



GOBIERNO DEL PRINCIPADO DE ASTURIAS

CONSEJERÍA DE DESARROLLO RURAL,
AGROGANADERÍA Y PESCA



VERSIÓN
DICIEMBRE-19

REVISIÓN DE LA SITUACIÓN ACTUAL DEL AVISPÓN ASIÁTICO (*Vespa velutina*)



Departamento de Biología
de Organismos y Sistemas
Universidad de Oviedo

Dr. Andrés Arias Rodríguez

Oviedo, 19 de diciembre de 2019

Tabla de contenido

1. Antecedentes..... 2

2. Sistemática y nomenclatura 3

3. Descripción de la especie..... 4

4. Distribución geográfica 7

5. Biología y ecología de la especie 11

**6. Consideraciones finales, medidas establecidas y perspectivas futuras
..... 26**

7. Referencias 29

1. Antecedentes

Vespa velutina (Lepeletier, 1836) es una especie de avispa de origen asiático perteneciente a la familia Vespidae conocida comúnmente como “avispa o avispón asiático” o “avispa de patas amarillas”. Esta especie ha sido introducida accidentalmente en Europa en torno al año 2004, detectándose por primera vez en la localidad de Lot-et-Garonne en Francia (Haxaire et al., 2006; Villemant et al. 2006). A partir de su introducción en Francia, ha logrado colonizar rápidamente otros países como España (incluyendo las islas Baleares), Portugal, Bélgica, Italia, el Reino Unido (incluidas las Islas del Canal), Holanda y Alemania. La avispa asiática es un depredador generalista de insectos de mediano tamaño como dípteros y otros himenópteros, mostrando especial predilección por las abejas de la miel (*Apis* spp.) (Haxaire et al., 2006; Villemant et al. 2006). Su presencia constituye el primer registro de la introducción de un vespido depredador de origen asiático en el continente europeo (Rotais et al. 2010; Roy et al. 2011; Monceau et al. 2014), y tras su rápida y exitosa naturalización ha desarrollado un claro comportamiento invasor, afectando principalmente a las poblaciones de abejas melíferas europeas (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) con las consiguientes repercusiones, económicas para la apicultura y ecológicas alterando la función de las abejas como polinizadores (Monceau et al. 2015). De forma paralela, al igual que otros véspidos, su picadura puede suponer problemas serios a las personas alérgicas (Haro et al., 2010) y su rol de depredador supone una potencial amenaza a la biodiversidad de local de otras especies de insectos (Beggs et al. 2011; Monceau et al. 2014). De hecho, Monceau et al. (2014) consideran la invasión de *V. velutina* como un claro y dramático ejemplo de cómo la falta de implicación político-social ha desencadenado en un problema de ámbito europeo que requiere el establecimiento de políticas urgentes y eficientes, no sólo para controlar esta problemática sino para evitar problemas futuros con otras especies exóticas invasoras. En España, la avispa asiática está considerada oficialmente como una especie invasora y aparece incluida en el Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras (Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto, por el que se regula dicho catálogo). En la página web de “Invasive Species Compendium CABI” se puede encontrar una base de datos actualizada, fiable y revisada por científicos/as y personal cualificado: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/109164>.

El **principal objetivo** de este informe es realizar una revisión bibliográfica actualizada sobre la situación actual de *V. velutina* en sus nuevas áreas de distribución como especie invasora, incluyendo también información procedente de su hábitat nativo. Este trabajo se centra principalmente en la biología y la ecología de la especie, ya que ambos aspectos son claves y

constituyen la piedra angular sobre la que se debería basar cualquier estrategia de control/manejo/eliminación de cualquier especie.

2. Sistemática y nomenclatura

Filo: Arthropoda

Subfilo: Hexapoda

Clase: Insecta

Orden: Hymenoptera

Familia: Vespidae

Género: *Vespa*

Especie: *Vespa velutina* (Lepeletier, 1836)

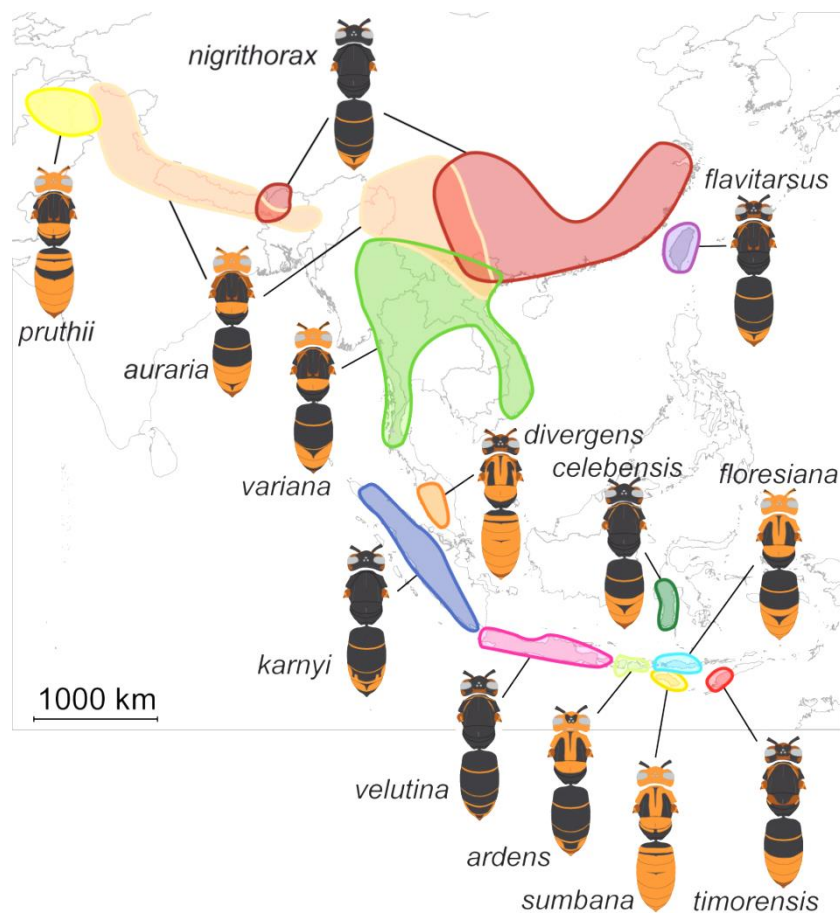


Figura 1. Distribución conocida de los diferentes patrones de coloración de *Vespa velutina* en el sudeste asiático. Imagen adaptada de Perrard et al. (2014).

Vespa velutina es una de las 22 especies del género *Vespa* que están actualmente aceptadas (Archer, 2012). *Vespa velutina* presenta 10-12 variaciones en su patrón de coloración (**Fig. 1**) que han sido tradicionalmente consideradas como subespecies o variedades geográficas (Vecht, 1957), aunque para otros autores son simplemente morfos o variedades de color (Carpenter & Cojima, 1997; Perrard et al. 2014). La subespecie introducida en Europa es *V. velutina nigrithorax* du Buysson, 1905 (Villemant et al. 2006; Rome & Villemant, 2018).

3. Descripción de la especie

Vespa velutina nigrithorax es una avispa mediana a grande (**Fig. 2 centro**), cuyo tamaño varía entre 17 y 32 mm. Resulta fácilmente distinguible de las otras dos especies de *Vespa* europeas (*Vespa crabro* o avispón europeo (**Fig. 2 izquierda**) y *Vespa orientalis* o avispón oriental (**Fig. 2 derecha**), por su tórax de color negro y su abdomen oscuro que presenta, en su parte dorsal, una conspicua banda amarilla entre en la mitad posterior del primer segmento, una banda fina de color anaranjado en la parte posterior de los segmentos 2 y 3, segmento 4 mayoritariamente de color amarillo-anaranjado (**Fig. 3A**) y segmentos 5 y 6 de coloración anaranjada o amarronada. Las patas son de color oscuro en su parte distal y de color amarillo en su extremo (i.e. el tarso) (**Fig. 3B, C**). Las alas son de color oscuro. No se han registrado diferencias notables entre hembras obreras y hembras fértiles (reinas) (Rome & Villemant, 2018; CABI, 2019). En latitudes templadas, las obreras suelen presentar un tamaño pequeño en primavera (**Fig. 4**), sin embargo su tamaño se incrementa con el ciclo de desarrollo de la colonia pudiendo alcanzar en otoño, el mismo tamaño que las reinas (Rome & Villemant, 2018; Couto et al., 2016) (**Fig. 4**). Los machos son similares a las hembras en cuanto a coloración, pero presentan antenas considerablemente más largas que éstas (**Fig. 3D-F**) y carecen de aguijón.



Figura 2. Fotografías de *Vespa crabro* (izquierda), *V. velutina* (centro) y *V. orientalis* (derecha).

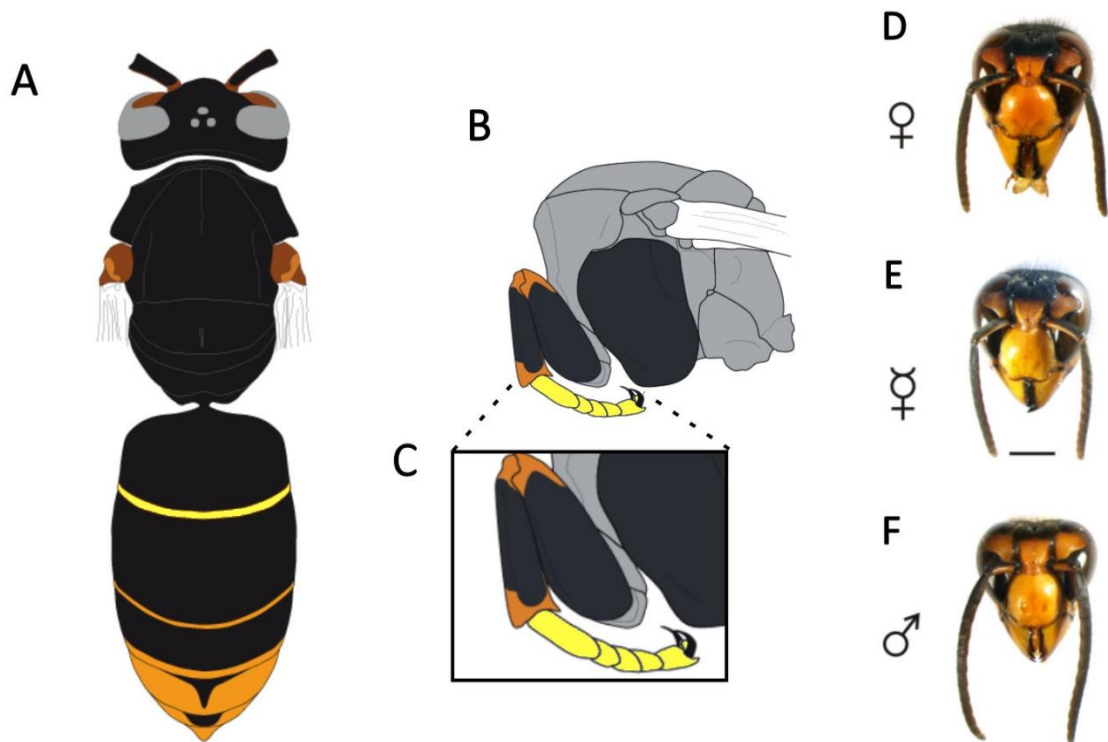


Figura 3. Patrón de coloración característico de *Vespa velutina nigrithorax*. A, vista dorsal de un ejemplar con las alas omitidas; B, vista lateral del tórax y del primer par de patas; C, detalle del primer par de patas, destacando el color amarillo de su parte proximal (tarso); D, cabeza en vista anterior de una reina; E, cabeza en vista anterior de una obrera; F, cabeza en vista anterior de un macho. A-C, imágenes adaptadas de Perrard et al. (2014); D-F, imágenes adaptadas de Couto et al. (2016).

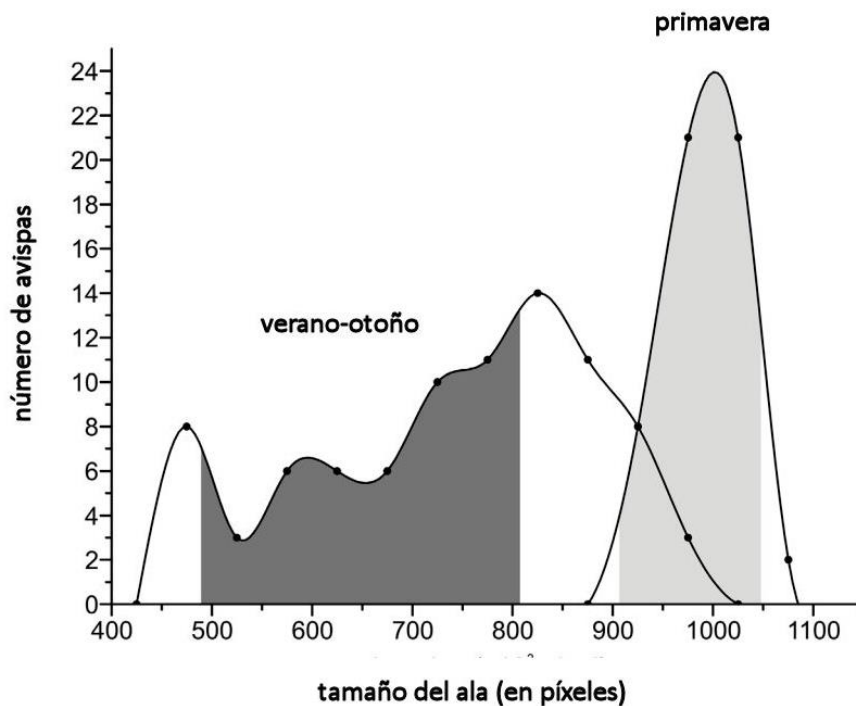


Figura 4. Distribución de longitudes de ala en hembras de *V. velutina*. Las hembras capturadas al principio de la primavera (abril-mayo) son consideradas hembras fundadoras y las hembras capturadas en el verano y el otoño son consideradas obreras. Los individuos pequeños capturados en verano-otoño sombreados en gris oscuro y los individuos más grandes capturados en primavera sombreados en gris, podrían ser reinas u obreras. Gráfico adaptado de Couto et al. (2016).

3.1 Notas sobre el patrón de coloración de los ejemplares de *Vespa velutina nigrithorax* en Asturias

Se han estudiado más de 340 ejemplares de *V. velutina nigrithorax* procedentes de distintas localidades de Asturias (Arias et al. datos no publicados) y se ha encontrado una gran plasticidad fenotípica en relación a la coloración de los segmentos del abdomen (tanto en su parte dorsal como ventral), el primer par de patas y las antenas (**Fig. 5**). También se han encontrado diferencias en el patrón geométrico de color negro presente en la parte dorsal del cuarto segmento abdominal, apreciándose diferencias entre ejemplares macho y obreras/hembras fértiles, y entre colonias procedentes de las partes oriental y occidental de Asturias, aunque hasta el momento no se ha podido establecer una correlación estadística (Arias et al. datos no publicados). Estas diferencias de coloración, principalmente en la región abdominal, dan a los ejemplares una coloración general del cuerpo más oscura (negruzca-marrón oscura) (**Fig. 5** arriba izquierda) o más clara (marrón claro-anaranjada) (**Fig. 5** centro arriba) que puede ser fácilmente apreciada en las observaciones de campo, aunque también se han encontrado ejemplares con coloraciones intermedias y combinaciones de caracteres entre una y otras partes del cuerpo (**Fig. 5**). Las distintas variaciones de color de las partes del cuerpo (cabeza, tórax y abdomen) de *V. velutina* han sido estudiadas recientemente por Perrard et al. (2014), los cuales han definido distintos morfos o variaciones de color soportadas por resultados moleculares y mostraron las diferentes características de coloración independiente una de otras, sin que esto implique se puedan presentar todas las combinaciones posibles de colores en la naturaleza (Perrard et al., 2014) (**Fig. 7**). La coloración en los véspidos, incluida *V. velutina*, se ha atribuido tradicionalmente como una coloración típicamente advertidora de alguna defensa por parte de su portador (i.e. coloración aposemática). Así la gran mayoría de los himenópteros comparten dichas coloraciones, básicamente combinaciones de amarillo con otros colores más oscuros como negro o marrón, formando los denominados círculos müllerianos (Perrard et al., 2014). Los resultados de estos mismos autores parecen apoyar que ha existido un fuerte compromiso o *trade-off* desde el punto de vista evolutivo entre la plasticidad fenotípica de *V. velutina* y el aposematismo y los círculos müllerianos (Perrard et al., 2014). Sin embargo, variaciones en dichas coloraciones, principalmente el melanismo o el incremento de la coloración oscura respecto de la amarilla han sido relacionadas con coloraciones crípticas para evitar la depredación o la “lucha de reinas” (Matsuura & Yamame, 1990) o con otros procesos biológicos importantes como la termorregulación o la resistencia a la desecación (Perrard et al., 2014).



Figura 5. Distintas variaciones en los patrones de coloración de *Vespa velutina nigrithorax* encontrados en Asturias. Imágenes inferior centro y derecha adaptadas de biodiversidadvirtual.org.

4. Distribución geográfica

Vespa velutina está ampliamente distribuida en Asia, desde el noreste de la India hasta el sur y centro de China, incluyendo Taiwán e Indonesia (Archer, 1994) (**Fig. 1**). Su área de distribución nativa incluye los siguientes países: Afganistán, Bután, China (incluyendo Hong Kong), India, Indonesia (a excepción de Kalimantan y Irian Jaya), Laos, Malasia, Myanmar, Nepal, Pakistán, Taiwán, Tailandia and Vietnam (Archer, 2012; CABI, 2019). En el año 2003 se introdujo en Corea del Sur y posteriormente en 2012 en Japón e islas cercanas (Choi et al., 2012; CABI, 2019). En el continente Europeo, *V. velutina nigrithorax* se introdujo por primera vez en Francia, en torno al año 2004 (Haxaire et al., 2006; Villemant et al. 2006) y a partir de ahí comenzó su expansión a otros países europeos (ver **Tabla 1**), llegando a España en el año 2010, donde fue recolectado el primer ejemplar de la especie en la localidad de Amaiur, en el noroeste de Navarra (Castro & Pagola-Carte, 2010). Genéticamente las poblaciones europeas

comparten un único haplotipo o haplogrupo de gen mitocondrial Citocromo C Oxidasa (COI), denominado “haplotipo F” (Arca et al., 2011) (**Fig. 6**). Esto parece indicar que todas ellas provienen de un único evento de introducción, probablemente a partir de una única reina fértil (ya que normalmente las mitocondrias en animales proceden de herencia materna) que llegó a Francia previamente fecundada por varios machos, ya que estos autores sí encontraron diferentes haplotipos de genes nucleares en las poblaciones europeas (Arca et al., 2011). Por el contrario las poblaciones nativas del Sudeste Asiático de *V. velutina* y están bien diferenciadas, presentando una gran diversidad de haplotipos del gen COI (**Fig. 6**).

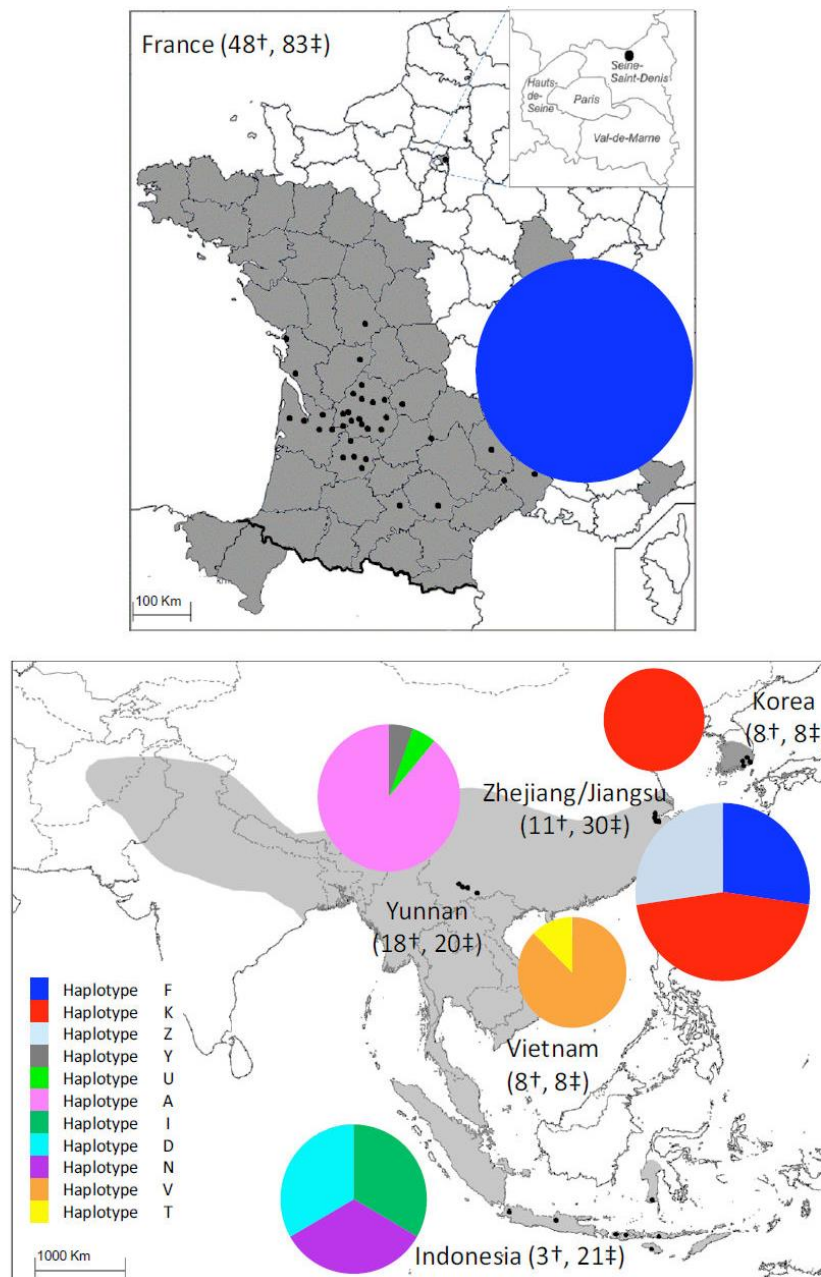


Figura 6. Mapas de frecuencia de haplotipos de COI encontrados en las diferentes poblaciones de *V. velutina* analizadas por Arca et al. (2015). Localidades muestreadas en Europa (arriba), nótese un único haplotipo encontrado (K); localidades muestreadas en el Sudeste Asiático (abajo).

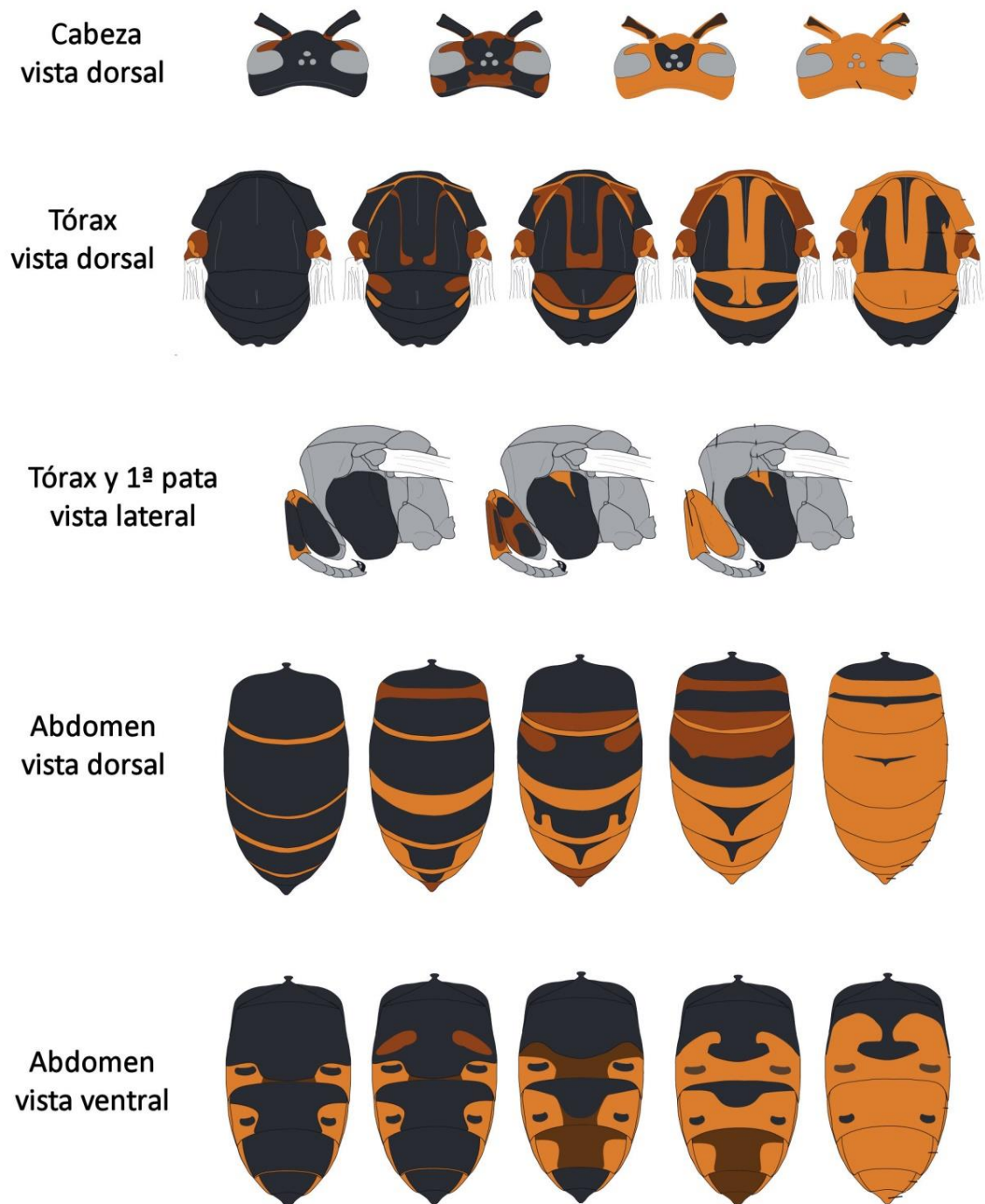


Figura 7. Variaciones de color en distintas partes del cuerpo (cabeza, tórax y abdomen) encontradas en *Vespa velutina*. Cara característica de coloración está mostrada como independiente de las otras, sin que esto implique se puedan presentar todas las combinaciones de colores en la naturaleza. Imagen adaptada de Perrard et al. (2014).

Actualmente en España se encuentra prácticamente en la mitad norte peninsular, a excepción de algunas provincias de la Comunidad Autónoma de León y la Comunidad Autónoma de Madrid (**Fig. 8**). Se han añadido nuevos registros de *V. velutina nigrithrorax* en España a la **Fig. 8**, mapa de distribución de las especie en Europa actualizado periódicamente por Q. Rome (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN-INPN) y cuya información, junto con otros datos como los éxitos/fracasos de los nuevos asentamientos está accesible en el espacio web: <http://frelonasiatique.mnhn.fr/home/>

Tabla 1. Distribución actual de *Vespa velutina* en Europa, incluyendo el año del primer registro de la especie en cada país y si ha demostrado o no un carácter invasor (parcialmente adaptado de CABI, 2019).

País	Año primer registro	Carácter invasor	Referencias
Bélgica	2013	Sí	Rome et al., 2013; CABI, 2019
Francia	2005	Sí	Villemant et al., 2006a; Villemant et al., 2006b; Haxaire et al., 2006; Rome et al., 2013; Rome, 2019
Alemania	2019	-	CABI, 2019
Italia	2013	Sí	Federazione Apicoltori Italiani, 2013; Bertolino et al., 2016
Países Bajos	2018	-	Smit et al., 2018; CABI, 2019
Portugal	2011	Sí	Grosso-Silva and Maia, 2012; Rome et al., 2013
España	2010	Sí	Castro & Pagola-Carte, 2010; López et al., 2011; Goldarazena et al., 2015
- Islas Baleares	2015	-	Leza et al., 2018
Reino Unido	2016	Sí	Budge et al., 2017; DEFRA, 2018
- Islas del Canal	2016	Sí	States of Guernsey Government, undated; States of Guernsey Government, 2016; States of Alderney, 2019; States of Jersey, 2019

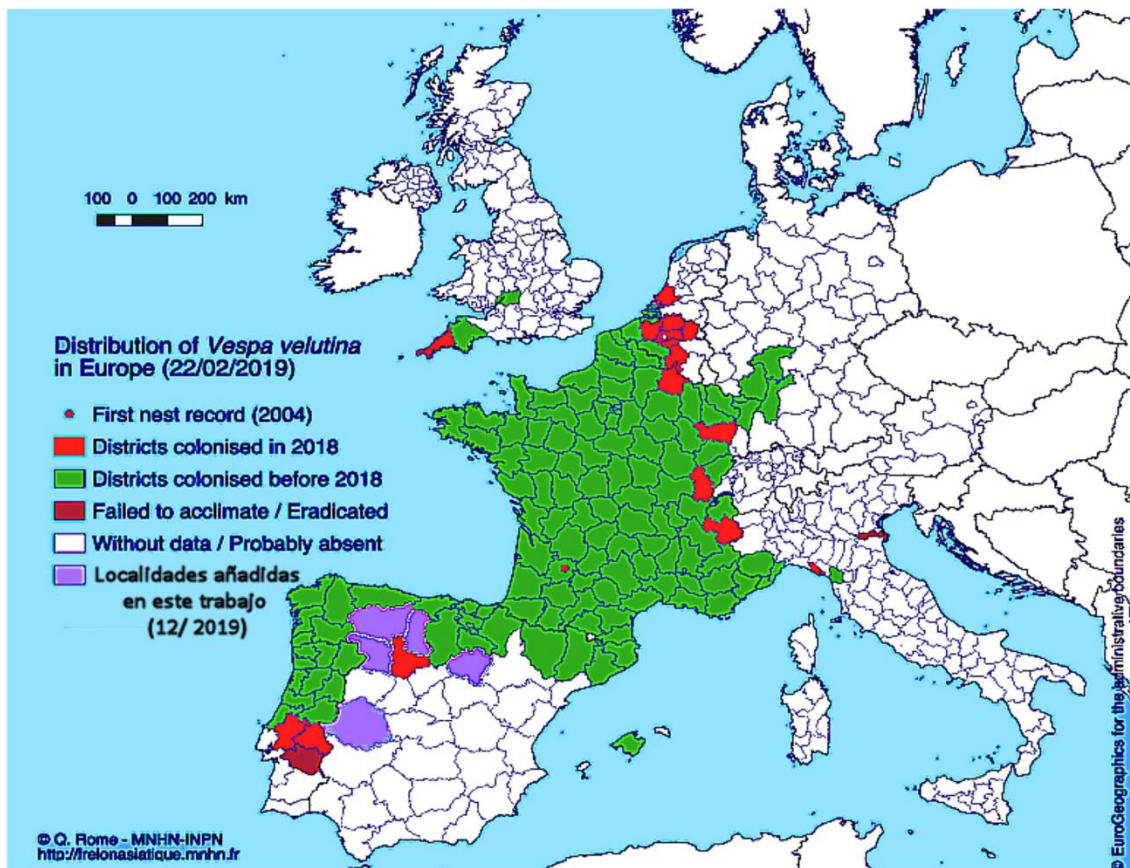


Figura 8. Mapa de distribución actualizado de *Vespa velutina nigritorax* en Europa. Los nuevos registros para las provincias españolas de León, Palencia, Zamora, Soria, y Cáceres proceden de los avisos de las Comunidades Autónomas de Castilla y León y Extremadura a la Consejería de Desarrollo Rural, Agroganadería y Pesca del Principado de Asturias (Sonia Rodríguez Estrada, *com. pers.*)

5. Biología y ecología de la especie

5.1 Biología reproductora

En los vespídeos, la determinación del sexo de un individuo no depende de los cromosomas sexuales, sino del total de cromosomas de la célula. Así, en este grupo las hembras son diploides, $2n$ (tienen parejas de cromosomas), mientras que los machos son haploides, n (tienen un único cromosoma de cada pareja). La reproducción sexual típica en *V. velutina nigritorax* es la representada en la **Fig. 8**, donde una hembra fértil (reina) es fertilizada normalmente por varios machos, i.e. poliandria (Matsuura & Yamame, 1990; Arca et al., 2011). Sin embargo, también se han reportado nidos sin reina (e.g. porque esta muera) en los que algunas de las obreras empiezan a poner huevos y producen machos haploides que aunque no tienen una viabilidad a largo plazo, pueden permanecer diferentes periodos de tiempo (CABI,

2019). Este fenómeno podría explicar la aparición temprana de machos en regiones templadas como Asturias (Arias, datos no publicados).

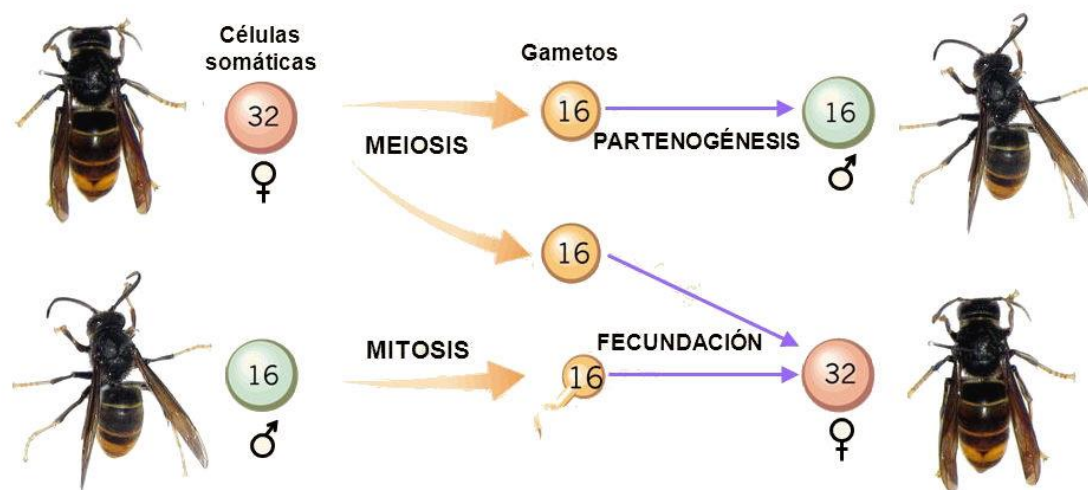


Figura 8. Esquema del proceso reproductor y de la determinación del sexo en himenópteros, ejemplificado con *Vespa velutina nigrithrorax*. Imágenes de las avispas adaptadas de Monceau et al. (2013).

Vespa velutina presenta un ciclo anual (Fig. 9). Su ciclo biológico se inicia con una hembra fundadora fecundada (conocida como reina) que empieza a construir un nido, llamado “nido embrionario” (Fig. 10), en el que seguidamente comienza a poner huevos, de los que emergerán futuras hembras obreras. En los climas templados esto ocurre en primavera cuando la reina sale de la hibernación (ésta pueda hibernar sola o en grupos de 2 o 3 en lugares resguardados (CABI (2019))), pero en regiones tropicales esto puede suceder a lo largo del todo el año (Matsuura & Yamame, 1990). Estos nidos embrionarios son de pequeño tamaño, menor de unos 10 cm de diámetro, y dan cobijo a la reina y a su primera puesta (Fig. 10). En regiones templadas y subtropicales después de 30-50 días emergen las primeras obreras (aproximadamente unas 20), éstas empiezan a ayudar a su madre en la ampliación del nido y en la alimentación de sus hermanas en desarrollo (Dong & Wang, 1989). El nido se conoce a partir de este momento como nido primario (aunque algunos autores consideran ambos tipos de nidos como uno único y lo denominan primario (Matsuura & Yamame, 1990; Monceau et al., 2013)). El nido primario continúa creciendo hasta que, en muchos casos, la propia ubicación del nido impide su aumento en tamaño, por lo que la colonia se muda, generalmente a un lugar más elevado (e.g. ramas altas de las copas de los árboles) y, normalmente, no más alejado de unos 200 m del nido primario (Matsuura & Yamame, 1990). Este nuevo nido, denominado ahora secundario, permite la expansión de la colonia, llegando a albergar a más

de 1000 obreras, 350 futuras reinas y 900 machos, y puede alcanzar los 70-80 cm de diámetro. (Villemant et al. 2011; Rome et al., 2015).

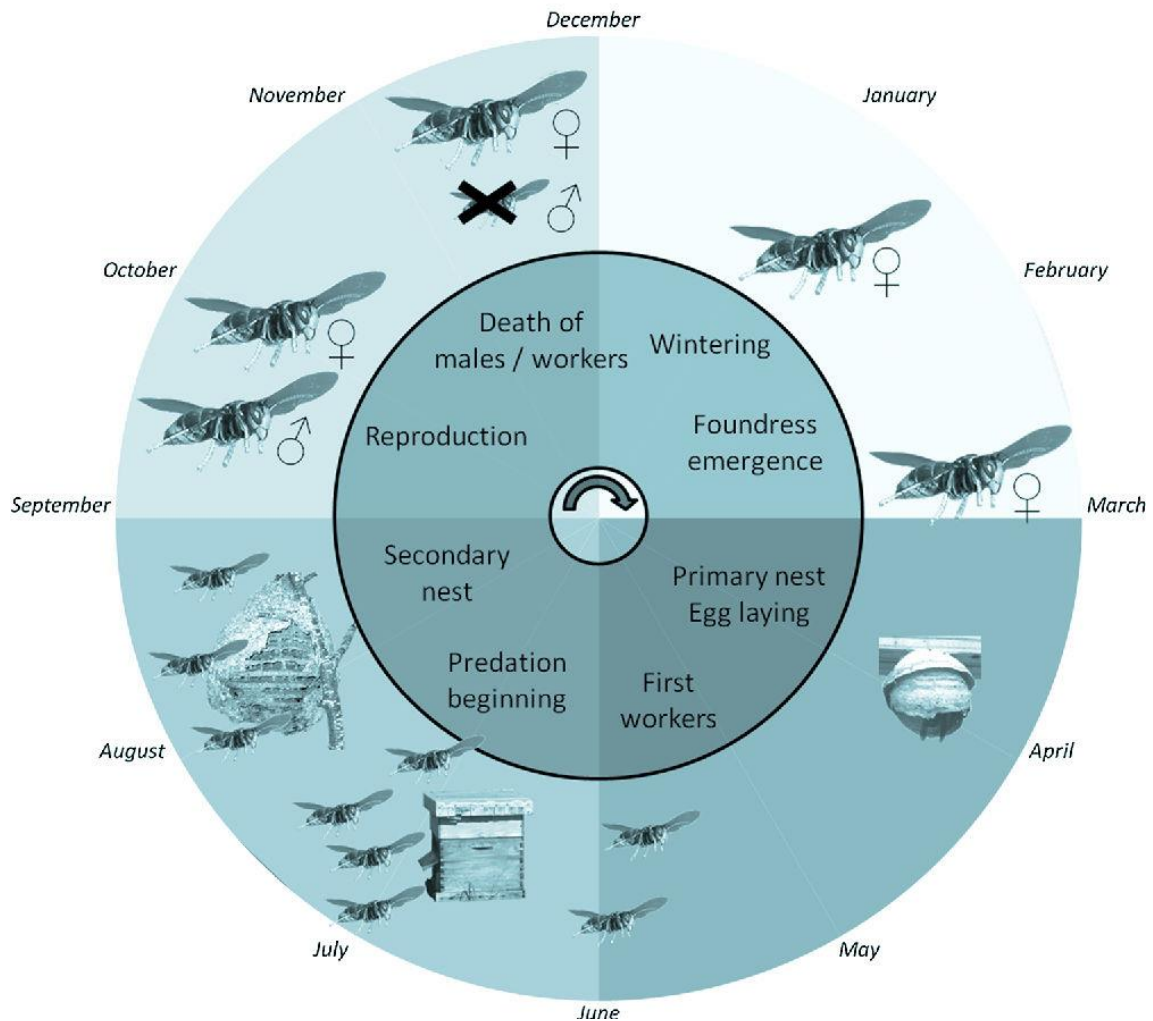


Figura 9. Ciclo biológico de *Vespa velutina nigrithrorax* en Francia. Adaptado de Monceau et al. (2014).

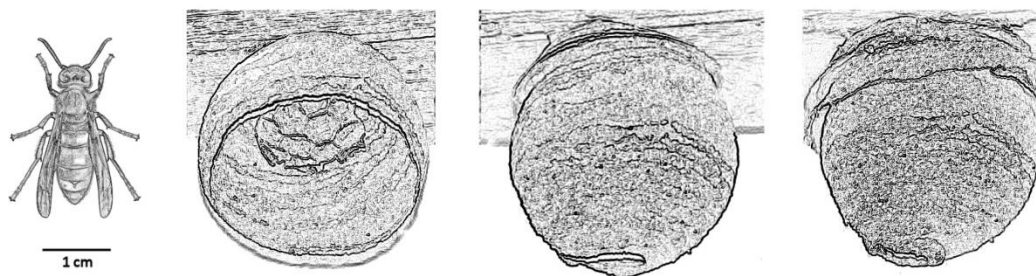


Figura 10. Evolución de un nido embrionario de *Vespa velutina nigrithrorax* en 2, 4 y 6 días (de izquierda a derecha).

5.1.1 Arquitectura del nido secundario y evolución de la colonia

La arquitectura típica de un nido secundario (**Fig 11A**) es la formada por una estructura más o menos esférica u ovoide con una única entrada y que consta de una serie de panales con celdillas hexagonales en su interior (**Fig. 11B**). Ahí la reina pone sus huevos, que pasan por 5 estadios larvares (L1-L5), una fase de prepupa (PN), fase de pupa y finalmente emerge el adulto que puede ser una obrera, un macho o una futura reina (**Fig. 11C**).

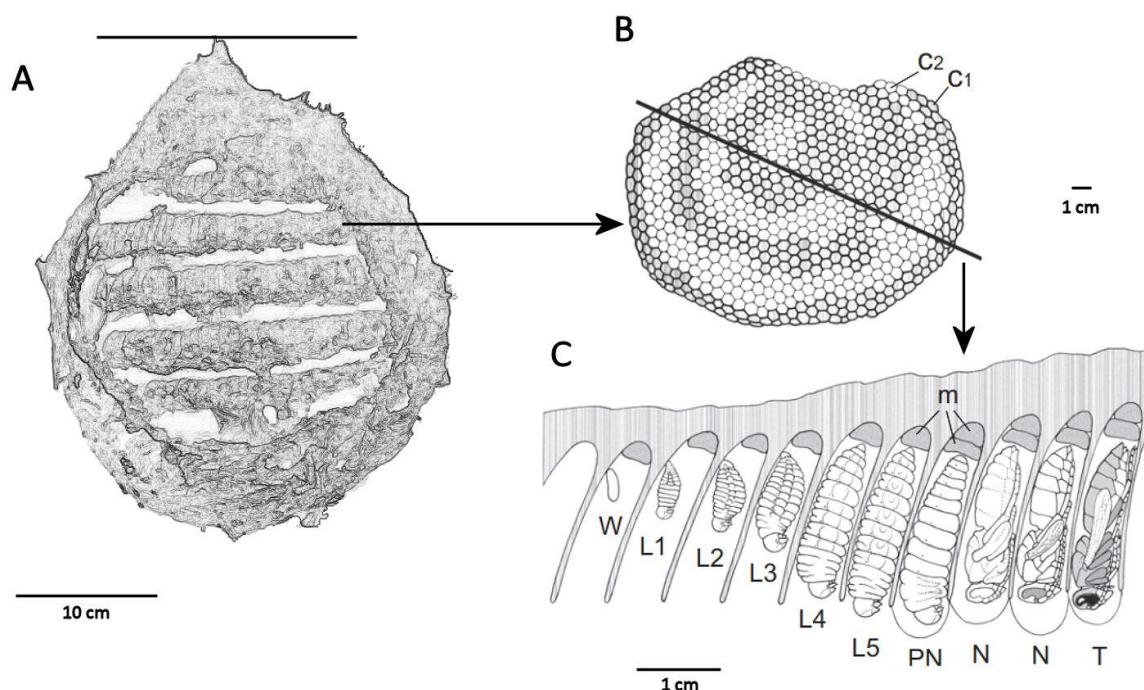
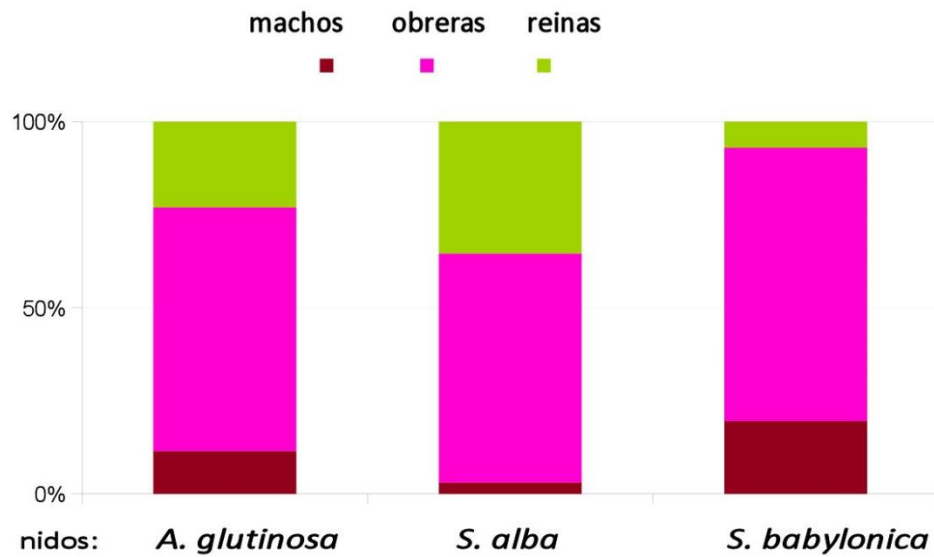


Figura 11. Estructura de una nido secundario de *Vespa velutina nigrithorax*. A, corte transversal de un nido; B, vista general de un panal; C, corte transversal de un panal mostrando los distintos estados de desarrollo. W, huevo; estadios larvales L1-L2; PN, prepupa; N, pupa; T, adulto neonato.

Sánchez & Charles (2019) estudiaron la arquitectura y organización de tres nidos secundarios de *V. velutina nigrithorax* recogidos a principios de enero de 2019 en Nigrán (Galicia), ubicados en las copas de tres especies distintas de árboles (*Alnus glutinosa*, *Salix alba* y *Salix babylonica*) a 11, 12 y 10 m de altura respectivamente. El diámetro total de los nidos, su forma y número de panales varió entre las tres ubicaciones, siendo el más pequeño el ubicado en *A. glutinosa* (con 69,3 cm, forma esférica y 4 panales), seguido del de *S. babylonica* (con 115,6 cm, forma de pera y 8 panales) y del de *S. alba* (con 119,6 cm, forma de pera y 9 panales). Su estudio detallado constató la presencia de ejemplares vivos de la especie en distintas fases de desarrollo en los tres nidos, su número de colonia varió entre 176 y 1979 individuos (en el nido ubicado en *S. alba*). También calcularon el porcentaje el porcentaje de adultos, larvas y pupas

en cada nido (**Fig. 12A, B**) y el caso de los individuos adultos, los diferenciaron por castas, es decir machos, obreras y futuras reinas (**Fig. 12A**).

A



B

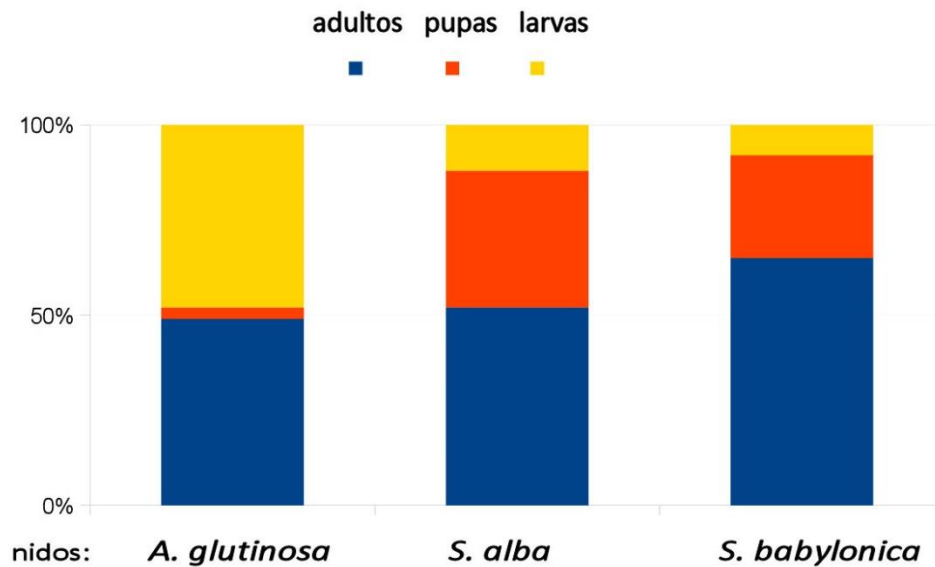


Figura 12. A, porcentajes de adultos por castas: machos, obreras y futuras reinas de los tres nidos estudiados ubicados en tres especies distintas de árboles; B, porcentajes de individuos en distintas fases de desarrollo: larvas, adultos y pupas en los tres nidos analizados por Sánchez & Charles (2019). Imágenes adaptadas de Sánchez & Charles (2019)

5.2 Ecología de la especie

5.2.1 Hábitat y alimentación

En su área nativa de distribución *V. velutina* está asociada a bosques normalmente ubicados entre los 200 y los 800 m de altura, aunque se puede encontrar tanto a mayor como a menor altura (Archer, 2012). Suele ubicar sus nidos primarios en un agujero en un tronco o una roca cerca del suelo y luego reubica su nido secundario en una posición aérea, normalmente en un árbol a unos 10 m de altura (Archer, 2012). Frankling et al. (2017) realizaron un estudio sobre el hábitat y la ubicación de los nidos de *V. velutina* en Andernos-Le-Bains (Francia) y comprobaron que los nidos en general (tanto primarios como secundarios) se ubicaban principalmente en árboles en un 63% de los casos, seguidos de ubicaciones en construcciones humanas (33%) y en otros lugares naturales, como paredes rocosas en un 5 % (Fig. x). Sin embargo cuando disgregaron los porcentajes entre nidos primarios y secundarios, la situación cambiaba, dominando notablemente las ubicaciones de origen antrópico para los nidos primarios y las copas de los árboles para los secundarios (**Fig. 13**).

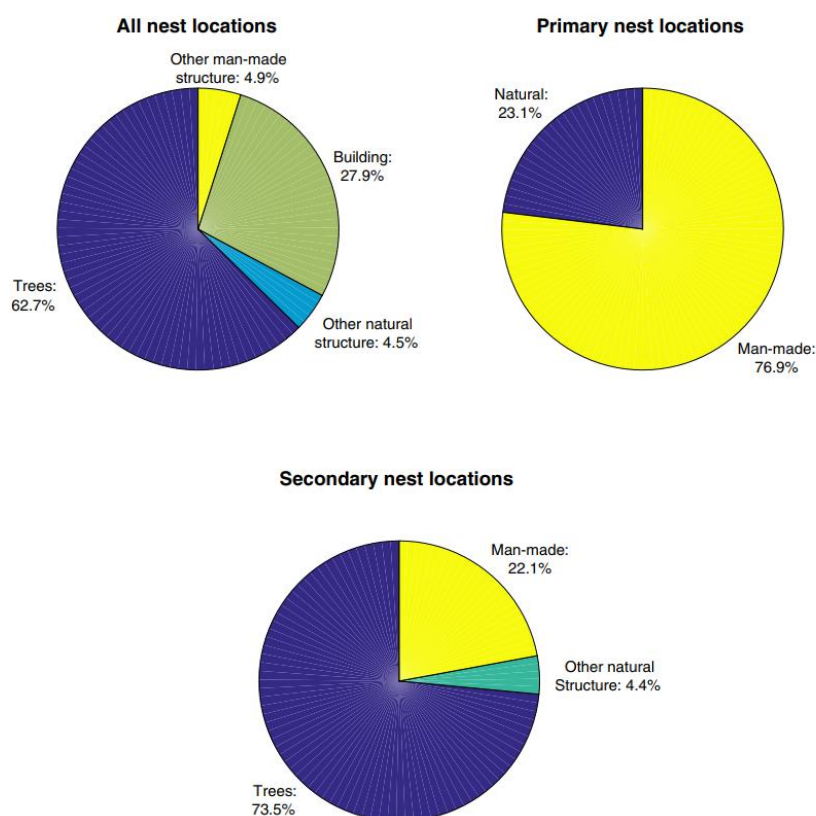


Figura 13. Porcentajes de estructuras donde han sido encontrado nidos de *Vespa velutina nigrithorax* en Andernos-Le-Bains (Francia). Imágenes tomadas de Franklin et al. (2017)

En su distribución nativa *V. velutina* es un depredador generalista de insectos de mediano tamaño que capturaba en gran medida moscas y abejas melíferas (*Apis* spp.) (Kuo & Yeh, 1990; Tan et al., 2005, 2007) (**Tabla 1**), siendo mucho más ágil que otras especies de *Vespa* para capturar presas en vuelo (CABI, 2019). Así, se ha achacado un aumento de las poblaciones asiáticas de *V. velutina* por la proliferación de colmenares de abeja melífera europea (*Apis mellifera*), sobre las cuales se comprobó que depredaban principalmente estas avispas (Shah & Shah, 1991). De hecho, parece ser uno de los avispones más especializados en la captura de abejas melíferas por las alas de estas. Otras especies de *Vespa* aterrizan en la colmena y agarran a las abejas que intentan atacar al avispón, mientras que *V. velutina* se cierne frente a la colmena a una distancia de entre 30 y 40 cm, y desciende en picado intentando atrapar repetidamente a las obreras recolectoras en su incesante entrar y salir de la colmena. Una vez que una abeja ha sido atrapada, pueden llevarla directamente al nido o una rama de un árbol o arbusto cercano donde le arrancan la cabeza, las alas, las patas y el abdomen (Villemant, 2008, 2011b; CABI 2019; Arias, obs. pers.) y portan con los restos (básicamente tejido muscular) para alimentar a las larvas en el nido. Los intentos de ataque de la avispa asiática a las colmenares de abejas melíferas son numerosos y frecuentes, especialmente al final de la temporada (septiembre a diciembre en climas templados) cuando la producción de futuras reinas y machos exige mucho esfuerzo a las obreras (Mollet & Torre 2006). Los adultos de *V. velutina* no suelen consumir carne para su propia alimentación (aunque sí pueden ingerir jugos cárnicos), todas estas fuentes de proteínas están destinadas a las larvas en desarrollo, incluyendo presas de insectos y carne de cadáveres de mamíferos y aves, así como pescado y carne expuesto en los puestos y establecimientos de pescadería y carnicería (Matsuura & Yamane, 1990; CABI, 2019). Los adultos de *V. velutina* se alimentan básicamente de carbohidratos dulces, como néctar, fruta madura (en Asturias principalmente de peras de las variedades “ercolina” y “limonera”, higos y manzanas de variedad “mingán”, Arias obs. pers.), savia de árboles y arbustos y regurgitaciones especiales producidas por sus propias larvas (Matsuura & Yamane, 1990; Arca et al., 2013; Monceau et al., 2014; **Tabla 1**). Villemant et al., (2011b) estudiaron los porcentajes de capturas de distintas especies de insectos por parte de *V. velutina nigrithorax* con el objetivo de determinar el espectro de presas capturas por la especie en Francia en tres zonas distintas: zonas urbanizadas, zonas agrícolas/rurales y zonas forestales (**Fig. 14**). Dichos autores comprobaron que se alimentaban de un gran espectro de insectos (aparte de abejas melíferas, consideración previamente generalizada) y que éste variaba en función de la zona (**Fig. 14**). En zonas urbanas la avispa asiática el porcentaje de ápidos (familia de las abejas) representó aproximadamente un 65% de la dieta, mientras que en zonas agrícolas y forestales este porcentaje bajó a aproximadamente un 34%, aumentando

considerablemente en estos ambientes los porcentajes correspondientes a los dípteros y a otros véspidos (**Fig. 14**)

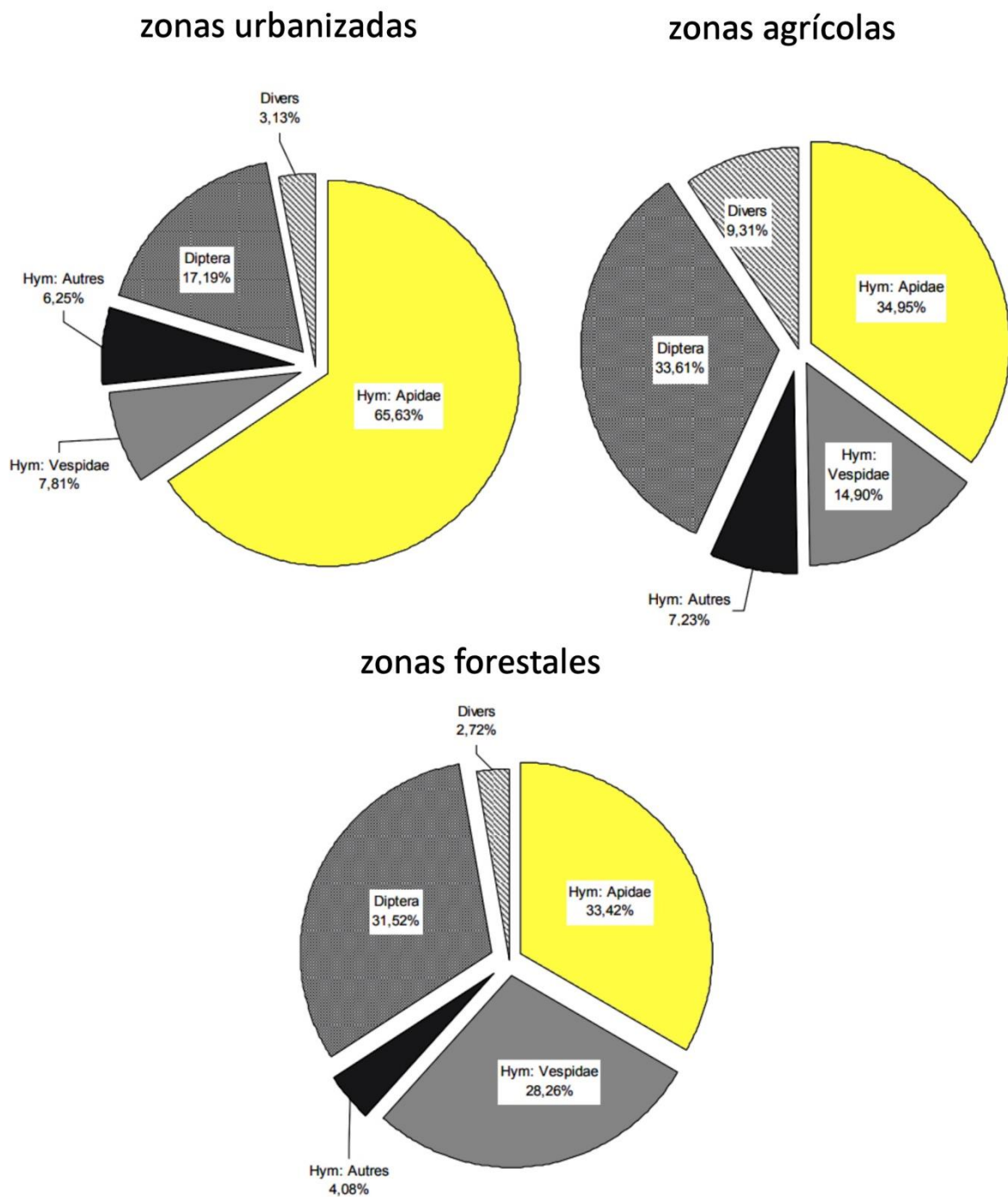


Figura 14. Principales proporciones de presas, especificadas por grupos de insectos, de *Vespa velutina nigrithorax* en Francia en función del tipo de hábitat (zonas urbanas, zonas agrícolas/rurales y zonas forestales). Gráficos adaptados de tomadas de Villemant et al., (2011b).

Al igual que sucede con la captura de presas, *V. velutina nigrithorax* ha demostrado ser también una especie generalista en cuanto a la fuente de néctar utilizada en España. Lara Ruíz (2014) estudió una población de *V. velutina nigrithorax* en la provincia de Gerona (Cataluña) desde abril a septiembre de 2013 y comprobó que se servían de *Sambucus racemosa* (Caprifoliaceae) en primavera, de *Solidago virgaurea* (Asteraceae) en verano y de *Hedera helix* (Araliaceae) en otoño. En Asturias, se han observado sobre *Hedera* spp. (Araliaceae) e *Ilex* spp. (Aquifoliaceae), incluyendo variedades cultivadas (Arias, datos no publicados) y plantas exóticas de jardín como *Chamellia* spp. (Theaceae) y *Callistemon* spp. (Myrtaceae) (Arias, datos no publicados).

Codesido (2017) estudió la dieta de *V. velutina nigrithorax* en una población de Oleiros (A Coruña) mediante el análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}C$) y nitrógeno ($\delta^{15}N$). Analizó muestras de larvas, pupas y adultos procedentes de 9 nidos secundarios de esa región. Sin embargo sus resultados no se ajustaron a lo registrado en los estudios tradicionales sobre la alimentación de *V. velutina* (Matsuura & Yamane; 1990; Arca et al., 2013; Monceau et al., 2014). Debido a que las larvas deberían haber presentado unos valores isotópicos elevados en $\delta^{15}N$ y $\delta^{13}C$, como consecuencia de su alimentación principalmente carnívora, a excepción de las pequeñas cantidades de azúcares que reciben de sus cuidadoras (Rome et al., 2015). En el caso de las pupas, como éstas no se alimentan deberían de haber presentado valores similares a las larvas. Por el contrario, en los adultos debería haberse visto reflejado el cambio en la alimentación hacia valores más bajos de $\delta^{15}N$ y $\delta^{13}C$, correspondientes con una dieta basada en productos vegetales, rica en néctar y fruta que es lo que constituye su principal fuente de energía (Raveret, 2000).

Tabla 1. Tipos de pellets fecales de *Vespa velutina nigrithorax* analizados por Perrard et al. (2009) en Castillon-La-Bataille (Francia) entre el 6 y el 26 de junio de 2007. Las observaciones representadas con “ – ” son datos que no pudieron ser obtenidos. Tabla adaptada de Perrard et al. (2009).

	Dates						total
	06 VII	10 VII	16 VII	18 VII	23 VII	25 VII	
Flesh pellets	32	13	12	33	19	62	171
Pulp pellets	-	0	17	11	18	18	64
Prey spectrum							
<i>Apis mellifera</i>	28	9	9	30	14	55	145
Halictinae	1	1	0	0	2	1	5
Other Apiformes	2	0	0	0	0	1	3
Calliphoridae	1	1	0	0	0	1	3
Muscidae	0	0	1	1	2	0	4
Other Brachycera	0	1	1	1	0	0	3
Insecta (unidentified fragment)	0	1	0	0	0	1	2
Vertebrate flesh	0	0	1	1	1	3	6

5.2.2 Actividad diaria de la colonia de *Vespa velutina*

Perrard et al. (2009) realizaron un estudio muy detallado de 4 nidos de *V. velutina nigrithorax* entre junio y julio de 2007 (ver **Tabla 2**, para más información sobre dichos nidos) en el departamento francés de Lot-et-Garonne. Para ello, estudiaron la actividad diaria de las 4 colonias a través de la grabación de vídeos cortos de 10 minutos cada 30 minutos entre las 5:30 am y las 10:30 pm horas (i.e. más de 35 observaciones al día) durante un mes desde el 20 de junio al 20 de julio de 2007 (Perrard et al., 2009). Consiguieron un total de 296 observaciones. También capturaron un nido embrionario con una reina y 4 obreras y lo mantuvieron en una caja de plástico ventilada durante 16 días para estudiar la toma diaria de agua y azúcares proporcionada. En la **Fig. 15** se detallan las entradas y salidas medias de las obreras de *V. velutina nigrithorax* en el avispero a lo largo de su ciclo circadiano, como puede comprobarse sus horas de máxima actividad (evidenciada por el número de individuos que entran y salen) está entre las 11 am y las 5 pm horas (**Fig. 15 arriba**). En la **Fig. 15 centro** se presenta la actividad de las avispas relacionada con la toma de agua y la ingesta de azúcares a través de 10 minutos de observación cada 30 minutos, lo que suma un total de 942 acciones (Perrard et al., 2009). La toma de agua presentó su máximo en torno a las 2 pm horas, sin embargo la toma de azúcares alcanzó sus máximos en las últimas horas del día entre las 8 pm y las 10 pm horas (**Fig. 15 centro**). De igual modo, en la **Fig. 15 abajo** se proporciona la información diaria de la actividad de la colonia dedicada a la construcción del nido y traída de materiales para su elaboración y mantenimiento, como puede comprobarse se repite el patrón de actividad máxima de labores de construcción del nido entre las 11 am y las 5 pm horas (**Fig. 15 abajo**).

Tabla 2. Descripción de las características de los nidos estudiados por Perrard et al. (2009). Las observaciones representadas con “ – ” son datos que no pudieron ser obtenidos. Tabla adaptada de Perrard et al. (2009).

Nest number		1	2	3	4
Nest situation	Locality	Laplume	Agen	Laplume	Agen
	Human environment	Rural (breeding site)	Urban (garden)	Rural (close to a broad-leaved forest)	Urban
	Habitat type	Cage	Above a veranda roof	Under terrace	Tree crown
Nest features	Support	Dead branch	Wall	Inside a breezeblock	Yew tree branch
	Height/ground (m)	1.7	3	2.5	8
	Entrance direction	NE	E	E-NE	NE
Observation interval	Start/end dates	10.VI / 28.VII	03.VII / 28.VII	03.VII / 10.VII	11.VII / 22.VII
	Duration (days)	43	11	3	3
Nest dimensions at start/ end of observations	Height (cm)	7 / 14	15 / 25	–	– / 35
	Diameter (cm)	8 / 13	25 / 31	–	25 / 31
Estimated population at end of observations		15	100	40	120
Activity at nest entrance for 10 minutes	Date of observation	09.VII	03.VII	03.VII	16.VII
	Number of returns	10	42	25	84
	Number of departures	9	40	21	76

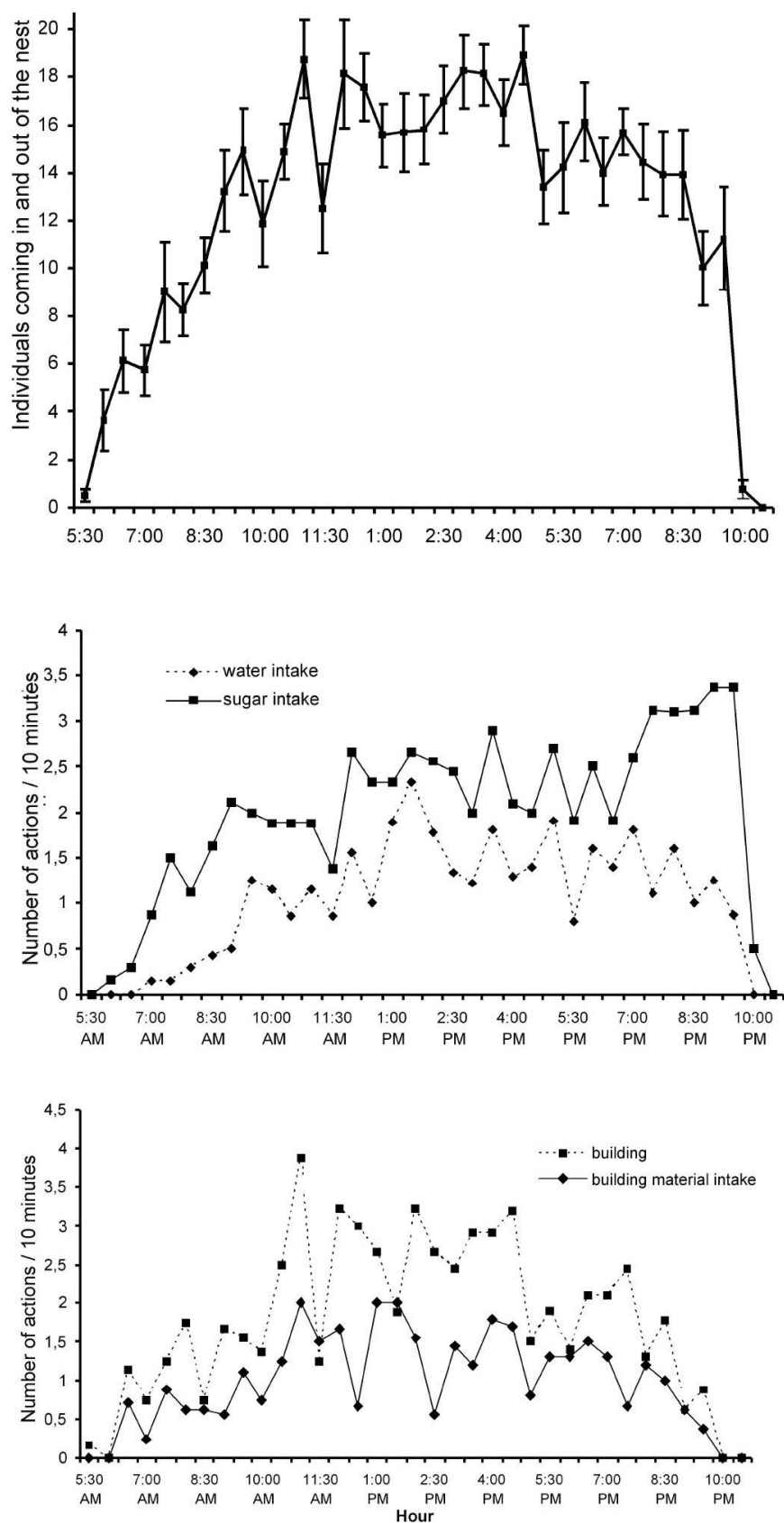


Figura 15. Rutinas diarias de *Vespa velutina nigrithorax* en relación a su actividad general (arriba), a la toma de agua y azúcares (centro) y a actividades relacionadas con la construcción del nido. Adaptado de Perrard et al. (2009)

5.2.3 Enemigos naturales

De acuerdo con Matsuura & Yamame (1990) Los enemigos naturales de *Vespa* spp. (incluida *V. velutina*) se pueden clasificar en 4 grupos según :

1. Depredadores de las avispas adultas fuera del nido
2. Endoparásitos de avispas adultas
3. Parasitoides de individuos inmaduros dentro del nido (avispero)
4. Depredadores que atacan nidos y que ataquen tanto a huevos, embriones, individuos en desarrollo y a adultos

5.2.3.1 Depredadores de las avispas adultas fuera del nido

Muchas especies de aves son depredadoras de véspidos y de hecho han sido responsables de los círculos de mimetismo mullerianos y batesianos desarrollados a partir de las coloraciones negras y amarillas de los himenópteros que han servido como modelos para explicar estos tipos de coloraciones (Matsuura & Yamame, 1990). En su hábitat natural (Asia) se han observado como presas de alcaudones, pero en ningún caso mayoritarias (Matsuura & Yamame, 1990). En cuanto a otros invertebrados se ha observado que las moscas de la familia Asilidae (principalmente de los géneros *Microstylum* y *Promachus*) y algunas especies de arañas depredan sobre ejemplares adultos de *Vespa* (Matsuura & Yamame, 1990). Tanto en Asia como en Europa, se ha observado que algunas especies de aves depredadores especializadas en himenópteros, como los halcones abejeros (*Pernis* spp.) o el abejaruco europeo (*Merops apiaster*) pueden alimentarse de avispas asiáticas adultas en vuelo (Villemant et al., 2010; Maciá et al., 2019).

5.2.3.2 Endoparásitos de avispas adultas

En cuanto a los principales endoparásitos de avispas adultas de género *Vespa*, destacan un peculiar grupo de insectos, los Stylopidae, una familia e insectos parásitos de avispas de distribución holártica. Matsuura, estudió el proceso de infección del género *Xenos* (Fig. 16) en 5 especies de *Vespa* en Japón y encontró que la tasa de parasitismo natural era de un 0,9% (Matsuura & Yamame, 1990; Makino et al., 2011). Las larvas de estos stylópodos infectan a las avispas (se agarran firmemente a ellas) cuando éstas se acercan a una flor o a una zona infestada con estos parásitos y se llevan al avispero. Una vez allí la larva de stylópodo penetra en la cavidad del cuerpo de una larva en desarrollo de avispa (tanto una obrera, como un macho o una futura reina) (Fig. 16). La larva parásita se alimenta de los fluidos del embrión de la avispa y pupa dentro de ésta. En este momento, la pupa del stylópodo no mata a la avispa

sino que hace que su comportamiento cambie dramáticamente. Las obreras desarrollan un comportamiento atípico dejan de realizar sus actividades diarias (no buscan alimento, apenas alimentan a las larvas, etc.) e hibernan, al igual que las futuras reinas reproductoras infectadas que tampoco forman nido después de la hibernación (Matsuura & Yamame, 1990). Ambas, obreras y hembras reproductoras al emerger del parón invernal terminan muriendo en el momento de la eclosión de la pupa del stylópido. Los machos “stylolizados” no presentan comportamiento de cópula (Matsuura & Yamame, 1990), lo que al igual que sucede con las reinas, podría interpretarse como un fenómeno de “castración parasitaria”.

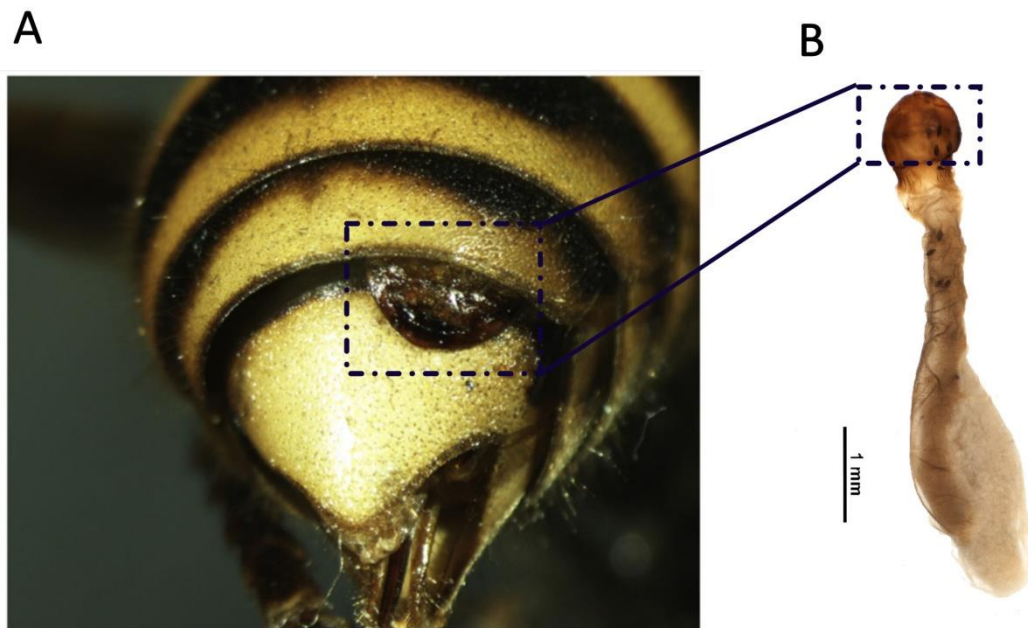


Figura 16. A, Cefalotórax de una hembra de *Xenos moutoni* sobresaliendo de entre los segmentos 5 y 6 de *Vespa analis*, imagen adaptada de Makino et al. (2011); B, hembra adulta de *Xenos vesparum*, imagen adaptada de boldsystems.org, CBG Photography Group.

Villemant et al. (2012) encontraron tres ejemplares subadultos de gusanos nematodos en el interior de *V. velutina nigrithrorax* (**Fig. 17**) procedentes de dos localidades francesas (Dompierre-sur-Besbre – en Allier- y Issigeac –Dordogne-). Dichos ejemplares procedían de dos capturas realizadas en el periodo invernal, una en noviembre de 2012 y otra en enero de 2013 (Villemant et al., 2012). Tras su análisis morfológico y molecular comprobaron que pertenecían a la familia de los mermítidos, y muy probablemente a la especie *Pheromermis vesparum*, un mermítido parásito autóctono de avispas sociales europeas. Sin embargo, la tasa de parasitación reportada en *V. velutina nigrithrorax* es muy baja y en estas condiciones no comprometería la supervivencia de las colonias de avispa asiática (Villemant et al., 2012)



Figura 17. *Vespa velutina nigrithorax* parasitizada (izquierda) por el nematodo *Pheromermis vesparum* (derecha). Adaptada de ©Quentin Rome/via wikipedia - CC BY-SA 4.0

5.2.3.3 Parasitoides de individuos inmaduros dentro del nido (avispero)

Los parasitoides son un grupo de insectos, principalmente dípteros e himenópteros que tienen a atacar a sus víctimas en una sola fase del ciclo, que suele ser un estado inmaduro dentro del cual se desarrollan y se convierten en adultos de vida libre.

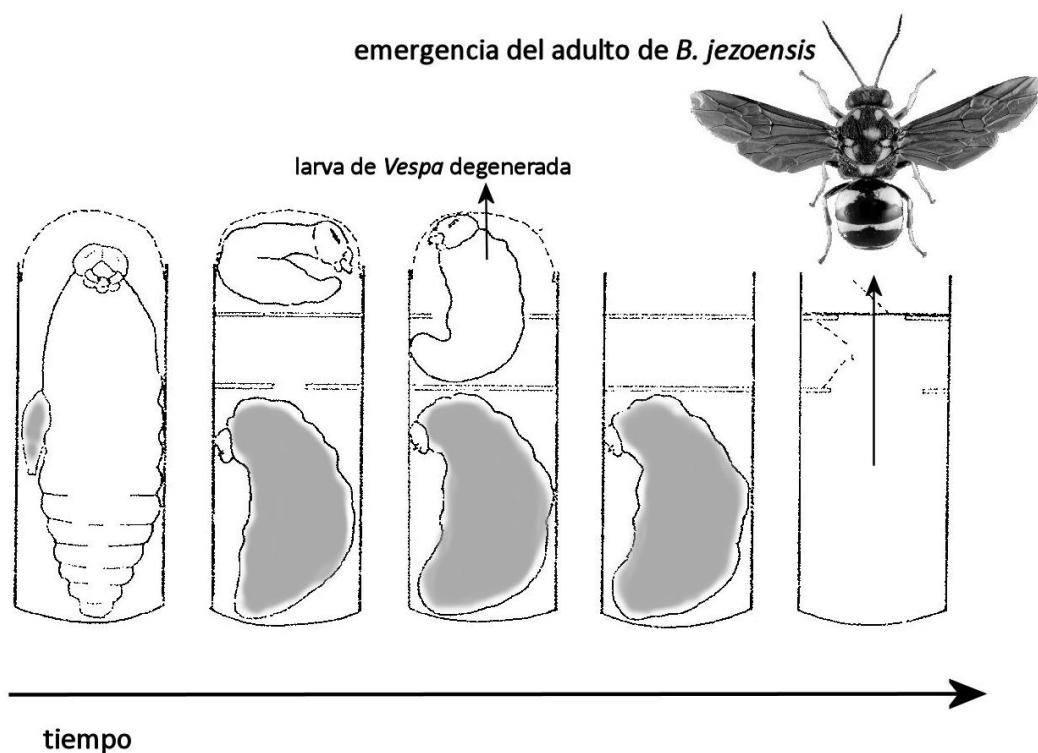


Figura 18. Evolución en el tiempo del parasitoide *Bareogonalos jezoensis* en una celdilla de *Vespa*. Esquema modificado de Yamame (1973).

Sólo se conocen seis especies de himenópteros parasitoides (de los géneros *Sphecophaga* (fam. Ichneumonidae) y *Bareogonalos* (fam. Trigonalidae) que parasiten véspidos dentro de sus nidos. En concreto, una especie de este último género, *B. jezoensis*, se ha encontrado parasitando nidos de *Vespa velutina velutina* (Yamame, 1973; Matsuura & Yamame, 1990) (**Fig. 18**). En continente Europeo, concretamente en Francia, se ha registrado una mosca parasitoide autóctona de la familia Conopidae, *Conops vesicularis*, parasitizando larvas en desarrollo de futuras reinas de *V. velutina nigrithrorax* (**Fig. 19**), lo que impidió la emergencia de esas nuevas hembras reproductoras y por tanto la formación de nuevas colonias en la siguiente temporada (Darrouzet et al., 2015a).

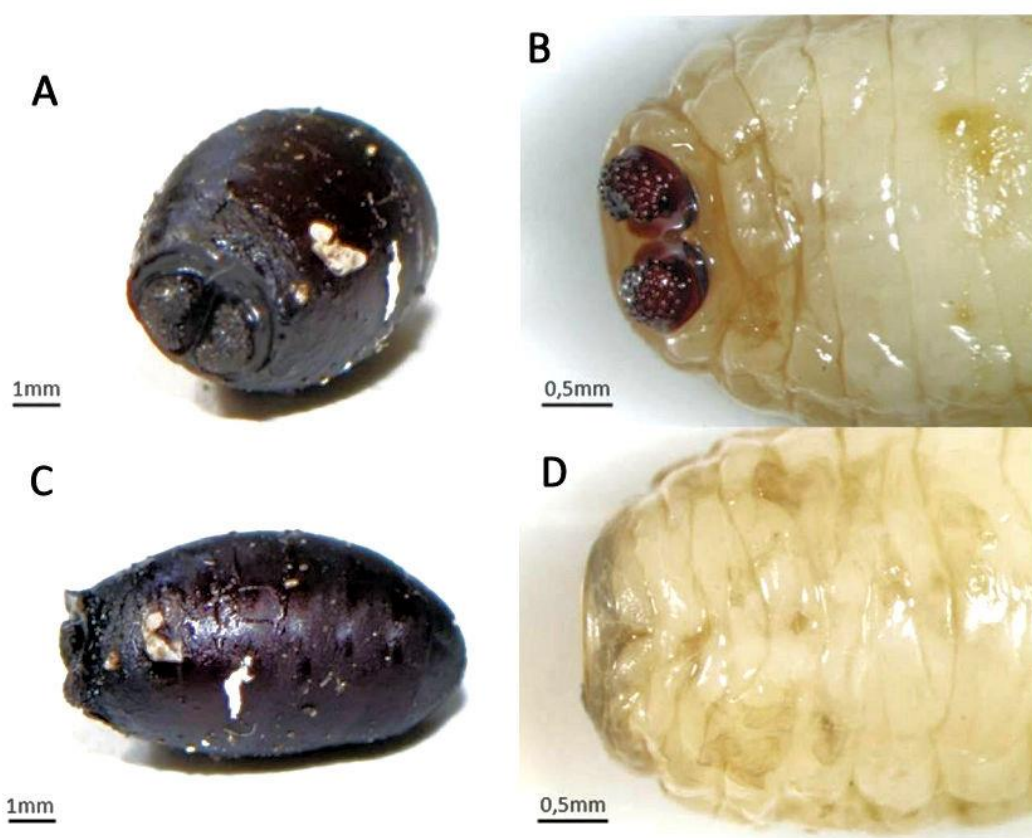


Figura 19. Pupas de *Conops vesicularis* encontradas en el abdomen de dos larvas de reinas muertas *Vespa velutina*. A, parte posterior de la pupa de *C. vesicularis*; B, vista lateral de la pupa de *C. vesicularis*; C, larva de futura reina en vista ventral; D, larva de futura reina en vista dorsal. Imágenes adaptadas de Darrouzet et al. (2015a).

De igual modo que los parasitoides anteriormente descritos, se han encontrado cuatro especies de escarabajos, tres del género *Metoecus* y uno de un género no identificado de ripifórido (fam. Ripiphoridae) dentro de un nido de *V. velutina velutina* en Java (Matsuura & Yamame, 1990), que también actuarían de un modo similar sobre los avispones.

5.2.3.4 Depredadores que atacan nidos, tanto a huevos, embriones, individuos en desarrollo y a adultos

En la región de Aquitania (Francia), se ha observado que, a finales del otoño algunas aves como el pito real (*Picus viridis*), el arrendajo (*Garrulus glandarius*), la urraca (*Pica pica*), el trepador azul (*Sitta europea*) y otras especies de la familia Paridae, suelen atacar los nidos de *V. velutina* y alimentarse de las últimas larvas, sin embargo todas estas aves son incapaces de atacar a una colonia totalmente activa (Villemant et al., 2011; CABI, 2019). Sin embargo, recientemente, se ha reportado en Cataluña el caso de una pareja de halcones abejeros que utilizaban como recurso *V. velutina* para alimentar a sus polluelos, destruyendo avisperos activos para capturar a sus habitantes (Macià et al., 2019). De forma similar, en Japón, su congénere, el halcón abejero asiático, suele atacar nidos de *Vespa analis* llevándose sus panales con huevos, larvas y avispas neonatas lejos del avispero (Matsuura & Yamame, 1990), para alimentar probablemente a sus polladas en el nido.

De forma ocasional, en el continente asiático, algunos úrsidos, como *Ursus arctos* y *U. thibetanus*, pueden alimentarse de diferentes especies de *Vespa*, como lo demuestran los restos de cutícula de estas avispas encontrados en los análisis de sus heces (Matsuura & Yamame, 1990). Entre dichos restos se han identificado ejemplares tanto machos como hembras por lo que se cree que los osos atacan directamente a las colonias de avispas y se alimenten de sus habitantes (Matsuura & Yamame, 1990). De igual modo se ha observado que los monos taiwaneses (*Macaca cyclopis*) también pueden atacar colonias de avispas ubicadas en los árboles (Matsuura & Yamame, 1990).

6. Consideraciones finales, medidas establecidas y perspectivas futuras

En 2018 el Principado de Asturias (a través de la Consejería de Desarrollo Rural, Ganadería y Pesca) en colaboración SERPA (Sociedad de Servicios del Principado de Asturias S.A.) puso en marcha una estrategia de ciencia ciudadana para la detección de nidos de la avispa asiática en la Comunidad. Para ello se implementaron diferentes medios de comunicación a través de los cuales el público en general puede hacer llegar notificaciones de avistamientos de nidos y de ejemplares de *V. velutina nigrithorax*, que posteriormente son revisados, verificados e implementados en una base de datos (Plan de lucha y control de la avispa asiática en Asturias

2018). La aplicación desarrollada se denominó AVISAP, y consiste en una plataforma web accesible desde cualquier tipo de dispositivo con conexión a internet (ordenador, tabletas, *smartphones*, etc.) desde la cual se puede notificar el avistamiento de nidos, permitiendo el aporte de fotografías y datos sobre la geolocalización del propio nido. AVISAP pone a disposición del público un correo electrónico (info@avisap.es), un número de teléfono móvil para avisos mediante *Whatsapp* (610 255 111) (el cual recibió más del 60% de los avisos) y también un buzón de voz convencional (984 249 165) para aquellas personas que no dominasen las nuevas tecnologías de la información y comunicación (TICs). Los resultados de este proyecto han sido muy prometedores, ya que a la finalización de la campaña de 2018 aparecieron registrados 275 usuarios, lo que permitió la disposición de 1918 trampas en distintos lugares de la geografía asturiana y cuyo trampeo permitió la captura de un total de 12.601 reinas de *V. velutina nigrithorax* en la Región (Plan de lucha y control de la avispa asiática en Asturias 2018).

En relación al proceso de invasión en Europa es necesario subrayar como aparentemente una especie que presenta un cuello de botella genético, es decir una baja diversidad genética evidenciada por la presencia de un único haplogrupo de gen mitocondrial COI ha conseguido colonizar rápidamente gran parte del Viejo Continente, llegando a alcanzar densidades de 23 nidos/km² en áreas urbanas (Franklin et al., 2007). Las predicciones realizadas parecen confirmar que la especie continuará expandiéndose y el calentamiento y el cambio global le están siendo favorables (Arca et al., 2011; Barbet-Massin et al., 2013; Monceau et al. 2014; Robinet et al. 2017), de hecho en Francia se ha propagado a un ritmo de 40.000 km al año (CABI, 2019). Parece ser que entre los factores clave de su éxito como colonizadora en Europa están su alto éxito como depredador (fallando muy pocas capturas) (Perrard et al. (2009), su habilidad para termoregular sus nidos a una temperatura constante de unos 30°C, incluso aunque las temperaturas exteriores sean mucho más bajas (Spradberry, 1973; Martin, 1990; Monceau et al., 2014), y su baja tasa de competición con otras especie de *Vespa* por el alimento y los lugares para anidar, como ocurre en su área de distribución nativa, donde su distribución es mucho más restringida (Matsuura, 1978; Matsuura & Yamame, 1990).

En cuanto a los métodos de control “naturales” algunos autores como Villemant et al. (2012) y Darrouzet et al. (2015a) presentan la posibilidad de utilizar parasitoides o parásitos autóctonos para controlar las poblaciones europeas de *V. velutina nigrithorax*. Estudios más recientes proponen agentes biológicos como microorganismos y virus lo que conllevaría un mayor riesgo (Dalmon et al., 2019). A este respecto, resulta interesante el descubrimiento llevado a cabo por Darrouzet et al. (2019b). Estos autores encontraron machos de avispa asiática en las

poblaciones francesas en fases muy tempranas de su ciclo anual (donde no sería esperable su emergencia) que presentaron la peculiaridad de ser ejemplares diploides (2n), fenómeno excepcionalmente infrecuente y que estos autores han interpretado como una circunstancia que también podría ayudar a explicar la baja diversidad genética de la especie en Francia. Otra característica interesante de este fenómeno es que es los machos no suelen participar en las actividades de la colonia, por lo que producción temprana de machos diploides a expensas de las obreras conllevaría un detrimento en el crecimiento de la colonia y podría desencadenar, en último término, en una reducción futura de su rango de distribución europeo (Darrouzet et al., 2019b).

Finalmente, en cuanto a los ataques por parte de *V. velutina nigrithorax*, en el Principado de Asturias, estos suelen ocurrir mayoritariamente cuando las personas se molestan, dañan o destrozan, en la mayoría de los casos inconscientemente, sus nidos secundarios (principalmente los nidos ubicados en el suelo o muy cerca de él, normalmente en sebes o zonas que habitualmente son trabajadas o ajardinadas por las personas (E. Ron com. pers.; V. Vázquez com. pers.; Arias obs. pers.)). No existen estudios detallados sobre el porcentaje de personas atacadas por avispa asiática en relación a la ubicación de sus nidos, pero un estudio bastante completo realizado en Japón con una especie similar (*Vespa simillama*) confirma las observaciones anteriormente reseñadas para Asturias, siendo las avispas procedentes de avisperos más cercanos al suelo las que causan más ataques (ver **Tabla 3**).

Tabla 3. Relación entre el porcentaje de personas aguijoneadas (n=272) por *Vespa simillama* en zonas residenciales de Otaru (Hokkaido, Japón) en función de la ubicación del nido de la avispa. (Adaptado de Makino et al. 1981 y Ban 1980).

Año	Huecos de paredes / muros	Bajo el suelo	Áticos/terrazas	aleros de tejados	Otros lugares
1977	70,8	11,7	3,9	1,3	12,3
1978	81,0	4,8	4,8	0,0	9,4
1979	45,5	4,5	13,6	0,0	36,4
1980	63,6	0,0	6,1	9,1	21,2
Total	70,2	8,1	5,1	1,8	14,8

7. Referencias

- Arca, M., Mougél, F., Guillemaud, T., Dupas, S., Rome, Q., Perrard, A., Muller, F., Fossoud, A., Capdevielle-Dulac, C., Torres-Leguizamon, M., Chen, X. X., Tan, J. L., Jung, C., Villemant, C., Arnold, G., Silvain, J. F., 2015. Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina*, in Europe. *Biological Invasions*, 17(8), 2357-2371. <http://link.springer.com/article/10.1007/s10530-015-0880-9> doi: 10.1007/s10530-015-0880-9
- Arca, M., Papachristoforou, A., Mougél, F., Rortais, A., Monceau, K., Bonnard, O., Tardy, P., Thiéry, D., Silvain, J. F., Arnold, G., 2014. Defensive behaviour of *Apis mellifera* against *Vespa velutina* in France: testing whether European honeybees can develop an effective collective defence against a new predator. *Behavioural Processes*, 106, 122-129. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0376635714001223> doi: 10.1016/j.beproc.2014.05.002
- Archer M, 2012. *Vespine wasps of the world: behaviour, ecology and taxonomy of the Vespinae*. UK: Siri Scientific Press, 352 pp
- Archer ME, 1984. Life and fertility tables for the wasp species *Vespula vulgaris* and *Dolichovespula sylvestris* (Hymenoptera: Vespidae) in England. *Entomologia Generalis*, 9(3):181-188
- Archer ME, 1994. Taxonomy, distribution and nesting biology of the *Vespa bicolor* group (Hym., Vespinae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 130(1560-63):149-158
- Barbet-Massin M, Rome Q, Muller F, Perrard A, Villemant C, Jiguet F, 2013. Climate change increases the risk of invasion by the Yellow-legged hornet. *Biological Conservation*, 157:4-10. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320712004107>
- Beggs JR, Brockerhoff EG, Corley JC, Kenis M, Masciocchi M, Muller F, Rome Q, Villemant C, 2011. Ecological effects and management of invasive alien Vespidae. *BioControl*, 56(4):505-526. <http://www.springerlink.com/link.asp?id=102853>
- 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(4), 589-597. <http://link.springer.com/article/10.1007/s13355-016-0435-2> doi: 10.1007/s13355-016-0435-2
- Budge, G. E., Hodgetts, J., Jones, E. P., Ostojá-Starzewski, J. C., Hall, J., Tomkies, V., Semmence, N., Brown, M., Wakefield, M., Stainton, K., 2017. The invasion, provenance and diversity of *Vespa velutina* Lepeletier (Hymenoptera: Vespidae) in Great Britain. *PLoS ONE*, 12(9), e0185172. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0185172> doi: 10.1371/journal.pone.0185172
- CABI, 2019. *Invasive Species Compendium*. Detailed coverage of invasive species threatening livelihoods and the environment worldwide Sarah Bunker, consultant, UK 10/08/10 Original

text by: CRCNPB Australia, CRC for National Plant Biosecurity, Canberra, Australia
<https://www.cabi.org/isc/datasheet/109164>

Carpenter JM, Kojima J, 1997. Checklist of the species in the subfamily Vespinae (Insecta: Hymenoptera: Vespidae). Natural History Bulletin of Ibaraki University, 1:51-92

Castro L, Pagola-Carte S, 2010. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae), recolectada en la Península Ibérica. Heteropterus Revista de Entomología, 10: 193-196

Codesido M, 2017. Estudio de la dieta de la avispa asiática (*Vespa velutina* Lepeletier, 1836) mediante isótopos estables. Memoria del Trabajo de Fin de Grado, Univeridade da Coruña. 28 pp.

Couto A, Lapeyre B, Thiéry D, Sandoz J-C, 2016. Olfactory pathway of the hornet *Vespa velutina*: new insights into the evolution of the hymenopteran antennal lobe. The Journal of Comparative Neurology, 524: 2335-2359

Chauzat MP, Martin S, 2009. A foreigner in France: the Asian hornet. Biologist, 56(2):86-91.
<https://secure.fera.defra.gov.uk/beebase/downloadDocument.cfm?id=277>

Choi MoonBo, Martin SJ, Lee JongWook, 2012. Distribution, spread, and impact of the invasive hornet *Vespa velutina* in South Korea. Journal of Asia-Pacific Entomology, 15(3):473-477.
<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1226861511001324>

Dalmon A, Gayral P, Decante D, Klopp C, Bigot D, Thomasson M, Herniou EA, Alaux C, Le Conte Y, 2019. Viruses in the Invasive Hornet *Vespa velutina*. Viruses 1041, en prensa.

Darrouzet E, Gevar J, Dupont S, 2015a. A scientific note about a parasitoid that can parasitize the yellow-legged hornet, *Vespa velutina nigrithorax*, in Europe. Apidologie, 46: 130–132

Darrouzet E, Gevar J, Guignard Q, Aron S, 2015b. Production of early diploid males by European colonies of the invasive hornet *Vespa velutina nigrithorax*. PLoS ONE 10: 1-9

DEFRA, 2018. Asian hornet: UK sightings in 2018. News Story. UK: Department for Environment, Food & Rural Affairs. https://www.gov.uk/government/news/asian-hornet-uk-sightings-in-2018?utm_source=cec6c1f9-f157-4b1b-acee-779da3e783f3&utm_medium=email&utm_campaign=govuk-notifications&utm_content=immediate

Dong DZ, Wang YZ, 1989. A preliminary study of the biology of *V. velutina auraria* Smith and *Vespa tropica ducalis* Smith. Zoological Research, 10(2):155-162

EPPO, 2007. *Vespa velutina*: a new invasive species found in France. EPPO Reporting Service, 10:8-9. <http://archives.eppo.int/EPPOReporting/2007/Rse-0710.pdf>

Fédération Départementale des Groupements de Défense contre les Organismes Nuisibles de Loire-Atlantique, 2015. (Propositions pour une harmonisation de la lutte contre le Frelon asiatique (*Vespa velutina nigrithorax*)). Grandchamps-des-Fontaines, France: Fédération Départementale des Groupements de Défense contre les Organismes Nuisibles de Loire-

Atlantique.http://polleniz.fr/wp-content/uploads/2018/04/presentation_plan_frelon_asiatique_2015.pdf

Federazione Apicoltori Italiani, 2013. Vespa velutina: prima segnalazione in Italia. E' allarme! (Vespa velutina: first record in Italy. Alarm!). Rome, Italy: Federazione Apicoltori Italiani. http://www.federapi.biz/index.php?option=com_content&task=view&id=1176&Itemid=1

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(2), 221-229. <https://link.springer.com/article/10.1007/s13355-016-0470-z> doi: 10.1007/s13355-016-0470-z

Goldarazena, A., Heredia, I. P. de, Romon, P., Iturrondobeitia, J. C., Gonzalez, M., Lopez, S., 2015. Spread of the yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* du Buysson (Hymenoptera: Vespidae) across Northern Spain. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 45(1), 133-138. [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2338](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2338) doi: 10.1111/epp.12185

Grosso-Silva JM, Maia M, 2012. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera, Vespidae), new species for Portugal. *Arquivos Entomológicos*, 6, 53-54.

Haro L de, 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(2/3):650-652. <http://www.sciencedirect.com/science/journal/00410101>

Haxaire J, Bouguet JP, Tamisier JP, 2006. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836, a fearsome new addition to the French fauna (Hym., Vespidae). (*Vespa velutina* Lepeletier, 1836, une redoutable nouveauté pour la faune de France (Hym., Vespidae).) *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 111(2):194

Ho ChewnLang, Lin YahLuen, Li ShuFen, 1999. Three toxins with phospholipase activity isolated from the yellow-legged hornet (*Vespa verutina*) venom. *Toxicon* (Oxford), 37(7):1015-1024

Jung C, Kang MS, Kim DW, Lee HS, 2007. Vespidae wasps (Hymenoptera: Vespidae) occurring around apiaries in Andong, Korea. I. Taxonomy and life history. *Korean Journal of Apiculture*, 22:53-62

Kim JeongKyu, Choi MunBo, Moon TaeYoung, 2006. Occurrence of *Vespa velutina* Lepeletier from Korea, and a revised key for Korean *Vespa* species (Hymenoptera: Vespidae). *Entomological Research*, 36(2):112-115. <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1748-5967.2006.00018.x>

Kishi, S., Goka, K., 2017. Review of the invasive yellow-legged hornet, *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae), in Japan and its possible chemical control. *Applied Entomology and Zoology*, 52(3), 361-368. <https://link.springer.com/article/10.1007/s13355-017-0506-z> doi: 10.1007/s13355-017-0506-z

Kuo MC, Yeh WH, 1990. Ecological study of the rare wasp *Vespa wilemani*. 1-7

Lara Ruiz J, 2014. Primeros datos sobre las fuentes nectaríferas de *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 en la Península Ibérica (Hymenoptera, Vespidae). Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.), 55: 302.

Leza, M., Miranda, M. Á., Colomar, V., 2018. First detection of *Vespa velutina* nigrithorax (Hymenoptera: Vespidae) in the Balearic Islands (Western Mediterranean): a challenging study case. Biological Invasions, 20(7), 1643-1649. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10530-017-1658-z> doi: 10.1007/s10530-017-1658-z

López S, González M, Goldarazena A, 2011. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae): first records in Iberian Peninsula. Bulletin OEPP/EPPO Bulletin, 41(3):439-441. [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2338](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2338)

Macià FX, Menchetti M, Corbellab C, Grajerad J, Vila R, 2019. Exploitation of the invasive Asian Hornet *Vespa velutina* by the European Honey Buzzard *Pernis apivorus*. Bird Study, en prensa.

Makino S, Yamane SK, Ban T, Kunou I, 1981. The Japanese Hornet *Vespa simillis* Smith, an Important Nuisance Pest in Urban areas (Hymenoptera: Vespidae). Japanese Journal of Sanitary Zoology 32: 203–213.

Makino S, Kawashima M, Kosaka H, 2011. First record of occurrence of *Xenos moutoni* (Strepsiptera; Stylopidae), an important parasite of hornets (Hymenoptera: Vespidae: *Vespa*), in Korea. Journal of Asia-Pacific Entomology 14: 137–139.

Martin SJ, 1990. Nest thermoregulation in *Vespa simillima*, *V. tropica* and *V. analis*. Ecological Entomology, 15(3):301-310

Martin SJ, 1992. Colony failure in the social wasp *Vespa affinis* (Hymenoptera, Vespidae). Japanese Journal of Entomology, 60(4):671-681

Martin SJ, 1995. Hornets (Hymenoptera: Vespinae) of Malaysia. Malayan Nature Journal, 49:71-82

Martin SJ, 2004. A simulation model of biological control of social wasps (Vespinae) using mermithid nematodes. New Zealand Journal of Zoology, 31(3):241-248

Matsuura M, 1973. Nesting habits of several species of the genus *Vespa* in Formosa. Knotyu, 41:286-293

Matsuura M, 1984. Comparative biology of the five Japanese species of the genus *Vespa* (Hymenoptera, Vespidae). Bulletin of the Faculty of Agriculture, Mie University, 69:1-131

Matsuura M, Yamane S, 1990. Biology of the vespine wasps. Berlin, Germany: Springer Verlag, xix + 323 pp

Minoshima, Y. N., Yamane, S., Ueno, T., 2015. An invasive alien hornet, *Vespa velutina* nigrithorax du Buysson (Hymenoptera, Vespidae), found in Kitakyushu, Kyushu Island: a first record of the species from mainland Japan. Japanese Journal of Systematic Entomology, 21(2), 259-261.

Mollet T, Torre C de la, 2006. *Vespa velutina*. The Asian Hornet. Bulletin technique Agricole, 33(4):203-208

Monceau K, Maher N, Bonnard O, Thiéry D, 2013. Predation dynamics study of the recently introduced honeybee killer *Vespa velutina*: learning from the enemy. Apidologie, 44, 209–221.

Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D., 2014. *Vespa velutina*: a new invasive predator of honeybees in Europe. Journal of Pest Science, 87(1), 1-16. <http://link.springer.com/article/10.1007/s10340-013-0537-3> doi: 10.1007/s10340-013-0537-3

Muller F, Rome Q, Perrard A, Villemant C, 2013. The Asian hornet in Europe: how far will it go? (Le frelon asiatique en Europe: jusqu'où ira-t-il?). Insectes, 169:3-6. <http://www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i169muller-et-al.pdf>

Muller FJ, Rome Q, Perrard A, Villemant C, 2010. Potential influence of habitat type and seasonal variations on prey spectrum of *Vespa velutina*, the Asian hornet, in Europe. In: Apimondia 2009 - Montpellier - France - Proceedings. Rome, Italy: Apimondia (International Federation of Beekeepers' Associations). <https://www.apimondia.com/congresses/2009/Bee-Health/Symposia/Potential%20Influence%20of%20Habitat%20Type%20and%20Seasonal%20Variations%20on%20Prey%20Spectrum%20of%20the%20Invasive%20Alien%20Species%20Vespa%20velutina%20-%20MULLER%20Frank.pdf>

NNSS, undated. Asian Hornet Alert! UK: GB Non-Native Species Secretariat. www.nationalbeeunit.com/downloadDocument.cfm?id=698

Ono M, Igarashi T, Ohno E, Sasaki M, 1995. Unusual thermal defence by a honeybee against mass attack by hornets. Nature (London), 377(6547):334-336

Plan de lucha y control de la avispa asiática en Asturias, 2018. SERPA-Consejería de Desarrollo Rural, Agroganadería y Pesca, 65 pp.

Perrard A, 2012. Systematics & geometric morphometrics: Evolution of the wing venation in the genus *Vespa* (Hymenoptera: Vespidae). Paris, France: Museum National d'Histoire Naturelle

Perrard A, Haxaire J, Rortais A, Villemant C, 2009. Observations on the colony activity of the Asian hornet *Vespa velutina* Lepeletier 1836 (Hymenoptera: Vespidae: Vespinae) in France. Annales de la Société Entomologique de France, 45(1):119-127. <http://www.ann.sef.free.fr/>

Perrard A, Pickett K, Villemant C, Kojima J, Carpenter J, 2013. Phylogeny of hornets: a total evidence approach (Hymenoptera, Vespidae, Vespinae, *Vespa*). Journal of Hymenoptera Research, 32:1-15

Poidatz, J., Plantey, R. L., Thiéry, D., 2018. Indigenous strains of *Beauveria* and *Metharizium* as potential biological control agents against the invasive hornet *Vespa velutina*. Journal of Invertebrate Pathology, 153, 180-185. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022201117302586> doi: 10.1016/j.jip.2018.02.021

Raveret, M. 2000. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behaviour. Annual Review of Entomology, 45, 121–150.

Requier F, Rome Q, Chiron G, Decante D, Marion S, Menard M, Muller F, Villemant C, Henry M, 2019. Predation of the invasive Asian hornet affects foraging activity and survival probability of honey bees in Western Europe. Journal of Pest Science, 92(2), 567–578. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1063-0> doi: 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(1), 205-215. [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2664](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2664) doi: 10.1111/1365-2664.12724

Rome Q, Dambrine L, Onate C, Muller F, Villemant C, García Pérez AL, Maia M, Carvalho Esteves P, Bruneau E, 2013. Spread of the invasive hornet *Vespa velutina* Lepeletier, 1836, in Europe in 2012 (Hym., Vespidae). Bulletin de la Société entomologique de France, 118:21-22. http://inpn.mnhn.fr/docs/Vespa_velutina/1643-1-Rome_et_al_2013_p.pdf

Rome Q, Muller F, Gargominy O, Villemant C, 2009. 2008 assessment of *Vespa velutina* Lepeletier spread in France (Hymenoptera, Vespidae). (Bilan 2008 de l'invasion de *Vespa velutina* Lepeletier en France (Hymenoptera, Vespidae).) Bulletin de la Société Entomologique de France, 114(3):297-302

Rome Q, Muller F, Villemant C, 2012. Expansion in 2011 of *Vespa velutina* Lepeletier (Hymenoptera, Vespidae) in Europe. (Expansion 2011 de *Vespa velutina* Lepeletier (Hymenoptera, Vespidae) en Europe.) Bulletin de la Société entomologique de France, 117:114

Rome Q, Perrard A, Muller F, Villemant C, 2011. Monitoring and control modalities of a honeybee predator, the yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae). Aliens: The Invasive Species Bulletin, No.31:7-15. <http://www.issg.org/publications.htm>

Rome Q, Villemant C, 2018. Identification Information Sheet for *Vespa velutina*. (Fiche d'aide à l'identification de *Vespa velutina*). Paris, France: Muséum national d'Histoire naturelle. 2 pp. http://frelonasiatique.mnhn.fr/wp-content/uploads/sites/10/2015/06/Fiches_Identification_Vespa_velutina_MNHN.pdf

Rome, Q., 2019. The Asian Hornet, *Vespa velutina*. (Le Frelon asiatique, *Vespa velutina*). Paris, France: Muséum national d'Histoire naturelle. <http://frelonasiatique.mnhn.fr/home/>

Rome, Q., Muller, F. J., Touret-Alby, A., Darrouzet, E., Perrard, A., Villemant, C., 2015. Caste differentiation and seasonal changes in *Vespa velutina* (Hym.: Vespidae) colonies in its introduced range. Journal of Applied Entomology, 139(10), 771-782. [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1439-0418](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1439-0418) doi: 10.1111/jen.12210

Rortais A, Villemant C, Gargominy O, Rome Q, Haxaire J, Papachristoforou A, Arnold G, 2010. A new enemy of honeybees in Europe: the Asian hornet *Vespa velutina*. In: Atlas of Biodiversity

Risks - from Europe to the globe, from stories to maps [ed. by Settele, J. \Penev, L. \Georgiev, T. \Grabaum, R. \Grobelnik, V. \Hammen, V. \Klotz, S. \Kuhn, I.]. Sofia, Bulgaria: Pensoft

Sánchez X, Charles RJ, 2019 Notes on the Nest Architecture and Colony Composition in Winter of the Yellow-Legged Asian Hornet, *Vespa velutina* Lepeletier 1836 (Hym.: Vespidae), in Its Introduced Habitat in Galicia (NW Spain). Insects, 10: 237.

Schwartz C, Villemant C, Rome Q, Muller F, 2012. *Vespa velutina* (Asian hornet): a new hymenopteran in France. (*Vespa velutina* (frelon asiatique): un nouvel hyménoptère en France.) Revue Française d'Allergologie, 52(5):397-401

Shah FA, Shah TA, 1991. *Vespa velutina*, a serious pest of honey bees in Kashmir. Bee World, 72(4):161-164

Smit, J., Noordijk, J., Zeegers, T., 2018. Will the Asian hornet (*Vespa velutina*) settle in the Netherlands?. (De opmars van de Aziatische hoornaar (*Vespa velutina*) naar Nederland). Entomologische Berichten, 78(1), 2-6. <http://www.nev.nl/pages/publicaties/eb/>

Smith F, 1852. Descriptions of some new and apparently undescribed species of hymenopterous insects from north China, collected by Robert Fortune, Esq. 7 (2):33-45. Transactions of the Royal Entomological Society of London, 7(2):33-45

Spradbery JP, 1973. Wasps. An account of the biology and natural history of social and solitary wasps, with particular reference to those of the British Isles. London, Sigwick and Jackson., UK, xvi + 408 pp

Stainton, K., Hall, J., Budge, G. E., Boonham, N., Hodgetts, J., 2018. Rapid molecular methods for in-field and laboratory identification of the yellow-legged Asian hornet (*Vespa velutina nigrithorax*). Journal of Applied Entomology, 142(6), 610-616. <https://onlinelibrary.wiley.com/journal/14390418>

States of Alderney, 2019. Asian Hornet Spring Trapping Programme. Alderney, Channel Islands: States of Alderney. <http://www.alderney.gov.gg/article/170204/Asian-Hornet-Spring-Trapping-Programme>

States of Guernsey Government, 2016. Asian hornet identified in Alderney. <https://www.gov.gg/article/155332/Asian-Hornet-identified-in-Alderney>

States of Guernsey Government, undated. Asian Hornet. St. Peter Port, Guernsey, Channel Islands: States of Guernsey Government. <https://www.gov.gg/asianhornet>

States of Jersey, 2019. Asian Hornet sightings, identification and reporting. Jersey, Channel Islands: States of Jersey. <https://www.gov.je/Environment/LandMarineWildlife/Insects/Pages/Asian-Hornet-sighting,-identification-and-reporting.aspx>

Takahashi, R., Okuyama, H., Minoshima, Y. N., Takahashi, J. I., 2018. Complete mitochondrial DNA sequence of the alien hornet *Vespa velutina* (Insecta: Hymenoptera) invading Kyushu

Island, Japan. Mitochondrial DNA Part B, 3(1), 179-181.
<https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/23802359.2018.1437823>

Takeuchi, T., Takahashi, R., Kiyoshi, T., Nakamura, M., Minoshima, Y. N., Takahashi, J., 2017. The origin and genetic diversity of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina* introduced in Japan. *Insectes Sociaux*, 64(3), 313-320. <http://rd.springer.com/journal/40>

Tan K, Hepburn HR, Radloff SE, Yu YS, Liu YQ, Zhou DY, Neumann P, 2005. Heat-balling wasps by honeybees. *Naturwissenschaften*, 92(10):492-495.
<http://www.springerlink.com/link.asp?id=10047>

Tan K, Radloff SE, Li JJ, Hepburn HR, Yang MX, Zhang LJ, Neumann P, 2007. Bee-hawking by the wasp, *Vespa velutina*, on the honeybees *Apis cerana* and *A. mellifera*. *Naturwissenschaften*, 94(6):469-472. <http://www.springerlink.com/content/1626718j8706275/fulltext.html>

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(6), 553-562. <https://onlinelibrary.wiley.com/journal/14390418>

Vecht J van der, 1957. The Vespinae of the Indo-Malayan and Papuan areas (Hymenoptera, Vespinae). *Zoologische Verhandelingen*, 34:1-83

Villemant C, 2008. *Apis cerana* defends itself against *Vespa velutina*: observations in the forset massif of Bi Doup, Vietnam (Hym.). (*Apis cerana* se défend contre *Vespa velutina*: observations dans le massif forestier du Bi Doup, Vietnam (Hym.).) *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 113(3):312

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(9):2142-2150. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320711001315>

Villemant C, Muller F, Haubois S, Perrard A, Darrouzet E, Rome Q, 2011b. (Bilan des travaux (MNHN et IRBI) sur l'invasion en France de *Vespa velutina*, le frelon asiatique prédateur d'abeilles). In: *Journée Scientifique Apicole JSA*, Arles, France, 11 February 2011 [*Journée Scientifique Apicole JSA*, Arles, France, 11 February 2011], [ed. by Barbançon J-M, L'Hostis M]. Nantes, France: ONIRIS-FNOSAD. http://leruchersx.cluster023.hosting.ovh.net/wp-content/uploads/2017/12/2011_02_11_Bilan_Invasion_Vespa_velutina_JSA.pdf

Villemant C, Haxaire J, Streito JC, 2006. [English title not available]. (Premier bilan de l'invasion de *Vespa velutina* Lepeletier en France (Hymenoptera, Vespidae).) *Bulletin de la Société entomologique de France*, 111(4):235-238

Villemant C, Haxaire J, Streito JC, 2006. The discovery of the Asian hornet *Vespa velutina* in France. (La découverte du frelon asiatique *Vespa velutina*, en France.) *Insectes*, 143(4):3-7. <http://www.inra.fr/opie-insectes/pdf/i143villemant-haxaire-streito.pdf>

Williams PH, 1988. Social wasps (Hym., Vespidae) from the Kashmir Himalaya. *Entomologist's Monthly Magazine*, 124(1488-1491):149-152

Yamane S, 1973. Descriptions of the second to final instal larvae of *Bareogonalos jezoensis* with some notes on its biology (Hymenoptera, Trigonalidae). The Entomological Society of Japan Kontyu, 41(2):194-202