




Invasión de *Vespa velutina* en la isla de Mallorca (Islas Baleares, España): un enfoque multidisciplinar para la gestión de esta especie exótica invasora

Cayetano Herrera¹ , José A. Jurado-Rivera² , Mar Leza^{1,*} 

(1) Departamento de Biología (Zoología), Universidad de las Islas Baleares, Cra. Valldemossa km 7.5, 07122, Palma, Illes Balears, España.

(2) Departamento de Biología (Genética), Universidad de las Islas Baleares, Cra. Valldemossa km 7.5, 07122, Palma, Illes Balears, España.

* Autora para correspondencia / Corresponding author: Mar Leza [mar.leza@uib.es]

> Recibido / Received: 25/04/2024 – Aceptado / Accepted: 17/08/2025

Cómo citar / How to cite: Herrera, C., Jurado-Rivera, J.A., Leza, M. 2025. Invasión de *Vespa velutina* en la isla de Mallorca (Islas Baleares, España): un enfoque multidisciplinar para la gestión de esta especie exótica invasora. *Ecosistemas* 34(3): 2939. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2939>

Invasión de *Vespa velutina* en la isla de Mallorca (Islas Baleares, España): un enfoque multidisciplinar para la gestión de esta especie exótica invasora

Resumen: La invasión de *Vespa velutina* plantea importantes impactos sobre la biodiversidad y la economía. Este artículo describe las estrategias implementadas en la isla de Mallorca para la detección, control y erradicación de esta especie invasora durante 9 años. El plan integró ciencia ciudadana y trapeo para la detección, localización y destrucción mecánica de nidos, y análisis genéticos y modelización ecológica para identificar el número de introducciones y las áreas de riesgo. Su detección y gestión tempranas permitieron su erradicación, convirtiéndose en el primer territorio europeo en erradicarla. Los individuos genotipados permitieron determinar que hubo dos entradas independientes en Mallorca, población que podría establecerse en el noroeste de la isla. Posteriormente, se estableció un sistema de detección temprana y respuesta rápida, incorporando una red de trapeo en áreas de alto riesgo. Los conocimientos obtenidos de este estudio pueden ayudar en futuras prácticas de gestión de *V. velutina* en contextos ecológicos similares.

Palabras clave: cambio global; conservación; ecosistemas acuáticos; estrés hídrico

Invasion of *Vespa velutina* in Mallorca Island (the Balearic Islands, Spain): a multidisciplinary approach for the management of this invasive alien species

Abstract: The invasion of *Vespa velutina* poses significant impacts on biodiversity and the economy. This article describes the strategies implemented on the island of Mallorca for the detection, control, and eradication of this invasive species over a nine-year period. The plan integrated citizen science and trapping for the detection, location, and mechanical destruction of nests, and genetic analysis and ecological modelling to identify the number of introductions and risk areas. Its early detection and management led to its eradication, making it the first European territory to eradicate it. Genotyped individuals determined that there were two independent introductions into Mallorca, populations that could establish themselves in the northwest of the island. Subsequently, an early detection and rapid response system was established, incorporating a trapping network in high-risk areas. The knowledge gained from this study may inform future management practices for *V. velutina* in similar ecological contexts.

Keywords: global change; conservation; water stress; aquatic ecosystems; hydric stress

Introducción

Las invasiones biológicas han experimentado un aumento sin precedentes a nivel mundial en las últimas décadas, impulsadas en gran medida por el cambio climático, el comercio internacional y la movilidad humana, lo que ha resultado en graves impactos ambientales y socioeconómicos (García-Díaz et al. 2015; Paini et al. 2016). Entre las especies exóticas invasoras (EEI), los insectos sociales presentan un potencial de invasión particularmente alto (Beggs et al. 2011), principalmente debido a su capacidad para establecer grandes colonias a partir de una sola fundadora y producir numerosas reinas futuras, lo que aumenta sus capacidades de dispersión. Los impactos ecológicos de las invasiones biológicas son sustanciales, especialmente en términos de pérdida de biodiversidad (Vilà et al. 2011) y alteraciones en el funcionamiento de los ecosistemas (Pejchar y Mooney 2009). Los entornos insulares suelen presentar ecosistemas con una menor diversidad de especies y redes ecológicas más simples, caracterizadas por menos niveles tróficos e interacciones ecológicas. Además, debido a su aislamiento geográfico, las especies endémicas pueden ser susceptibles a los impactos de las EEI (Traveset y Richardson 2006, 2014; Jackson y Sax 2010).

Se sabe que las EEI presentan nichos dinámicos, en lugar de estáticos (Broennimann et al. 2007). En consecuencia, predecir la distribución potencial de las especies invasoras es fundamental para priorizar esfuerzos, permitir una detección temprana e implementar medidas de control efectivas (Broennimann et al. 2007). Este tipo de enfoques predictivos son indispensables para establecer un plan de conservación integral (Peterson y Robins 2003).

Vespa velutina subsp. *nigrithorax* Buysson, 1905 es una EEI que fue introducida accidentalmente en Europa desde Asia. Originaria de las regiones tropicales y subtropicales del sudeste asiático, se registró por primera vez en el suroeste de Francia en 2004 (Haxaire et al. 2006) y desde entonces se ha extendido rápidamente por Europa (Laurino et al. 2020). Este insecto social tiene un ciclo de vida anual y haplodiploide (las hembras provienen de huevos fecundados, diploides, y los machos de huevos no fecundados, haploides) (Monceau et al. 2014). Se alimenta principalmente de abejas melíferas (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758), así como de otros polinizadores e insectos (Rojas-Nossa y Calviño-Cancela 2020; Rojas-Nossa et al. 2023; Pedersen et al. 2025). Un reciente estudio identificó aproximadamente 1500 taxones de presas mediante herramientas moleculares, principalmente himenópteros y dípteros, incluidos insectos polinizadores de cultivos europeos clave como *A. mellifera*, *Bombus terrestris* y *Bombus lapidarius*, y otros visitantes de flores (Pedersen et al. 2025). En consecuencia, su establecimiento genera una preocupación significativa debido a los posibles efectos negativos sobre los polinizadores y otros insectos, contribuyendo al declive de sus poblaciones (Beggs et al. 2011). Asimismo, la presencia de *V. velutina* puede provocar pérdidas económicas sustanciales debido a la muerte de colonias de abejas melíferas (Requier et al. 2019), la disminución de productos derivados de la apicultura (Requier et al. 2019), la reducción de la producción en cultivos agrícolas (Lueje et al. 2024; Nave et al. 2024), y a las tareas de gestión y control implementadas (Barbet-Massin et al. 2020). Aunque los ataques a humanos son raros (de Haro et al. 2010), pueden ocurrir cuando las colonias se establecen en áreas urbanas o cuando las personas se acercan inadvertidamente a los nidos en espacios naturales.

En el caso específico de la isla de Mallorca (Islas Baleares, España), *V. velutina* representa una amenaza grave, dado el ecosistema insular, las poblaciones vulnerables de abejas melíferas y la alta presencia de especies de insectos endémicos (Blondel et al. 2010; Traveset et al. 2019; Ikegami et al. 2020). En este contexto, resulta especialmente relevante considerar que, a escala europea, los esfuerzos dirigidos al control o erradicación de *V. velutina* incluyen diferentes métodos, como trampas para obreras y reinas, cebos envenenados y destrucción de nidos (Beggs et al. 2011; Monceau et al. 2014; Turchi y Derijard 2018). Sin embargo, la ausencia de una coordinación entre países ha impedido la estandarización de los protocolos de gestión de esta especie invasora. Además, la eficacia variable de los métodos aplicados ha contribuido a las dificultades actuales para su control en Europa.

Este trabajo constituye una revisión de síntesis basada en estudios previos sobre *V. velutina*, con un énfasis particular en el caso de la isla de Mallorca, que se considera un estudio de referencia. El objetivo principal es describir la estrategia de detección, control y erradicación de *V. velutina* en Mallorca durante 9 años. Para ello, se plantean los siguientes objetivos: (a) detallar las estrategias y metodologías empleadas en campo para la detección, control y erradicación de la especie, así como su eficacia; (b) describir los análisis realizados en laboratorio que complementan la estrategia de gestión, incluidos los análisis descriptivos de los nidos, genéticos y espaciales; y (c) detallar el sistema de detección temprana y respuesta rápida (DTRR) mediante trampeo, implementado como medida de post-erradicación.

Gestión en campo: estrategias de detección, control y erradicación de *Vespa velutina* en Mallorca

Se describen los pasos seguidos que pueden servir de ejemplo o plan de futuro para otras zonas en las que todavía no ha llegado esta especie o acaba de detectarse. El primer paso consiste en la detección inicial de la especie, seguido del establecimiento de un grupo de trabajo multidisciplinar y la toma de decisiones referentes a las metodologías a aplicar tanto en el campo como en el laboratorio.

En el caso concreto de la experiencia de Mallorca, un ejemplar de *V. velutina* fue enviado al laboratorio de Zoología de la Universidad de las Islas Baleares por un apicultor de Sóller (noroeste de Mallorca) a través del Museu Balear de Ciències Naturals en octubre de 2015. Tras la confirmación de la presencia del *V. velutina* se creó un grupo de trabajo multidisciplinar para coordinar aspectos esenciales, incluyendo: (1) evaluación de riesgos e impactos potenciales; (2) determinación de la extensión de la infestación; (3) evaluación de opciones de manejo; (4) comunicación con las partes interesadas y el público general; (5) toma de decisiones sobre estrategias de erradicación o contención; y (6) planificación detallada de los métodos. Este grupo incluyó expertos de la administración gubernamental (personal técnico y agentes ambientales), especialistas del departamento de control de fauna del COFIB (Consortio para la Recuperación de la Fauna de las Illes Balears), e investigadores de la Universidad de las Islas Baleares. Además, se involucró a los ayuntamientos locales y los apicultores, asegurando un enfoque integral y colaborativo para abordar la invasión de *V. velutina*. Una de las deficiencias más comunes en la gestión de EEI es la falta de consenso de las administraciones/departamentos involucrados sobre la decisión de ejecutar el plan de acción o la metodología a utilizar (Dana et al. 2019). Por ello, la conformación de un equipo de trabajo multidisciplinar especializado en la gestión de especies exóticas invasoras constituye un elemento clave y decisivo para garantizar una gestión eficaz de estas especies.

La estrategia de trabajo en campo se diseñó combinando diferentes métodos: (1) captura de reinas en primavera; (2) detección de obreras mediante trampas; (3) detección de obreras a través de programas de ciencia ciudadana; (4) localización de nidos mediante métodos de triangulación siguiendo obreras; y (5) destrucción de nidos utilizando métodos mecánicos (Leza et al. 2021).

Los métodos de detección incluyeron trampas y avisos de particulares mediante ciencia ciudadana (Fig. 1) (Leza et al. 2021). Tras cada alerta, personal capacitado confirmaba la especie mediante identificación morfológica, utilizando una clave de identificación para validar su presencia (Archer 2012).

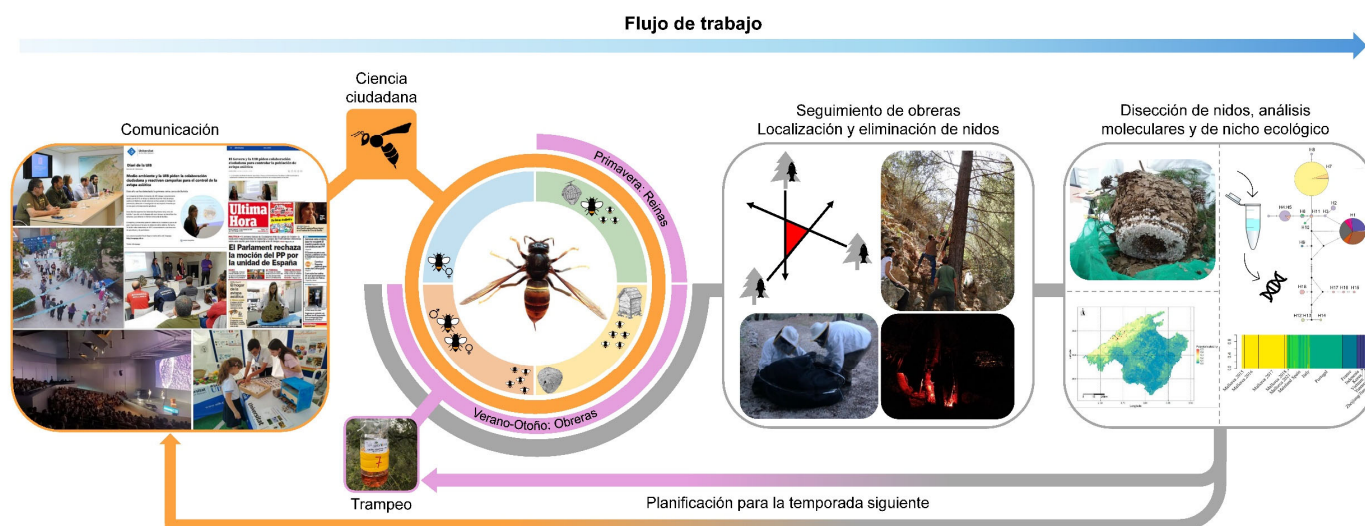


Figura 1. Flujo de trabajo que ilustra la estrategia de erradicación de *Vespa velutina* en la isla de Mallorca. El flujo de trabajo incluyó trampeo (captura de reinas en primavera y detección de adultos), comunicación y el uso de ciencia ciudadana para la detección, seguimiento de adultos mediante puntos de alimentación artificiales y localización de nidos mediante métodos de triangulación, destrucción de nidos mediante métodos mecánicos, y análisis posteriores.

Figure 1. Workflow illustrating the eradication strategy of *Vespa velutina* on the island of Mallorca. The workflow included trapping (spring trapping of queens and detection of adults), communication and the use of citizen science for detection, tracking adults using artificial feeding points and nest localization using triangulation methods, nest destruction using mechanical methods and subsequent analyses.

La detección de individuos en campo mediante trampeo puede dividirse en dos períodos clave: (1) primavera para la captura de reinas, y (2) verano-otoño para la captura de obreras. El primer año de detección (octubre de 2015), se realizó un muestreo intensivo de adultos en un radio de 35 km alrededor del foco inicial de la invasión. Los siguientes años (2016 – 2020), se instalaron trampas (hechas a mano, Fig. 1) en un área de 486 km². Concretamente, 72 trampas para obreras en 2016, 79 trampas para reinas y 250 trampas para obreras en 2017, 561 trampas para reinas y 582 trampas para obreras en 2018, 578 trampas para reinas y mismo número de trampas para obreras en 2019, y 283 trampas para reinas y mismo número de trampas para obreras en 2020. Se colocaban cada 300 m en puntos accesibles de zonas rurales, urbanas y boscosas, a alturas de 1.5 - 2 m y se revisaban quincenalmente. Las características del trampeo (trampeo de reinas u obreras, período, número y tipo de trampas, el área monitorizada y la densidad de trampas) pueden consultarse en (Leza et al. 2021). Durante la campaña de trampeo para la captura de reinas de 2017, todos los insectos capturados fueron almacenados para determinar las tasas de captura de insectos no objetivo (Tabla 1).

La implementación de esta estrategia de gestión intensiva permitió la captura de 25 reinas mediante trampas en primavera entre 2015 y 2018 (Leza et al. 2021). Por un lado, en 2017 el trampeo de reinas tuvo un rendimiento de 0.031 reinas por trampa por semana (0.086 a 0.356 si solo se tienen en cuenta las trampas positivas). Por otro lado, en 2018 tuvo un rendimiento de $2.36 \cdot 10^{-3}$ reinas por trampa por semana (0.002 a 0.012 únicamente en trampas positivas). Durante 2019 y 2020 no se capturaron reinas.

Muchos estudios han argumentado que el trampeo de reinas en primavera es controvertido o incluso ineficaz, ya que tiene un impacto mínimo en la reducción de las poblaciones de la especie invasora, representa riesgos para la entomofauna local y puede ser menos efectivo que la competencia natural entre las fundadoras en primavera (Monceau et al. 2012; Monceau y Thiéry 2016; Rojas-Nossa et al. 2018). Sin embargo, la experiencia en Mallorca difiere de la invasión en otras islas, como Islas del Canal (Reino Unido), donde los esfuerzos centrados en el trampeo de reinas y la localización y destrucción de nidos han conseguido reducir las poblaciones de *V. velutina*, aunque sin alcanzar la erradicación completa. En estas islas, la proximidad al continente europeo permite la llegada continua de nuevas reinas desde Francia, ya que esta especie es capaz de cruzar distancias marítimas de entre 15 y 40 km por sus propios medios (Robinet et al. 2019), lo que dificulta el éxito de los programas de erradicación (Otis et al. 2023). En contraste, la situación geográfica de Mallorca (ubicada a 176 km del continente) impide la inmigración natural de nuevas fundadoras. Este aislamiento, combinado con datos que indicaban una baja densidad poblacional de *V. velutina*, ofrecía un contexto particularmente favorable para plantear la erradicación de la especie en la isla y la implementación del trampeo de reinas.

En cuanto al trampeo de obreras, se capturaron cinco en 2016, 56 en 2017 y solo dos en 2018. La última obrera fue capturada el 27 de junio de 2018. En general, en 2016 se detectaron 0.006 obreras por trampa por semana, y en 2017 se detectaron 0.037 obreras por trampa por semana. Estos valores oscilan entre 0.001 y 0.055 si solo se consideran las trampas positivas. Se recibieron un total de 1024 avisos.

Tabla 1. Impacto del trampeo de primavera de *Vespa velutina* sobre la entomofauna no diana en 2017. Número de individuos, porcentaje, clase de dominancia y media con error estándar de individuos por trampa por mes recolectados. La dominancia de cada orden se calculó para todo el período de captura de primavera, según (Engelmann 1978): eudominante (40.0 – 100.0 %), dominante (12.5 – 39.9 %), subdominante (4.0 – 12.4 %), recedente (1.3 – 3.9 %) y subrecedente (menos de 1.3 %).

Table 1. *Vespa velutina* spring trapping impact on non-target entomofauna in 2017. Number of individuals, percentage, dominance class and mean with standard error of individuals per trap per month collected during the spring trapping campaign. Dominance of each order was calculated for all spring trapping period, according to (Engelmann 1978): eudominant (40.0 – 100.0%), dominant (12.5 – 39.9%), subdominant (4.0 – 12.4%), recedent (1.3 – 3.9%), and subrecedent (under 1.3%).

Insectos capturados	N individuos	% del total de individuos capturados (n = 135.012)	Dominancia	Media por trampa por semana ± error estándar
A) Órdenes taxonómicos capturados				
Diptera	104659	77.52	Eudominante	197.52 ± 21.52
Hymenoptera	18201	13.48	Dominante	91.92 ± 20.14
Lepidoptera	8385	6.21	Subdominante	13.14 ± 3.11
Coleoptera	3425	2.54	Recurrente	5.08 ± 1.39
Neuroptera	211	0.16	Subrecedente	0.29 ± 0.10
Araneae	29	2.15·10 ⁻⁴	Subrecedente	0.05 ± 0.01
Blattodea	12	8.89·10 ⁻⁵	Subrecedente	0.02 ± 0.01
Dermaptera	2	1.48·10 ⁻⁵	Subrecedente	0.01 ± 0.01
Other taxa	88	6.52·10 ⁻⁴	Subrecedente	0.14 ± 0.06
B) Hymenoptera				
Formicidae	17484	12.95	Subdominante	31.62 ± 5.78
Vespidae	625	0.46	Subrecedente	1.34 ± 0.27
<i>Vespa velutina</i>	17	1.26·10 ⁻⁴	Subrecedente	0.03 ± 0.01
Apidae	67	4.96·10 ⁻⁴	Subrecedente	0.12 ± 0.04
<i>Apis mellifera</i>	25	1.85·10 ⁻⁴	Subrecedente	0.03 ± 0.01

Un total de 135 012 individuos de entomofauna no diana fueron capturados durante el trampeo de primavera en 2017 (Tabla 1). De estos, 77.52 % correspondían a Diptera (104 659), 13.48 % a Hymenoptera (18 201), 6.21 % a Lepidoptera (8385) y 2.54 % a Coleoptera (3425). El resto de los grupos son minoritarios, con un porcentaje inferior al 1 %: Neuroptera (211), Araneae (29), Blattodea (12) y Dermaptera (2). Otros taxones, como arácnidos, miriápodos, ortópteros y hemípteros, se encontraron en menor cantidad (Tabla 1). Inferior al 0.001 % fueron individuos de *V. velutina* (17).

Por otro lado, se llevó a cabo una importante labor de información comunitaria mediante folletos informativos y medios de comunicación locales. Además, se habilitó un número de teléfono disponibles las 24 horas para que los ciudadanos llamaran o enviaran un mensaje para notificar un posible positivo. En 2016, se desarrolló una aplicación llamada Vespapp que permitía a los ciudadanos enviar fotos para detectar individuos o nidos de *V. velutina*. Una vez recibido un posible positivo, el panel experto responsable de la aplicación se encargaba de confirmar o descartar el aviso. Además, los apicultores y 54 agentes ambientales realizaban observaciones visuales en los colmenares y en zonas naturales de toda la isla. Es destacable que se enviaron 1024 avisos empleando Vespapp entre 2016 y 2020 (322 en 2016, 148 en 2017, 300 en 2018, 247 en 2019 y 7 en 2020). El porcentaje de avisos positivos a través de la aplicación fue inferior al 8 % (4.3 % en 2016, 7.4 % en 2017, 3.3 % en 2018, 0 % en 2019 y 0 % en 2020), aunque en 2017 el número de informes positivos fue aproximadamente el doble que en 2016 y 2018. La primavera y el verano fueron las estaciones con mayor número de avisos, y el menor número de avisos se detectó en invierno. Se relacionaron todos los picos de avisos con eventos de comunicación (sesiones de concienciación, noticias en prensa o charlas científicas (Leza et al. 2021)).

Cuando se encuentra un ejemplar de la especie, el paso siguiente es la detección de los nidos. Para ello hay que realizar el seguimiento de los avispones. Así, una vez se detectan ejemplares de *V. velutina* en una zona, se instalan estaciones abiertas de cebo proteico (pescado crudo) para monitorear las rutas de vuelo. En general, se necesitan al menos tres rutas de vuelo partiendo de tres estaciones de cebo proteico diferentes para localizar los nidos mediante triangulación (Fig. 1). En nuestra experiencia, el seguimiento visual se realizaba con binoculares, y los nidos, típicamente altos en los árboles, se eliminaban mecánicamente por la noche (Fig. 1). La eliminación del nido entero y retirado por la noche es crucial como medida de gestión de esta especie. Por seguridad, los nidos se colocaban primero en un saco de contención, luego se embolsaban doblemente en plástico y se congelaban a -20 °C durante al menos 48 horas. También es importante realizar revisiones semanales posteriores para garantizar que los nidos no se reconstruyan (Leza et al. 2021). Es importante destacar que el 58.06 % de los nidos localizados entre 2016 y 2021 fue gracias a avisos de particulares, poniendo en relieve el papel clave de la ciudadanía como miembro crucial del equipo de erradicación (Leza et al. 2021).

En el caso de Mallorca, el primer nido fue detectado el 30 de octubre de 2015 y eliminado por completo. Al año siguiente (2016) se localizaron nueve nidos más en la misma zona, y en 2017 veinte nidos más, y nuevamente todos fueron eliminados. Como ya se ha comentado, el método de eliminación elegido fue la destrucción manual de nidos durante la noche, una estrategia muy diferente a la de Europa continental (en donde suelen eliminarse mediante disparos o usando insecticidas). Todos los nidos se detectaron en especies de árboles de hoja perenne (pinos, encinas y cipreses comunes) en la Sierra de Tramuntana, una cadena montañosa situada al noroeste de la isla de Mallorca (3667 km²). En total, se localizaron y eliminaron 30 nidos secundarios entre 2015 y 2017. En julio de 2018 se detectó y eliminó un solo nido embrionario, el primer nido embrionario ocupado localizado de *V. velutina* en la isla. Entre 2015 y 2017, *V. velutina* en Mallorca alcanzó una tasa promedio de propagación de 4.52 ± 0.51 km/año, con un aumento del área invadida de 33.63 km² en 2016 a 314.53 km² en 2017 (Leza et al. 2021). Un 56.67 % de los nidos secundarios fueron eliminados antes de la emergencia de machos en otoño, tras revisar cada individuo dentro de los nidos para distinguir hembras y machos mediante diferencias morfológicas. En nuestras condiciones mediterráneas, estos nidos fértiles se recolectaron de septiembre a noviembre, y los machos fueron detectados ambos años en la misma fecha (21 de septiembre). Todos los nidos eliminados mecánicamente eran nidos secundarios, excepto el nido embrionario de 2018.

Después de estas intervenciones, no se detectaron ni ejemplares ni nidos durante dos años consecutivos, y la especie fue declarada oficialmente erradicada en noviembre de 2020. Sin embargo, en julio de 2021 gracias al aviso de un ciudadano se detectó y eliminó un nuevo nido secundario en la isla. De nuevo, y por un periodo de otros dos años no se detectó la especie en las islas. En el momento de redactar este documento (año 2024) se habían encontrado nuevos nidos de *V. velutina* en la isla. Los resultados de este 2024 no se incluyen en este documento por falta de tiempo en el análisis de estos.

Análisis complementarios: análisis de nidos, genéticos y espaciales

Una tarea esencial fue el trabajo de gabinete y de laboratorio, que se resume en tres tareas principales: (1) análisis descriptivo de los nidos y determinación de la presencia de machos; (2) análisis genético para determinar las vías de introducción; y (3) cuantificación espacial para identificar áreas susceptibles a la invasión (Fig. 1).

Referente al análisis de los nidos, se incluyó el estudio de la morfología externa de los nidos y la descripción cuantitativa de la población que incluía. El número de celdas se estimó con la fórmula de Latter (Latter 1935): $N = (3n/2 + 1) \cdot n/2$, donde N es el número total de celdas en una capa del nido y n es el número de celdas contadas a lo largo de su diámetro máximo. Esta fórmula se extrapoló para estimar el número de huevos, larvas, pupas y meconios (contenido intestinal eliminado inmediatamente cuando un individuo muda de estadio larval a pupal. Solo se registró su presencia o ausencia, indicando que al menos un individuo había emergido) (Herrera et al. 2019). El número de adultos se contó manualmente, distinguiendo hembras y machos por diferencias morfológicas (el ápice del último esternito es agudo en las hembras y bilobulado en los machos) (Rome et al. 2015). La Tabla 2 presenta las características de los nidos secundarios eliminados de los árboles y analizados entre agosto y noviembre de 2016 y 2017. La presencia de machos indica que las reinas del año siguiente podrían haberse apareado y dispersado; por ello, las áreas con presencia de machos se designaron como zonas prioritarias de muestreo para el año siguiente.

Tabla 2. Estimación del número medio (X), mínimo y máximo (Min-Max) de capas, celdas, individuos, machos e individuos producidos por nido secundario de *Vespa velutina* eliminado mecánicamente, de todos los nidos de 2016 y doce nidos de 2017. N= número de nidos analizados; Sept.= septiembre; Oct.= octubre; Nov.= noviembre.

Table 2. Mean (X), minimum and maximum (Min-Max) estimated numbers of combs, cells, individuals, males and individuals produced per *Vespa velutina* secondary nests removed mechanically, from August to November from all nests in 2016 and twelve nests in 2017. N= number of nests analysed; Agosto = August; Sept.= September; Oct.= October; Nov.= November.

Año	Mes	N capas	N celdas	N individuos	N machos	N individuos producidos	Individuos/celda
		X	X	X	X	X	
		(Min-Max)	(Min-Max)	(Min-Max)	(Min-Max)	(Min-Max)	
2016	Agosto (N=2)	5.5	4454.9	1080.0	0	3593.6	0.8
		(5.0–6.0)	(2712.0–6197.8)	(810.0–1350.0)		(2577.0–4610.3)	
	Sept. (N=4)	4.5	3266.1	545.3	109.0	2767.7	0.9
		(2.0–6.0)	(200.0–7008.3)	(291.0–1137.0)	(0–436.0)	(304.5–5227.0)	
2017	Oct. (N=1)	7.0	2916.3	653.0	0	2702.5	0.9
	Nov. (N=2)	7.0	5883.9	793.0	281.5	5778.6	1
		(5.0–9.0)	(2412.8–9355.0)	(501.0–1805.0)	(134.0–429.0)	(2241.2–9316.0)	
	Sept. (N=10)	5.8	4368.3	446.9	49.4	6307.5	1.4
		(3.0–8.0)	(1546.8–7598.5)	(76.0–1118.0)	(0–442.0)	(2226.3–11890.5)	
2017	Oct. (N=2)	8.5	9974.4	1785.5	685.5	14110.8	1.4
		(8.0–9.0)	(8269.0–11680.0)	(1627.0–1944.0)	(630.0–741.0)	(12155.5–16066.0)	

Los análisis genéticos ofrecen información sobre la dinámica de la invasión y sobre las posibles vías de introducción, lo que resulta especialmente interesante en el caso de una isla como Mallorca. En el caso de Mallorca, los análisis realizados de los especímenes recolectados durante la eliminación de nidos se basaron en marcadores de ADN mitocondrial (*cox1*) y nuclear (*short tandem repeats*, STRs) (Herrera et al. 2024a). Estos análisis incluyeron poblaciones genotipadas de regiones nativas (provincias chinas de Yunnan y Zhejiang/Jiangsu, Indonesia y Vietnam) (Arca et al. 2015) y de regiones introducidas, donde la especie se considera invasora (Corea del sur, Francia, Italia, Portugal y España, incluyendo la población de las Islas Baleares, concretamente Mallorca) (Arca et al. 2015; Quaresma et al. 2022; Herrera et al. 2024a).

El análisis de ADN mitocondrial (*cox1*) mostró que todos los especímenes de Mallorca compartían un haplotipo mitocondrial común, consistente con el haplotipo encontrado en otras poblaciones invasoras en Europa y en muestras asiáticas de Zhejiang/Jiangsu, China (Herrera et al. 2024a). Los marcadores nucleares (STRs) mostraron mayor diversidad genética en las poblaciones nativas de Asia en comparación con las europeas, lo que sugiere un cuello de botella genético típico de poblaciones invasoras con diversidad restringida, y una reducción en la riqueza alélica a medida que *V. velutina* se expandió en Europa (Herrera et al. 2024c).

Los análisis de estructura poblacional distinguieron claramente las poblaciones asiáticas y europeas, con subdivisiones genéticas adicionales dentro de Europa (Perrard et al. 2014; Herrera et al. 2024a). Específicamente, las muestras de Mallorca entre 2015 y 2018 mostraron una similitud genética con las poblaciones italianas, mientras que las muestras mallorquinas de 2021 estuvieron más relacionadas con las de la península ibérica, particularmente Cataluña. Estos resultados sugieren que Mallorca experimentó dos introducciones separadas de *V. velutina*, en lugar de una propagación continua desde una única población originaria. Los dos eventos de introducción independientes de *V. velutina* resaltan la necesidad de mantener la monitorización y aplicar medidas proactivas para prevenir el establecimiento y la propagación de *V. velutina* en áreas sensibles. Esta información resulta clave para anticipar posibles dinámicas de expansión y orientar las acciones de detección temprana y control, tal como se propone en (Leza et al. 2021).

Aunque los cuellos de botella suelen reducir el potencial adaptativo y la aptitud, el sistema de apareamiento poliándrico de *V. velutina* puede ayudar a mantener la diversidad genética, favoreciendo el establecimiento a pesar de la variabilidad genética reducida (Arca et al. 2015; Herrera et al. 2024a). Además, en el caso de Mallorca, se identificaron múltiples padres por nido, con hasta diez linajes paternos distintos, lo que podría mitigar los efectos adversos de los cuellos de botella genéticos y respaldar la resiliencia en contextos de invasión.

La reducción de la diversidad genética en el locus sexual aumenta la probabilidad de producir machos diploides estériles, como se ha observado en otras poblaciones invasoras de *V. velutina* (Darrouzet et al. 2015). Los machos estériles de *V. velutina* se caracterizan por llevar dos juegos cromosómicos a los núcleos de sus células en lugar de sólo uno (es decir, son diploides). Hay casos en los que machos diploides pueden ser fértiles, sin embargo producen espermatozoides diploides que generan progenie femenina triploide estéril (Darrouzet et al. 2015). En un subconjunto de nidos eliminado en Mallorca (7.69 %) se detectó la presencia de machos diploides. Dado que estos machos no pueden contribuir a la expansión poblacional, es improbable que los nidos detectados originen nuevas colonias viables y, en caso de producir descendencia, ésta será estéril, por lo que esta zona no se considera prioritaria en la campaña de actuación del próximo año.

Por otro lado, los análisis espaciales permiten identificar los factores ecológicos que determinan las áreas potencialmente aptas para la invasión. En el estudio de Mallorca se usó la localización de nidos localizados de *V. velutina*. Como las invasiones recientes constituyen un desafío para la aplicación de modelos de nicho ecológico, aplicamos el enfoque de conjunto de modelos pequeños (*ensemble of small models*) (Breiner et al. 2018), junto con variables climáticas, topográficas, y antropogénicas, para predecir la distribución potencial de *V. velutina* (Herrera et al. 2023).

Mallorca se caracteriza por un clima mediterráneo y una geografía diversa que influye en sus ecosistemas locales. La llegada de *V. velutina* se documentó por primera vez el noroeste de la isla, una región con características climáticas y geomorfológicas distintivas, como elevada precipitación (1400–1600 mm anuales) y temperaturas más frías (temperatura media anual de 16.5°C). Además, la vegetación de esta área difiere del resto de la isla y ofrece un entorno único que podría haber facilitado el establecimiento (Leza et al. 2021).

El modelado de nicho ecológico aplicado a este caso de estudio, reveló que áreas con alta pendiente del terreno y una baja variación de temperatura a lo largo del año son idóneas para *V. velutina* (Herrera et al. 2023). Además, su alta adaptabilidad en diferentes usos del suelo, desde áreas boscosas hasta tierras agrícolas, demuestra la flexibilidad de *V. velutina* y su capacidad para prosperar en diversos hábitats mediterráneos (Franklin et al. 2017; Carvalho et al. 2020). La idoneidad en áreas antropizadas también señaló el papel de los paisajes modificados, que facilitan la dispersión de las especies invasoras al aumentar la perturbación y la disponibilidad de hábitats (Monceau et al. 2014; Robinet et al. 2017, 2019; Alaniz et al. 2021). Los valores de idoneidad variaron en toda la isla, destacando que las zonas de la Serra de Tramuntana ofrecían condiciones adecuadas para la especie (correspondientes al área bajo un proceso de invasión).

La ausencia de competidores, depredadores o patógenos puede conducir a un cambio en el nicho realizado de una especie invasora (Snyder y Evans 2006; Medley 2010). Por ejemplo, *V. velutina* fue detectada en Corea del Sur (Asia) y Francia (Europa) en el mismo periodo, 2003 y 2004 respectivamente (Jung et al. 2008; Villemant et al. 2011b). En Corea del sur, *V. velutina* convive con otras seis especies de avispones (entre ellas *Vespa mandarinia*, avispon dominante en la competencia por alimento con otras especies de avispones (Matsuura y Yamane 1990)), frente a una única especie de avispon (*Vespa crabro*) en Francia. Por ello, parece que esta EEL se ha dispersado más rápido en Francia que en Corea del sur (Villemant et al. 2011a).

La existencia de áreas ecológicamente idóneas para *V. velutina*, abundancia de una de sus principales presas (*Apis mellifera*) y la ausencia de competencia interespecífica (debido a que no hay especies de avispones nativos ni invasores en la isla) sugiere

que de no haber aplicado una estrategia de detección, control y erradicación, la propagación de esta EEI en Mallorca podría haber conducido a un establecimiento generalizado en el noroeste de la isla, como sugieren estudios previos (Robinet et al. 2019). Entre 2015 y 2017, el aumento en el número de nidos (un nido en 2015, nueve en 2016 y veinte en 2017), junto con patrones similares observados en otros sitios de invasión, subraya la rapidez con que puede expandirse en condiciones idóneas (Bertolino et al. 2016; Monceau y Thiéry 2016).

Los hallazgos proporcionaron información clave sobre cómo esta especie invasora se adapta a climas mediterráneos, ajustándose rápidamente a nichos ecológicos específicos y demostrando una capacidad para establecerse en paisajes diversos (Herrera et al. 2023). A pesar de ello, la gestión continua y el monitoreo de los puntos de entrada, particularmente las rutas marítimas, son esenciales para mitigar el riesgo de futuras invasiones en Mallorca y otras islas mediterráneas.

Sistema de detección temprana y respuesta rápida como medida de post-erradicación

Tras la reintroducción de *V. velutina* en 2021, se decidió implementar un programa científico basado en un sistema de detección temprana y respuesta rápida (DTRR, *Early Detection and Rapid Response* en inglés) mediante una red de trampas en Mallorca, específicamente en áreas asociadas con la entrada y distribución de material vegetal (Herrera et al. 2024b). Este enfoque buscó monitorear y mitigar potencialmente la propagación de la especie, enfocándose en zonas de alto riesgo donde es más probable que ocurran introducciones. Este sistema DTRR no solo estaba dirigido a *V. velutina*, sino también a otras 20 especies de insectos exóticos e invasores (Herrera et al. 2024b).

La metodología consistió en instalar doce estaciones de trampeo en ubicaciones críticas como puertos y centros de jardinería, con inspecciones quincenales. Las trampas y atrayentes utilizados fueron los más específicos disponibles en el mercado para las especies objetivo, aunque también capturaron accidentalmente insectos no diana. La lista de insectos diana incluidos y las características del sistema de DTRR se pueden consultar en (Herrera et al. 2024b). Por ejemplo, utilizamos VelutinaTrap para la detección de *V. velutina*, que consiste en un embudo amarillo, una tapa verde y una base transparente con un dispositivo dentro de la base que evita que los avispones capturados entren en contacto con el atrayente alimenticio. Entre julio y diciembre de 2022, la red registró 2389 capturas de insectos en las trampas de *V. velutina*, siendo los himenópteros una proporción significativa.

A través de este sistema, se detectó la presencia de *V. crabro*, una especie que no estaba en la lista inicial de especies objetivo (Herrera et al. 2024b). Nativo de Eurasia, esta especie no había sido documentada previamente ni en las Islas Baleares ni en las Islas Canarias. Su detección en un puerto del norte de Mallorca llevó a las autoridades de gestión de especies exóticas a clasificarla como una especie potencialmente invasora, por el principio de precaución, iniciando de inmediato una búsqueda para localizar su nido. La administración competente localizó y eliminó el nido siguiendo el protocolo aplicado para *V. velutina*. Desde entonces no se ha vuelto a detectar a *V. crabro* en la isla.

Discusión

Las EEI representan una amenaza global significativa debido a su impacto en la biodiversidad, el funcionamiento de los ecosistemas y la sociedad humana (Mazza et al. 2014; Bacher et al. 2018; Carpenter et al. 2018). Se consideran la segunda mayor causa de pérdida de biodiversidad (IPBES 2023) y son particularmente perjudiciales para los ecosistemas insulares y las regiones aisladas (Brooke et al. 2007). Desde la década de 1980, la Unión Europea ha implementado regulaciones preventivas para controlar la propagación de EEI (Genovesi y Shine 2004); sin embargo, las introducciones accidentales siguen siendo un problema debido a las redes globales de comercio (Sardain et al. 2019).

En este artículo se destaca la erradicación de *V. velutina* en la isla de Mallorca mediante la búsqueda activa de adultos y nidos y la eliminación física de estos. La detección temprana fue crucial para minimizar los daños ecológicos, y la ciencia ciudadana ha demostrado ser inestimable para rastrear la propagación y presencia de *V. velutina* (Leza et al. 2021). (Wade et al. 2025) destacan que la falta de conocimientos entomológicos entre el público y las frecuentes confusiones en la identificación de especies pueden dificultar la fiabilidad de los datos proporcionados por la ciencia ciudadana para la gestión efectiva de especies invasoras. Sin embargo, en (Leza et al. 2021) todos los avisos fueron revisados por expertos entomólogos, lo que garantiza una mayor fiabilidad en la gestión de la invasión de *V. velutina*.

La gestión efectiva de EEI requiere tanto de una intervención sólida desde la etapa de introducción como de una estrategia posterior a la erradicación (Blackburn et al. 2011). Aunque la captura de reinas y la eliminación de nidos pueden reducir significativamente las poblaciones invasoras de *V. velutina* en etapas de introducción, el monitoreo constante es esencial. Esto se evidenció con la reaparición de un nido de *V. velutina* en 2021, después de que la especie fuera declarada erradicada en 2020. Los análisis genéticos confirmaron que se trataba de una nueva introducción y que los machos hallados en el nido de 2021 eran diploides y estériles, lo que significaba que el nido no representaba una amenaza reproductiva (Heimpel y De Boer 2008; Darrouzet et al. 2015), lo cual sirvió para ajustar las estrategias de gestión futuras.

La evidencia genética señaló un marcado efecto fundador y cuello de botella en las poblaciones mallorquinas (Herrera et al. 2024a), que, aunque significativo, no impidió que la especie se dispersara a otras regiones. Asimismo, los análisis moleculares sugirieron que el transporte mediado por humanos probablemente facilitó esta dispersión a larga distancia, similar al caso de la invasión de la hormiga argentina (*Linepithema humile* Gustav Mayr, 1868) (que también se determinó que entró por Sóller) a través de rutas marítimas (Bernard 1956). La predicción de las rutas de invasión es clave para el control de especies invasoras, por lo que se aplicó un modelo para estimar hábitats potencialmente adecuados basándose en las ubicaciones de nidos

localizados, identificando áreas vulnerables de la isla para la colonización (Herrera et al. 2023). El nido de 2021 se encontró dentro del hábitat idóneo para *V. velutina* en Mallorca, lo que sugiere que, si los machos no hubieran sido estériles y sin una acción rápida, podría haberse dispersado.

(Robinet et al. 2019) exploraron la dispersión de *V. velutina* mediada por el ser humano y concluyeron que las islas mediterráneas no podían ser colonizadas de forma natural; esta especie invasora solo podría llegar a ellas mediante una introducción accidental. La probabilidad calculada de introducir esta EEI en las islas mediterráneas es relativamente baja en este estudio: en Sicilia fue del 0.925 %, en Cerdeña del 0.206 %, en Mallorca del 0.095 % y en Córcega del 0.032 %. Sin embargo, *V. velutina* llegó a Mallorca en dos eventos de introducción independientes (Herrera et al. 2024a), a pesar de la baja probabilidad de introducción. Ante la nueva detección de *V. velutina* en 2024, podría suponer la tercera incursión de esta especie en la isla de Mallorca.

Este caso resalta la necesidad de sistemas de DTRR para gestionar invasiones biológicas, particularmente en entornos insulares ecológicamente sensibles (Herrera et al. 2024b). Por ejemplo, el trapeo puede constituir una herramienta valiosa para la detección temprana de *V. velutina* en ecosistemas insulares, especialmente ante posibles llegadas recurrentes. Su efectividad como medida de control inicial es reconocida, aunque su utilidad disminuye como estrategia de erradicación en poblaciones establecidas (Rojas-Nossa et al. 2018). Además, su aplicación sostenida requiere una evaluación cuidadosa debido a posibles impactos sobre la entomofauna no diana. Según estudios previos realizados en diferentes regiones y estaciones del año, los porcentajes de captura de *V. velutina* con trampas, en comparación con la entomofauna no diana, son muy variables (0-70 %), incluso cuando los nidos alcanzan su tamaño máximo en verano-otoño y las obreras son muy activas en el campo (Monceau et al. 2012, 2013; Rojas-Nossa et al. 2018). Por ello, debe integrarse en programas de gestión adaptativos y optimizados, que equilibren eficacia de control y conservación de la biodiversidad (Leza et al. 2021). Este trabajo enfatiza la importancia de estrategias coordinadas y proactivas, así como protocolos de bioseguridad, para mitigar las amenazas de EEI empleando *V. velutina* como especie modelo. En colaboración con el gobierno y organizaciones locales, nuestro trabajo destacó la relevancia de estas acciones coordinadas para la gestión efectiva de especies invasoras y ofreció ideas para mejorar los métodos de detección y respuesta para proteger la biodiversidad.

A pesar de los esfuerzos exitosos de erradicación en las Islas Baleares, la capacidad de la especie para propagarse entre regiones indica la necesidad de mejorar la coordinación internacional y los controles fronterizos para prevenir incursiones futuras de *V. velutina*. En las islas, las especies invasoras representan un riesgo debido a la vulnerabilidad inherente de los ecosistemas, lo que hace esencial la vigilancia en los puntos de entrada. Las redes de colaboración entre naciones afectadas permitirían respuestas más rápidas y consistentes a nuevas incursiones, reduciendo los riesgos de reinvasión y mejorando la resiliencia a largo plazo de los ecosistemas frente a amenazas invasoras.

Contribución de los autores

Cayetano Herrera y Mar Leza Salord: Conceptualización, curación de datos, análisis formal, obtención de financiamiento, investigación, metodología, administración del proyecto, desarrollo de software, provisión de recursos, supervisión, validación, visualización, redacción – borrador original, redacción – revisión y edición. **José A. Jurado-Rivera:** Conceptualización, curación de datos, análisis formal, obtención de financiamiento, investigación, metodología, administración del proyecto, desarrollo de software, provisión de recursos, supervisión, validación, visualización, redacción – revisión y edición.

Disponibilidad de datos y código

Los datos que respaldan la información contenida en este trabajo están disponibles en artículos científicos publicados (Leza et al. 2021; Herrera et al. 2023; Herrera et al. 2024a; Herrera et al. 2024b; Herrera et al. 2024c).

Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias a un contrato predoctoral FPI (FPI_014_2020) de la *Conselleria d'Educació, Universitat i Recerca* y postdoctoral Margalida Comas (POSTDOC2024_4) de la *Conselleria d'Educació i Universitats del Govern de les Illes Balears* i por el Fondo Social Europeo +. Este estudio ha contado con el apoyo de: la Fundación Biodiversidad del Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico, a través del proyecto titulado "STOP *Vespa velutina*: descifrando de dónde ha llegado y cómo se dispersa para establecer mecanismos de gestión de esta especie exótica invasora que amenaza a las abejas", la *Direcció General de Recerca, Innovació i Transformació Digital* de la *Comunitat Autònoma de les Illes Balears*, a través de fondos de la Ley de la Ecotasa (PDR2020/25 - ITS2017-006), la *Conselleria d'Innovació, Recerca i Turisme del Govern de les Illes Balears* (AAEE47/2015). Este trabajo ha sido cofinanciado por el FEDER, "Una manera de hacer Europa". Este trabajo contó con el apoyo de Habitissimo y la Cátedra Santander-UIB.

Los autores/as declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Los autores desean agradecer a los apicultores y al *Museu Balear de Ciències Naturals* por su colaboración. Agradecemos a los *Agents Rurals de Catalunya* por su ayuda en las primeras detecciones. Un agradecimiento especial al personal técnico del grupo de trabajo: *Servei de Protecció d'Espècies del Govern de les Illes Balears*, COFIB, *Agents de Medi Ambient del Govern de les Illes Balears* y a todos los ciudadanos que nos han apoyado.

El sistema DTRR se llevó a cabo con la colaboración de la *Conselleria d'Agricultura, Pesca i Alimentació, Conselleria de Medi Ambient i Territori, Centre Forestal de Menut*, AENA, *Autoritat Portuària de Balears y Ports de les Illes Balears*, Mercapalma, las empresas Cultivar, Agroilla, Palmafruit y SAO, y los municipios de Calvià, Manacor y Santa Maria. Los autores están agradecidos por la ayuda del personal técnico del laboratorio y los estudiantes colaboradores. Sin su valioso trabajo estos estudios no hubieran podido llevarse a cabo.

Actualmente se enmarca dentro del proyecto PID2023-149487OA-I00 financiado por MICIU/AEI/10.13039/501100011033/ y por FEDER/UE.

Referencias

- Alaniz, A.J., Carvajal, M.A., Vergara, P.M. 2021. Giants are coming? Predicting the potential spread and impacts of the giant Asian hornet (*Vespa mandarinia*, Hymenoptera:Vespidae) in the USA. *Pest Management Science* 77: 104-112. <https://doi.org/10.1002/ps.6063>
- Arca, M., Mougél, F., Guillemaud, T., Dupas, S., Rome, Q., Perrard, A., Muller, F. et al. 2015. Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina*, in Europe. *Biological Invasions* 17: 2357-2371. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0880-9>
- Archer, M.E. 2012. *Vespine Wasp of the World: Behaviour, Ecology & Taxonomy of the Vespinae*. Penney, D. (ed.), Siri Scientific Press, Manchester, UK.
- Bacher, S., Blackburn, T.M., Essl, F., Genovesi, P., Heikkilä, J., Jeschke, J.M., Jones, G. et al. 2018. Socio-economic impact classification of alien taxa (SEICAT). *Methods in Ecology and Evolution* 9: 159-168. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12844>
- 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. <https://doi.org/10.3897/NEOBOTA.55.38550>
- Beggs, J.R., Brouckhoff, E.G., Corley, J.C., Kenis, M., Masciocchi, M., Muller, F., Rome, Q., Villemant, C. 2011. Ecological effects and management of invasive alien Vespidae. *BioControl* 56: 505-526. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9389-z>
- Bernard, F. 1956. Remarques sur le peuplement des Baléares en Fourmis. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 47, 254-266.
- Bertolino, S., Lioy, 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: 589-597. <https://doi.org/10.1007/s13355-016-0435-2>
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U. et al. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 333-339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Blondel, J., Aronson, J., Bodiou, J.-Y., Boeuf, G. 2010. *The Mediterranean Region: Biological Diversity in Space and Time*. Oxford University Press Inc., Oxford, New York, USA.
- Breiner, F.T., Nobis, M.P., Bergamini, A., Guisan, A. 2018. Optimizing ensembles of small models for predicting the distribution of species with few occurrences. *Methods in Ecology and Evolution* 9: 802-808. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12957>
- Broennimann, O., Treier, U.A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A.T., Guisan, A. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10: 701-709. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x>
- Brooke, M. de L., Hilton, G.M., Martins, T.L.F. 2007. Prioritizing the world's islands for vertebrate-eradication programmes. *Animal Conservation* 10: 380-390. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2007.00123.x>
- Carpenter, J.K., Kelly, D., Moltchanova, E., O'Donnell, C.F.J. 2018. Introduction of mammalian seed predators and the loss of an endemic flightless bird impair seed dispersal of the New Zealand tree *Elaeocarpus dentatus*. *Ecology and Evolution* 8: 5992-6004. <https://doi.org/10.1002/ece3.4157>
- Carvalho, J., Hipólito, D., Santarém, F., Martins, R., Gomes, A., Carmo, P., Rodrigues, R. et al. 2020. Patterns of *Vespa velutina* invasion in Portugal using crowdsourced data. *Insect Conservation and Diversity* 13: 501-507. <https://doi.org/10.1111/icad.12418>
- Dana, E.D., García-de-Lomas, J., Verloove, F., Vilà, M. 2019. Common deficiencies of actions for managing invasive alien species: A decision-support checklist. *NeoBiota* 112: 97-112. <https://doi.org/10.3897/neobiota.48.35118>
- 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: 1-9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136680>
- Engelmann, H.-D. 1978. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. *Pedobiologia* 18: 378-380. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.08.005>
- Franklin, D.N., Brown, M.A., Datta, S., Cuthbertson, A.G.S., 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: 221-229. [https://doi.org/10.1016/s0031-4056\(23\)00612-1](https://doi.org/10.1016/s0031-4056(23)00612-1)
- García-Díaz, P., Ross, J. V., Ayres, C., Cassey, P. 2015. Understanding the biological invasion risk posed by the global wildlife trade: Propagule pressure drives the introduction and establishment of Nearctic turtles. *Global Change Biology* 21: 1078-1091. <https://doi.org/10.1007/s13355-016-0470-z>
- Genovesi, P., Shine, C. 2004. *European strategy on invasive alien species: Convention on the Conservation of European Wildlife and Habitats (Bern Convention)*. <https://doi.org/10.1111/gcb.12790>
- de Haro, L., Labadie, M., Chanseau, P., Cabot, C., Blanc-Brisset, I., Penouil, F. 2010. Medical consequences of the Asian black hornet (*Vespa velutina*) invasion in Southwestern France. *Toxicon* 55: 650-652.
- Haxaire, J., Tamisier, J.-P., Bouguet, J.-P. 2006. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836, une redoutable nouveauté pour la faune de France (Hym., Vespidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 111: 194-194.
- Heimpel, G.E., De Boer, J.G. 2008. Sex determination in the hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 53: 209-230. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093441>
- Herrera, C., Marqués, A., Colomar, V., Leza, M.M. 2019. Analysis of the secondary nest of the yellow-legged hornet found in the Balearic Islands reveals its high adaptability to Mediterranean isolated ecosystems. In: Veitch, C.R., Clout, M.N., Martin, A.R., Russel, J.C., West, C.J. (eds.), *Island invasives: scaling up to meet the challenge. Proceedings of the international conference on island invasives 2017*, pp. 375-380. International Union for Conservation of Nature (IUCN), Gland, Switzerland.
- Herrera, C., Jurado-Rivera, J.A., Leza, M. 2023. Ensemble of small models as a tool for alien invasive species management planning: evaluation of *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae) under Mediterranean island conditions. *Journal of Pest Science* 96: 359-371. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01491-7>

- Herrera, C., Ferragut, J.F., Leza, M., Jurado-Rivera, J.A. 2024a. Invasion genetics of the yellow - legged hornet *Vespa velutina* in the Westernmost Mediterranean archipelago. *Journal of Pest Science* 97: 645-656. <https://doi.org/10.1007/s10340-023-01680-y>
- Herrera, C., Hervías-Parejo, S., Traveset, A., Leza, M. 2024b. First detection of a potentially invasive species using a multi-threat early detection trap network. *Biological Invasions* 26: 365-370. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03197-y>
- Herrera, C., Pinto, M.A., Leza, M., Alemany, I., Jurado-Rivera, J.A. 2024c. Niche modelling and landscape genetics of the yellow-legged hornet (*Vespa velutina*): An integrative approach for evaluating central–marginal population dynamics in Europe. *Ecology and Evolution* 14: 1-11. <https://doi.org/10.1002/ece3.70029>
- Ikegami, M., Tsujii, K., Ishizuka, A., Nakagawa, N., Kishi, S., Sakamoto, Y., Sakamoto, H. et al. 2020. Environments, spatial structures, and species competitions: determining the impact of yellow-legged hornets, *Vespa velutina*, on native wasps and bees on Tsushima Island, Japan. *Biological Invasions* 22: 3131-3143. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02314-5>
- IPBES. 2023. *Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Roy, H.E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong, T. (eds.), IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- Jackson, S.T., Sax, D.F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 153-160. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.001>
- Jung, C., Kim, D., Lee, H.-S., Baek, H. 2008. Some biological characteristics of a new honeybee pest, *Vespa velutina nigrithorax* Buysson 1905 (Hymenoptera: Vespidae). *Korean Journal of Apiculture* 24: 61-65.
- Latter, O.H. 1935. A reason for the order in which the queen wasp constructs the cells of the comb, a method for computing the number of cells in a comb, and an instance of the limitation of the instincts of wasps. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London* 10: 74-78.
- Laurino, D., Lioy, S., Carisio, L., Manino, A., Porporato, M. 2020. *Vespa velutina*: An alien driver of honey bee colony losses. *Diversity* 12: 1-15. <https://doi.org/10.3390/D12010005>
- 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: 2375-2384. <https://doi.org/10.1002/ps.6264>
- Lueje, Y.R., Jácome, M.A., Servia, M.J. 2024. New problems for old vineyards: Mitigating the impacts of yellow-legged hornets (*Vespa velutina*) in a historical wine-producing area. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 367: . <https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.108969>
- Matsuura, M., Yamane, S. 1990. *Biology of the Vespine Wasps*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Mazza, G., Tricarico, E., Genovesi, P., Gherardi, F. 2014. Biological invaders are threats to human health: An overview. *Ethology Ecology and Evolution* 26: 112-129. <https://doi.org/10.1080/03949370.2013.863225>
- Medley, K.A. 2010. Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 19: 122-133. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00497.x>
- Monceau, K., Thiéry, D. 2016. *Vespa velutina* nest distribution at a local scale: An 8-year survey of the invasive honeybee predator. *Insect Science* 0: 1-12. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12331>
- 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* 02: 183-191. <https://doi.org/10.1007/s10340-013-0537-3>
- Monceau, K., Maher, N., Bonnard, O., Thiéry, D. 2013. Predation pressure dynamics study of the recently introduced honeybee killer *Vespa velutina*: Learning from the enemy. *Apidologie* 44: 209-221. <https://doi.org/10.1007/s13592-012-0172-7>
- Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D. 2014. *Vespa velutina*: A new invasive predator of honeybees in Europe. *Journal of Pest Science* 87: 1-16. <https://doi.org/10.4236/oje.2012.42022>
- Nave, A., Godinho, J., Fernandes, J., Garcia, A.I., Ferreira Golpe, M.A., Branco, M. 2024. *Vespa velutina*: a menace for Western Iberian fruit production. *Cogent Food and Agriculture* 10 (1). <https://doi.org/10.1080/23311932.2024.2313679>
- Otis, G.W., Taylor, B.A., Mattila, H.R. 2023. Invasion potential of hornets (Hymenoptera: Vespidae: *Vespa* spp.). *Frontiers in Insect Science* 3: 1-21. <https://doi.org/10.3389/finsec.2023.1145158>
- Paini, D.R., Sheppard, A.W., Cook, D.C., De Barro, P.J., Worner, S.P., Thomas, M.B. 2016. Global threat to agriculture from invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113: 7575-7579. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602205113>
- Pedersen, S., Kennedy, P.J., O'Shea-Wheller, T.A., Poidatz, J., Christie, A., Osborne, J.L., Tyler, C.R. 2025. Broad ecological threats of an invasive hornet revealed through a deep sequencing approach. *Science of the Total Environment* 970: 178978. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2025.178978>
- Pejchar, L., Mooney, H.A. 2009. Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 497-504. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.016>
- Perrard, A., Arca, M., Rome, Q., Muller, F., Tan, J., Bista, S., Nugroho, H. et al. 2014. Geographic variation of melanisation patterns in a hornet species: Genetic differences, climatic pressures or aposematic constraints? *PLoS ONE* 9: 1-16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094162>
- Peterson, A.T., Robins, C.R. 2003. Using Ecological-Niche Modeling to Predict Barred Owl Invasions with Implications for Spotted Owl Conservation. *Conservation Biology* 17: 1161-1165. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02206.x>
- Quaresma, A., Henriques, D., Godinho, J., Gmaside, X., Bortolotti, L., Pinto, M.A. 2022. Invasion genetics of the Asian hornet *Vespa velutina nigrithorax* in Southern Europe. *Biological Invasions* 24: 1479-1494. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02730-9>
- Requier, F., Rome, Q., Chiron, G., Decante, D., Marion, S., Menard, M., Muller, F. 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: 567-578. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1063-0>
- Robinet, C., Suppo, C., Darrouzet, E. 2017. Rapid spread of the invasive yellow-legged hornet in France: the role of human-mediated dispersal and the effects of control measures. *Journal of Applied Ecology* 54: 205-215. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12724>
- Robinet, C., Darrouzet, E., Suppo, C. 2019. Spread modelling: a suitable tool to explore the role of human-mediated dispersal in the range expansion of the yellow-legged hornet in Europe. *International Journal of Pest Management* 65: 258-267. <https://doi.org/10.1080/09670874.2018.1484529>
- 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: 2609-2618. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02275-9>
- 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: 872-885. <https://doi.org/10.1007/s13592-018-0612-0>
- Rojas-Nossa, S. V., O'Shea-Wheller, T.A., Poidatz, J., Mato, S., Osborne, J., Garrido, J. 2023. Predator and pollinator? An invasive hornet alters the pollination dynamics of a native plant. *Basic and Applied Ecology* 71: 119-128. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2023.07.005>

- 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: 771-782. <https://doi.org/10.1111/jen.12210>
- Sardain, A., Sardain, E., Leung, B. 2019. Global forecasts of shipping traffic and biological invasions to 2050. *Nature Sustainability* 2: 274-282. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0245-y>
- Snyder, W.E., Evans, E.W. 2006. Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 95-122. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110107>
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 208-216. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.01.006>
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2014. Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 89-113. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091857>
- Traveset, A., Escribano-Avila, G., Gómez, J.M., Valido, A. 2019. Conflicting selection on *Cneorum tricoccon* (Rutaceae) seed size caused by native and alien seed dispersers. *Evolution* 73: 2204-2215. <https://doi.org/10.1111/evo.13852>
- Turchi, L., Derijard, B. 2018. Options for the biological and physical control of *Vespa velutina nigrithorax* (Hym.: Vespidae) in Europe: A review. *Journal of Applied Entomology* 142: 553-562. <https://doi.org/10.1111/jen.12515>
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J. et al. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702-708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Villemant, C., Barbet-Massin, M., Perrard, A., Muller, F., Gargominy, O., Jiguet, F., Rome, Q. 2011a. Predicting the invasion risk by the alien bee-hawking Yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* across Europe and other continents with niche models. *Biological Conservation* 144: 2142-2150. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.009>
- Villemant, C., Muller, F., Haubois, S. 2011b. Bilan des travaux (MNHN et IRBI) sur l'invasion en France de *Vespa velutina*, le frelon asiatique prédateur d'abeilles. *Journée Scientifique Apicole* 3-12.
- Wade, L.C., Russell, F.J., Aranha, A.L., Knight, M.E., Ellis, J.S. 2025. The influence of climate on the invasion of the Asian hornet (*Vespa velutina*) to Guernsey, Channel Islands: citizen science and misidentified aliens. *Journal of Insect Conservation* 29: 3-8. <https://doi.org/10.1007/s10841-024-00637-5>