocidas como especies residentes del lugar.

Centris nigerrima fue la especie que efectuó la mayor tasa de visita para los años 2006 y 2010. Sin embargo, el año 2011 *C. nigerrima* fue desplazado de esa posición por *Megachile saulcyi*, el cual se presentó como el visitante más frecuente (Tabla 2). Respecto a la diversidad de especies, el año 2010 se detectó un mayor número de especies visitantes, ingresando al ensamble de polinizadores las especies *Bombus terrestris*, *Bombus dahlbomii* y *Centris chilensis*, ninguna de ellas detectadas en los años 2006 y 2011, solo *C. chilensis* se volvió a encontrar el 2011. Es posible constatar que cuando están presentes, ambas especies de *Bombus* suelen presentar tasas de visita más altas que cualquiera de las otras tres especies observadas en los tres años siendo superadas únicamente por *Centris nigerrima*, especie que el año 2010 presentó la tasa de visita más alta de los tres años para todas las especies (Tabla 2).

Tabla 2. Tasa de visita de los polinizadores (EE). La tasa de visita se presenta para cada especie para los tres años de observación, los valores con guión indican ausencia del polinizador. La tasa de visita es expresada como visitas por flor h⁻¹ y multiplicada por 100.

Especie	2006	2010	2011
	Tasa visita (EE)	Tasa visita (EE)	Tasa visita (EE)
<i>Bombus dahlbomii</i>	-	0,652 (0,132)	-
<i>Bombus terrestris</i>	-	0,987 (0,267)	-
<i>Centris chilensis</i>	-	0,121 (0,04)	0,055 (0,024)
<i>Centris nigerrima</i>	0,842 (0,434)	1,179 (0,236)	0,249 (0,065)
<i>Megachile saulcyi</i>	0,021 (0,012)	0,219 (0,04)	0,333 (0,057)
<i>Megachile semirufa</i>	0,195 (0,109)	0,296 (0,115)	0,137 (0,035)

2. Comparación de los ensambles de polinizadores entre años

Los mayores índices de diversidad correspondieron al año 2010, cuando se detectó una mayor riqueza de especies ($R = 6$), un mayor número de visitas de polinizadores sobre el parche de flores, y un índice de Shannon-Wiener ($H' = 1.53$) mayor a los otros dos años. La probabilidad de encuentro interespecífico fue también mayor en este año ($PIE = 0.75$) (Tabla 3).

Tabla 3. Índices de diversidad del ensamble para cada año, Riqueza (R), Hulbert (PIE) y Shannon-Wiener (H'), N representa el número de visitas totales.

Año	Índices diversidad especies			
	R	PIE	H'	N
2006	3	0,41	0,78	179
2010	6	0,75	1,53	1318
2011	4	0,66	1,17	317

El análisis de rarefacción realizado para los índices de diversidad de especies de Shannon-Wiener (H') y de Hulbert (PIE) arrojó diferencias altamente significativas entre los años, lo que significa que la estructura de los ensambles de polinizadores difirió de manera importante entre los años (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de rarefacción mediante comparación entre años para la obtención del valor Z de la curva normal de frecuencias para los índices de Hulbert (PIE) y Shannon-Wiener (H').

Años	Índice			
	PIE		H'	
	Z	P	Z	P
2006-2010	23,1	< 0,001	16,9	< 0,001
2006-2011	19,8	< 0,001	14	< 0,001
2010-2011	9,1	< 0,001	10,9	< 0,001

3. Cargas de polen

Las cargas de polen mostradas en la Tabla 5 representan la cantidad promedio de granos de polen transportados por cada especie recolectada y analizada para el año 2010. De acuerdo a los resultados, todas las especies transportan una gran cantidad de polen de *M. luteus* sobre sus cuerpos, siendo el abejorro introducido *B. terrestris* la especie que transporta mayor cantidad de granos en promedio, seguido por *C. nigerrima*, *C. chilensis*, *M. saulcyi*. Las especies menos importantes en el transporte de polen son el abejorro nativo *B. dahlbomii* y *M. semirufa*.

Es interesante verificar que *B. terrestris* transporta casi un 25% más de polen que *C. nigerrima* y mas del doble de polen que su especie congénérica *B. dahlbomii*.

Tabla 5. Promedio de cargas de polen de *M. luteus* por especie. Se indica el error estándar (EE). N ejemplares es el número de individuos analizados.

Especie	Polen (EE)	N ejemplares
<i>Bombus dahlbomii</i>	9502,41 (2084,69)	30
<i>Bombus terrestris</i>	22076,26 (3394,35)	22
<i>Centris chilensis</i>	15886,67 (6522,6)	5
<i>Centris nigerrima</i>	17165,16 (3627,14)	24
<i>Megachile saulcyi</i>	13133,33 (5772,87)	7
<i>Megachile semirufa</i>	8062,12 (3462,99)	11

4. Impacto de *Bombus terrestris* sobre la polinización por abejas nativas.

4a. Efecto sobre tasas de visitas

Al realizar un análisis estadístico de Kruskal-Wallis para las tres especies consideradas residentes, se observó que la tasa de visita de *C. nigerrima* fue significativamente más alta el año 2010, aún en presencia de *B. terrestris* (Tabla 2, Tabla 6) Para *M. saulcyi* se observó que la tasa fue significativamente mayor el año 2011 (Tabla 2, Tabla 6). En el caso de *M. semirufa* se observó una mayor tasa de visita el año 2010 (Tabla 2, Tabla 6).

Tabla 6. Diferencias en tasas de visita para los tres años para las especies residentes. Se muestra los resultados de un análisis Kruskal-Wallis con aproximación por chi-cuadrado (χ^2), los grados de libertad (*gl*) y los valores de significancia (*P*).

Especie	χ^2	<i>gl</i>	<i>P</i>
<i>Centris nigerrima</i>	26,18	2	< 0,0001
<i>Megachile saulcyi</i>	31,01	2	0,0057
<i>Megachile semirufa</i>	10,34	2	< 0,0001

4b. Efecto sobre la contribución específica

Se determinó la importancia relativa de los polinizadores en el proceso de polinización mediante las eficiencias obtenidas para cada especie por año. De esta forma, se encontró que el año 2006, en ausencia de *B. terrestris*, la especie que con mayor grado de participación en el servicio de polinización fue *Centris nigerrima* con casi un 89%. Ese mismo año, también participaron *Megachile semirufa* y *Megachile saulcyi* con porcentajes menores. Sin embargo, el año 2010, cuando se observó el ingreso de *B. terrestris*, *B. dahlbomii* y *C. chilensis*, la participación relativa de *C. nigerrima* disminuyó a un 36,5%, probablemente como consecuencia de un desplazamiento por *B. terrestris* en cuanto a la contribución específica. Los resultados del año 2011 indicaron que la participación de *C. nigerrima* se mantuvo similar al año 2010. Sin embargo, se observó un incremento significativo de la participación de *M. saulcyi* en el año 2011, siendo la especie más relevante en contribuir a la polinización ese año. Asimismo, se observó un aumento concomitante en la participación de *M. semirufa* y *C. chilensis*. Estos datos sugieren que la emergencia de *B. terrestris* no produjo mayor efecto sobre *B. dahlbomii*, ya que ambas especies aparecen y desaparecen del sitio de manera coordinada (Figura 1).

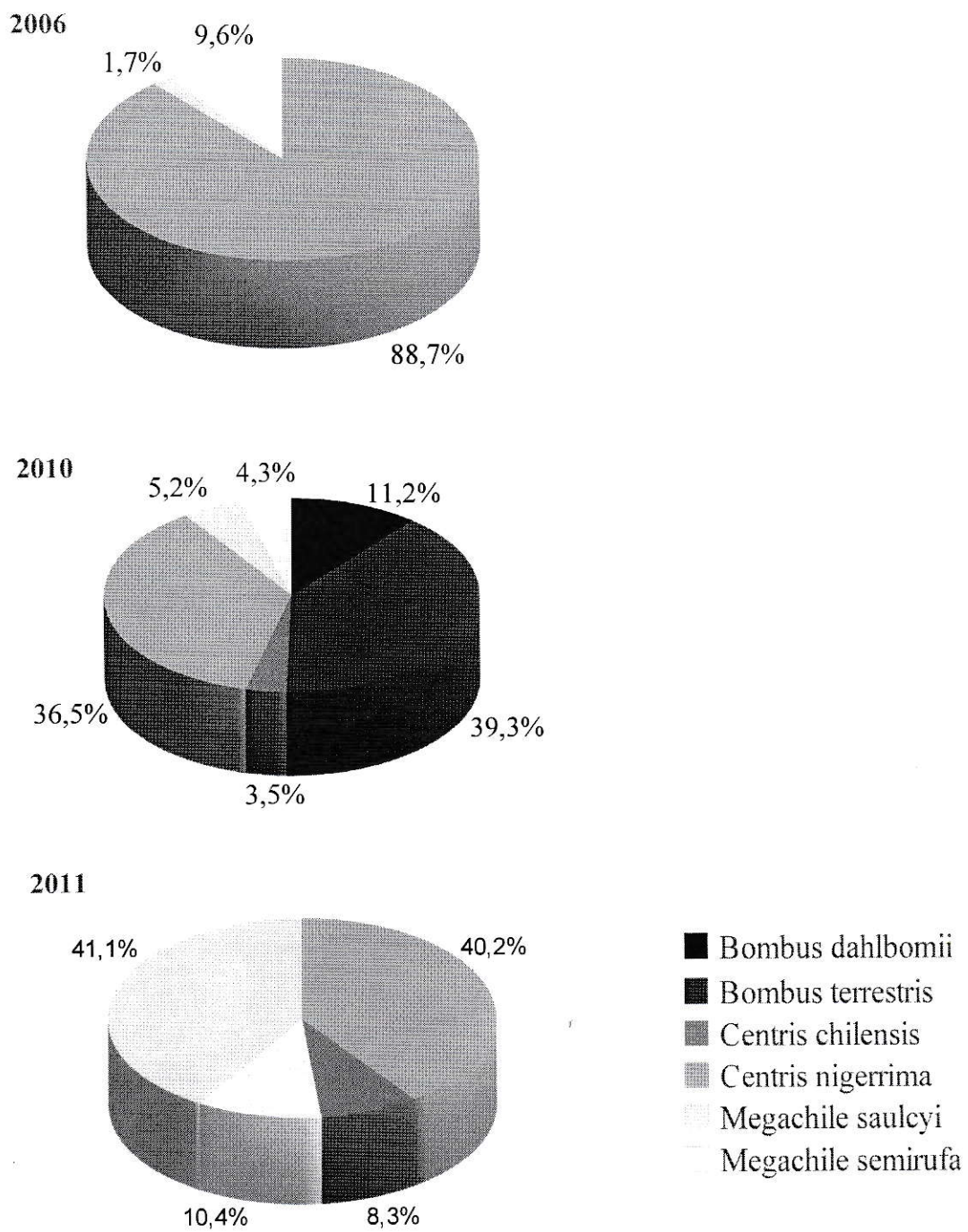


Figura 1. Importancia relativa de los polinizadores expresada como porcentaje (%) de contribución de cada especie al servicio total de polinización de *Mimulus luteus* durante los años 2006, 2010 y 2011.

4c. Efecto sobre la eficiencia de los polinizadores

La eficiencia de los polinizadores residentes difirió globalmente entre los años (Tabla 7). Tales diferencias están dadas, en parte, por la baja eficiencia global observada el año 2006, la cual difirió significativamente con los años 2010 y 2011 (prueba de Tukey, $P < 0.05$, Tabla 8). Se observaron también diferencias significativas en la eficiencia global de las especies (Tabla 7, Tabla 8), las cuales ocurrieron en gran parte por la alta eficiencia de *C. nigerrima* por sobre *M. saulcyi* y *M. semirufa* (prueba de Tukey, $P < 0.05$). El término de interacción en el ANOVA reveló además que las eficiencias de algunas especies difirieron entre años (Tabla 7). En particular se observó que ninguna de las especies disminuyó su eficiencia el año 2010 en presencia de *B. terrestris* (Tabla 8). Por el contrario, *C. nigerrima* aumentó significativamente su eficiencia aquel año (Prueba de Tukey, $P < 0.05$), difiriendo de lo observado en los años 2006 y 2011 (Tabla 8).

Tabla 7. ANOVA de dos vías. Diferencias en la eficiencia para los polinizadores residentes de acuerdo al año, a la especie, y a la interacción entre ambos factores. Se muestran los grados de libertad (*gl*), cuadrados medios (*CM*), valores de *F* y valores de significancia (*P*).

Fuente de variación	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Año	2	18,93	32,25	< 0,001
Especie	2	16,75	28,53	< 0,001
Año*Especie	4	4,17	7,11	< 0,001
Residual	291	0,59		

Tabla 8. Eficiencias de las especies en los años 2006, 2010 y 2011. Letras distintas indican diferencias significativas con prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). Prueba de Tukey realizada solo para especies residentes.

Especie	2006		2010		2011	
	Eficiencia	EE	Eficiencia	EE	Eficiencia	EE
<i>Bombus dahlbomii</i>	-	-	62,08	12,59	-	-
<i>Bombus terrestris</i>	-	-	218,16	59,03	-	-
<i>Centris chilensis</i>	-	-	19,32	6,33	8,8	3,89
<i>Centris nigerrima</i>	144,6 ^b	74,54	202,69 ^a	40,6	42,81 ^b	11,18
<i>Megachile saulcyi</i>	2,72 ^d	1,57	28,81 ^{bc}	7,1	43,78 ^b	7,44
<i>Megachile semirufa</i>	15,7 ^{cd}	8,79	23,89 ^{bc}	9,24	11,08 ^{bcd}	2,85

DISCUSIÓN

El objetivo principal de este trabajo consistió en evaluar el efecto de la especie introducida *Bombus terrestris* sobre el servicio de polinización de especies nativas sobre la herbácea *Mimulus luteus* en tres años distintos. Los resultados indican que gran parte del servicio de polinización en el sector estudiado, es efectuado por cinco abejas nativas, de las cuales sólo tres fueron registradas para los tres años. Es en este escenario donde aparece la especie alóctona *B. terrestris*, la que se integra como un sexto polinizador en uno de los años de investigación. La presencia de esta especie en el año 2010 permitió examinar la existencia de desplazamiento de abejas nativas, fenómeno documentado en otras latitudes (Inoue *et al.* 2008, Williams 2009). Los resultados obtenidos, sin embargo, revelaron no sólo ausencia de desplazamiento de las abejas nativas en presencia de la especie introducida, sino que la presencia de *B. terrestris* coincidió con un aumento en la actividad en algunas especies. Por ejemplo, los abejorros *B. terrestris* y *B. dahlbomii* aparecieron y desaparecieron en el sitio de manera coordinada durante los años de estudio. El ser fenómenos coocurrentes podría probablemente deberse a variación interanual en los mínimos de temperatura invernal de la zona y a requerimientos térmicos relativamente similares de las especies congénéricas.

Los resultados del análisis de rarefacción realizado sobre los índices de diversidad mostraron diferencias altamente significativas entre los ensambles de los años 2006-2010, 2006-2011 y 2010-2011. Esto se puede explicar, en parte, por la baja cantidad de visitas durante la temporada 2006 (N =179) y la baja cantidad de polinizadores encontrados en el ensamble (R = 3), lo cual se corrobora por el bajo índice

de Shannon-Wiener ($H' = 0.78$) y Hurlbert ($PIE = 0.41$). Lo mismo ocurre para el año 2011 con respecto al 2010, donde valores bajos de diversidad se observaron para el año 2011 ($H' = 1,17$, $PIE = 0,66$).

Debido a que se trabajó con las especies presentes de manera recurrente en los tres años de observación (*C. nigerrima*, *M. saulcyi* y *M. Semirufa*), el efecto de *B. terrestris* sobre *Centris chilensis* y *Bombus dahlbomii* es desconocido. Sin embargo, un análisis de contribución específica a la eficiencia del ensamble completo en cada año de observación, permite cuantificar la importancia de cada especie en términos porcentuales al servicio de polinización. Este análisis arroja un resultado interesante, ya que indica que cuando aparece *B. terrestris* el año 2010, la especie invasora pasa a ser la especie de mayor contribución dentro del ensamble, es decir, presenta la mayor eficiencia de todas las especies presentes aquel año. Este efecto se debe, en parte, a la alta cantidad de polen transportada por esta especie (Tabla 5) y a la alta frecuencia de visitas durante el mismo año (Tabla 2), resultados similares han sido encontrados en Japón, donde *Bombus terrestris* ha presentado una significativa mayor eficiencia de forrajeo que *Bombus ignitus* en términos de cargas de forrajeo obtenidas por unidad de tiempo, es decir, *B. terrestris* obtiene la misma cantidad de recursos en una menor cantidad de tiempo siendo además de menor tamaño, demostrando su alto potencial invasivo (Inoue *et al* 2010b) . Respecto a los efectos por especies entre años, se observó que durante el año 2010 *C. nigerrima* presentó una tasa de visita significativamente más alta que los otros dos años (Tabla 6). Una similar tendencia, aunque no significativa, se observó para *M. semirufa* (Tabla 6). Incluso *M. saulcyi*, especie que presentó una tasa de visita significativamente mayor el año 2011, aumentó su frecuencia de visitas el año 2010 respecto al 2006. Al

examinar globalmente la eficiencia por especies, se encuentra que es *C. nigerrima* la que presenta la máxima eficiencia entre las especies residentes debido a la alta cantidad de polen transportado y a su alta frecuencia de visitas. Es también notorio que las eficiencias de las especies difirieron entre años y llama la atención el hecho de que no se registraron bajos valores de eficiencias el año 2010. Por el contrario, resalta la alta eficiencia de *C. nigerrima* durante ese año, en presencia del invasor *B. terrestris*.

Globalmente, estos resultados indican que contrario a lo esperado inicialmente, la presencia de *B. terrestris* no redujo las tasas de visita, y con ello la eficiencia de los polinizadores nativos. Por el contrario, se observó un aumento en eficiencia paralelo a la llegada de *B. terrestris* al sitio de estudio. Aunque este trabajo no está diseñado para identificar la causas últimas de la invasión de *B. terrestris* al sitio de estudio, probablemente su aparición en el sitio y el aumento global paralelo en actividad del ensamble se pudo originar por condiciones ambientales favorables durante ese año. Es necesario hacer la salvedad y tener precaución en el enfoque de tipo correlacional del estudio, debido a que la actividad y aparición de las especies polinizadoras esta sujeta a diferentes condiciones o presiones ambientales, la relación causa-efecto de la aparición de *B. terrestris* sobre las otras especies polinizadoras nativas no es del todo clara debido a la complejidad de las interacciones naturales, el efecto de la especie invasora es de tipo particular y no es posible establecerlo como único factor.

Varios procesos ecológicos y evolutivos pueden modelar los efectos de una especie invasora sobre la biota receptora. Se ha descrito que como el tamaño poblacional de la especie invasora y los factores ambientales a menudo varían en el tiempo, los impactos del invasor pueden no ser evidentes inmediatamente al inicio de la invasión

(Strayer *et al.* 2006). En el proceso de invasión de especies exóticas a los ecosistemas, se plantea una secuencia de eventos: i) transporte, ii) introducción, iii) establecimiento, iv) propagación e v) impacto (Lockwood *et al.* 2007). El hecho que *B. terrestris* se encuentre de manera intermitente en el sitio de estudio, sugiere la posibilidad que el proceso de invasión al sitio se encuentre en una fase temprana, muy probablemente, en una etapa de establecimiento. Inoue (2009) describe un estado de invasión temprana en donde *B. terrestris* se encuentra en baja proporción en el censo por lo que se considera como recién llegado a la región, sin embargo visita mas frecuentemente flora nativa coincidiendo con la mayoría de los abejorros nativos. Si en el sector de Juncal, *B. terrestris* estuviese en una etapa de establecimiento, su aparición ocurriría solo cuando las condiciones ambientales le son favorables. Por el contrario, si las condiciones son desfavorables, como inviernos demasiado frios y cubiertos de nieve en el sitio de estudio, ocurrirían extinciones locales de las poblaciones las que recolonizarían los ambientes en años favorables. Algunos indicios de la forma de establecimiento de colonias de *B. terrestris* pueden ser encontrados en el estudio realizado por Inoue (2011), en el cual se muestra un incremento significativo en el tamaño corporal de las gynes durante cuatro años de seguimiento en un mismo sector, lo que sugiere una ventaja de sobrevivencia, ya que tamaños corporales mayores pueden disminuir la mortalidad en la hibernación, esto se ve ratificado por un incremento en la abundancia de reinas hibernando en el mismo sitio durante el mismo periodo de tiempo (Inoue *et al.* 2008). Resultados similares son encontrados en Matsumura *et al.* (2004) en donde un monitoreo permanente durante ocho años en un mismo sector da cuenta de un aumento sostenido en la presencia de *B. terrestris* en los ultimos años, especialmente en la presencia de

reinas. De esta manera, se podría esperar algo similar en el establecimiento de la colonia de *B. terrestris* en el sector de Juncal en Portillo a largo plazo, lo cual debe ser corroborado por un seguimiento.

Los efectos negativos de *B. terrestris* como especie invasora han sido descritos en otros ecosistemas. En Japón, se han observado extinciones locales de especies residentes al comprobarse la reducción de reinas de *Bombus hypocrita sapporoensis* y *Bombus diversus tersatus*, acompañado a su vez de un aumento de nidos de *B. terrestris*, lo que muestra competencia por los limitados sitios de anidamiento (Inoue *et al.* 2010a). Es probable que este proceso ya haya ocurrido en otras comunidades planta-polinizador del país donde *B. terrestris* ya se ha convertido en una especie naturalizada. De hecho, se ha indicado una disminución en las poblaciones *B. dahlbomii* en Chile central, aunque se desconoce si la presencia de *B. terrestris* es el agente causal (Montalva *et al.* 2008). En este trabajo se documenta que *B. terrestris* es un eficiente polinizador de *M.luteus*, y que no existen evidencias que su presencia desplaza los abejorros nativos. Es posible que el impacto negativo sobre los polinizadores nativos, si los hubiere, se manifieste en etapas más avanzadas del proceso invasivo, una vez que las colonias se hayan establecido definitivamente en el sitio de estudio.

CONCLUSIONES

Una de las principales conclusiones de este trabajo es que la mayor cantidad de visitas y polinización por insectos sobre el parche de flores de *Mimulus luteus* en el sitio de estudio ocurre por parte de un reducido grupo de seis abejas sociales y solitarias encontradas durante los tres años de observación: *Bombus terrestris*, *Bombus dahlbomii*, *Centris nigerrima*, *Centris chilensis*, *Megachile semirufa* y *Megachile saulcyi*. De éstas, todas son especies nativas salvo *B. terrestris* que es introducida. El ensamble de polinizadores varía entre un año y otro, presentando fenómenos de presencia/ausencia de visitantes dependiendo del año. Solo tres de las seis especies antes descritas están presentes los tres años, *C. nigerrima*, *M. semirufa* y *M. saulcyi*.

Los resultados revelaron diferencias globales en las eficiencias de los ensambles entre años, debido en parte, a una baja eficiencia global el año 2006.

Cuando *B. terrestris* está presente, se transforma en un importante visitante de *M. luteus*, presentando las mayores cargas de polen de todas las abejas analizadas. Su contribución específica es la mayor de todo el ensamble de polinizadores. A pesar de ello, y contrario a lo esperado, ninguna de las especies residentes disminuyó su eficiencia en su presencia. Por el contrario, algunas especies aumentaron su eficiencia. Como *B. terrestris* y *B. dahlbomii* se presentaron de manera coordinada entre los años, no habría evidencia suficiente para apoyar la idea de desplazamiento competitivo de la especie nativa por la alóctona. Los resultados de este estudio no sólo rechazan la idea que *B. terrestris* es un visitante que desplaza los polinizadores nativos, sino que además indican que cuando está presente, la especie invasora es un eficiente visitante de *M. luteus*.

BIBLIOGRAFÍA

Aizen, M.A., C.L. Morales & J.M. Morales. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology* 6: 396-403.

Arretz, P.V. & R.P. Macfarlane. 1986. The introduction of *Bombus ruderatus* to Chile for red clover pollination. *Bee World* 67: 15-22.

Botto-Mahan, C. N. Pohl & R. Medel. 2004. Nectar guide fluctuating asymmetry does not relate to female fitness in *Mimulus luteus*. *Plant Ecology* 174: 347-35.

Courchamp, F., J.-L. Chapuis & M. Pascal. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78: 347-383.

Dafni, A. & A. Shmida. 1996. The possible ecological implications of the invasion of *Bombus terrestris* (L.) (Apidae) at Mt Carmel, Israel. pp 84-199. *En*: Matheson A., Buchmann S.L., C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams (eds.). *The Conservation of Bees*. The Linnean Society of London and the International Bee Research Association, London.

Dohzono, I. & J. Yokoyama. 2010. Impacts of alien bees on native plant-pollinator relationships: A review with special emphasis on plant reproduction. *Applied Entomology and Zoology* 45: 37-47.

Fried P. 1999. Evaluación de la polinización y cuaja en palto (*Persea americana* Mill) mediante uso de *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) en la localidad de Quillota, Quinta Región. Memoria de título, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, 94 pp.

Goulson, D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 1-26.

Hingston A.B., y P.B. McQuillan. 1998. Does the recently introduced bumblebee *Bombus terrestris* (Apidae) threaten Australian ecosystems? *Australian Journal of Ecology* 23: 539-549.

Hingston A.B., J. Marsden-Smedley, D. Driscoll, S. Corbett, J. Fenton, R. Anderson, C. Plowman, F. Mowling, M. Jenkin, K. Matsui, K. Bonham, M. Ilowski, P. McQuillan, B. Yaxley, T. Reid, D. Storey, L. Poole, S. Mallick, N. Fitzgerald, J. Kirkpatrick, J. Febey, A. Harwood, K. Michaels, M. Russel, P. Black, L. Emmerson, M. Visoiu, J. Morgan, S. Breen, S. Gates, M. Bantich & J. Desmarchelier. 2002. Extent of invasion of Tasmanian native vegetation by the exotic bumblebee *Bombus terrestris* (Apoidea: Apidae). *Austral Ecology* 27: 162–172.

Hingston A.B. 2006. Is the introduced Bumblebee (*Bombus terrestris*) assisting the naturalization of *Agapanthux praecox* ssp. *orientalis* in Tasmania?. *Ecological Managment & Restoration* 7: 236-238.

Inari N., T. Nagamitsu, T. Kenta, K. Goka & T. Hiura. 2005. Spatial and temporal pattern of introduced *Bombus terrestris* abundance in Hokkaido, Japan, and its potential impact on native bumblebees. *Population Ecology* 47: 77-82.

Ings T.C., J. Schikora & L. Chittka, 2005. Bumblebees, humble pollinators or assiduous invaders? A population comparison of foraging performance in *Bombus terrestris*. *Oecologia* 144: 508-516.

Ings T.C., N.L. Ward & L. Chittka. 2006. Can commercially imported bumble bees out-compete their native conspecifics?. *Journal of Applied Ecology*, 43:940–948.

Inoue M., J. Yokoyama & I. Washitani. 2008. Displacement of Japanese native bumblebees by the recently introduced *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae) Journal of Insect Conservation 12: 135–146.

Inoue M., S. Ishikawa, T. Inoue & I. Washitani. 2009. Conservation ecological study of invasion of *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) into a preserved area of the Notsuke Peninsula of eastern Hokkaido, Japan. Applied Entomology and Zoology 44: 337-342.

Inoue M. & J. Yokoyama. 2010a. Competition for flower resources and nest sites between *Bombus terrestris* (L.) and Japanese native bumblebees. Applied Entomology and Zoology 45: 29-35.

Inoue M., T. Makino, J. Yokoyama & S. Sakai. 2010b. Is *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) a stronger competitor against native Japanese species? A comparison of foraging efficiency. Applied Entomology and Zoology 45: 71-75.

Inoue M. 2011. Size-dependent selection against small queens of the invasive bumblebee *Bombus terrestris* in Japan. Entomologia Experimentalis et Applicata 138: 65–70.

Lockwood J, M. Hoopes & M. Marchetti. 2007. Invasion Ecology. Blackwell Publishing Ltd: Massachussets, USA. 304 pp.

Madjidian J.A., C. Morales & H. Smith. 2008. Displacement of a native bumblebee: lower pollinator efficiency overcome by overwhelmingly higher visitation frequency. Oecologia 156: 835-845.

Matsumura Ch., J. Yokoyama & I. Washitani. 2004. Invasion Status and Potential Ecological Impacts of an Invasive Alien Bumblebee *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) Naturalized in Southern Hokkaido, Japan. *Global Environmental Research* 8: 51-66.

Medel, R., C. Botto-Mahan & M. Kalin-Arroyo. 2003. Pollinator-mediated selection on the nectar guide phenotype in the Andean monkey flower, *Mimulus luteus*. *Ecology* 84 : 1721-1732.

Montalva J., M.T.K. Arroyo & L. Ruz. 2008. *Bombus terrestris* Linnaeus (Hymenoptera: Apidae: Bombini) en Chile: causas y consecuencias de su introducción. *Revista Chagual* 6:13-20.

Morales C. 2007. Introducción de abejorros (*Bombus*) no nativos: causas, consecuencias ecológicas y perspectivas. *Ecología Austral* 17:51-65.

Pohl, N., G. Carvallo, C. Botto-Mahan, & R. Medel. 2006. Nonadditive effects of flower damage and hummingbird pollination on the fecundity of *Mimulus luteus*. *Oecologia* 149: 648-655.

Rebolledo R., H. Martinez, R. Palma, A. Aguilera & K. Klein. 2004. Actividad de visita de *Bombus dahlbomi* (Guérin) y *Bombus ruderatus* (F.) (Hymenoptera: Apidae) sobre Trébol Rósado (*Trifolium pratense* L.) en la IX Región de la La Araucanía, Chile. *Agricultura Técnica* 2004, 64: 245-250.

Roig-Alsina, A. & M.A. Aizen. 1996. *Bombus ruderatus* Fabricius, un nuevo *Bombus* para la Argentina (Hymenoptera: Apidae). *Physis*, 5: 49-50.

Ruz, L. & R. Herrera. 2001. Preliminary Observations on Foraging activities of *Bombus dahlbomii* and *Bombus terrestris* (Hym: Apidae) on native and non-native vegetation in Chile. *Acta Hortoculturae* 561: 165-169.

Ruz L. 2002. Bee Pollinators Introduced to Chile: a Review . IN: Kevan P & Imperatriz Fonseca VL (eds) - Pollinating Bees - The Conservation Link Between Agriculture and Nature - Ministry of Environment / Brasília. pp.155-167.

Sala, O.E., F.S. Chapin, J.J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L.F. Huenneke, R.B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D.M. Lodge, H.A. Mooney, M. Oesterheld, N.L. Poff, M.T. Sykes, B.H. Walker, M. Walker & D.H. Wall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.

Stout J.C. & C. Morales. 2009. Ecological impacts of invasive aliens species on bees. *Apidologie* 40: 388-409.

Strayer D.L., V.T. Eviner, J.M. Jeschke & M.L. Pace. 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 645-651.

Traveset A. & D.M. Richardson. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 208–216.

von Böhlen, C. 1995. El género *Mimulus* L. (Scrophulariaceae) en Chile. *Gayana Botanica* 52: 7–28.

Williams P.H. & J.L. Osborne. 2009. Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie* 40: 367-387.