





# Quando i ghiacciai si ritirano

Conseguenze per la biodiversità di impollinatori, le reti trofiche e i patogeni delle api

Andrea Ferrari<sup>(1)</sup>, Giovanni Cilia<sup>(2)</sup>, Matteo Conti<sup>(3)</sup>, Carlo Polidori<sup>(4)</sup>, Gianalberto Losapio<sup>(3)</sup>

1. Libera Università di Bolzano, Facoltà di Scienze Agrarie, ambientali e alimentari
2. Consiglio per la ricerca in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria (CREA) - Centro di Ricerca Agricoltura e Ambiente di Bologna (CREA-AA)
3. Università degli Studi di Milano, Dipartimento di Bioscienze
4. Università degli Studi di Milano, Dipartimento di Scienze e Politiche Ambientali

## Riassunto

Il ritiro dei ghiacciai rappresenta una delle manifestazioni più evidenti del cambiamento climatico globale, un fenomeno che sta trasformando profondamente gli ecosistemi alpini. Le aree recentemente "liberate" dal ghiacciaio costituiscono laboratori naturali ideali per comprendere come biodiversità, interazioni ecologiche e trasmissione di patogeni rispondano ai cambiamenti climatici. In questo testo vengono sintetizzati i risultati di tre recenti studi condotti lungo la fronte del Ghiacciaio del Mont Miné (Vallese, Svizzera), attraverso un gradiente di successione ecologica che copre oltre 140 anni di deglaciazione. Le ricerche hanno analizzato come il ritiro glaciale influenzi la diversità di piante e impollinatori, la struttura delle reti di impollinazione e la diffusione di patogeni associati alle api. I risultati mostrano che il ritiro dei ghiacciai innesca un processo a due fasi: inizialmente, la colonizzazione da parte delle piante aumenta la biodiversità e la complessità delle interazioni ecologiche, ma nel lungo periodo l'espansione di arbusti e foreste riduce gli habitat aperti e determina un declino della diversità di specie di piante e impollinatori. Parallelamente, le reti di impollinazione diventano progressivamente meno robuste e passano da configurazioni ricche di interazioni specializzate a strutture dominate da poche specie generaliste. L'analisi dei patogeni evidenzia inoltre una distribuzione differente tra api domestiche e api selvatiche, suggerendo che la condivisione delle risorse floreali possa influenzare le loro opportunità di trasmissione. Nel complesso, i risultati indicano che il ritiro glaciale non modifica soltanto la composizione delle comunità biologiche, ma anche le relazioni ecologiche tra livelli trofici, ovvero tra i produttori, i consumatori di primo livello e i loro parassiti, con impatti sul funzionamento degli ecosistemi alpini. Comprendere questi cambiamenti è fondamentale per sviluppare strategie di conservazione della biodiversità efficaci in un contesto di rapido riscaldamento climatico e di progressiva scomparsa dei ghiacciai alpini.

## Abstract: When glaciers retreat

*Glacier retreat is one of the most visible manifestations of climate change in mountain regions and is profoundly reshaping Alpine ecosystems. Newly exposed glacier forelands provide natural laboratories to investigate how biodiversity, ecological interactions and pathogen dynamics respond to environmental change. This article synthesizes the results of three recent studies conducted along the Mont Miné glacier foreland (Swiss Alps), covering more than 140 years of ecological succession following deglaciation. The studies examined how glacier retreat affects plant and pollinator diversity, pollination network structure, and the distribution of bee-associated pathogens. Our findings reveal a two-phase process. In the early stages of succession, plant colonization promotes increases in biodiversity and interaction diversity. In the long term, however, the expansion of shrubs and forests reduces the availability of open habitats, leading to declines in both plant and pollinator diversity. At the same time, pollination networks become less robust, shifting from structures rich in specialised interactions towards configurations increasingly dominated by generalist species. Pathogen screening further revealed contrasting distributions between managed honey bees and wild bees, suggesting that the sharing of floral resources may influence opportunities for their pathogen transmission. Overall, glacier retreat affects not only the composition of biological communities, but also the ecological relationships – at least among three trophic levels (producers, consumers and parasites) – and the processes that underpin ecosystem functioning. These findings highlight the importance of understanding ecological network dynamics in rapidly changing mountain environments and provide valuable insights for the conservation of Alpine biodiversity in a warming world.*

## Introduzione

Gli ecosistemi montani rappresentano importanti riserve idriche, custodiscono habitat unici e offrono rifugio a numerose specie adattate a condizioni ambientali estreme. Tra questi ambienti, le aree glaciali e periglaciali costituiscono alcuni

degli ecosistemi dinamici e particolarmente sensibili agli effetti del cambiamento climatico. Comprendere come queste trasformazioni influenzino la biodiversità alpina è oggi una delle grandi sfide dell'ecologia contemporanea.

Il ritiro dei ghiacciai è uno dei sintomi più evidenti del cambiamento climatico in corso (Marzeion *et al.*, 2014, Roe *et al.*, 2017). Negli ultimi decenni, l'aumento delle temperature globali ha accelerato la fusione dei ghiacciai in tutto il mondo e le proiezioni indicano che una parte consistente dei ghiacciai attualmente esistenti potrebbe scomparire entro la fine del secolo (Moore *et al.*, 2009, Stibal *et al.*, 2020). Quando un ghiacciaio arretra, nuove superfici di terreno vengono progressivamente "liberate" dal ghiaccio e diventano disponibili per la colonizzazione da parte di piante, animali e microorganismi. Si avvia così un processo noto come successione ecologica, durante il quale le comunità biologiche si sviluppano e cambiano gradualmente nel tempo, fino a raggiungere una comunità duratura detta climax (Whittaker 1993, Chapin *et al.*, 1994, Bradley *et al.*, 2014, Eichel 2019). In una prima fase aumentano il numero di specie vegetali e di insetti impollinatori, creando un temporaneo incremento della biodiversità.

Tuttavia, questa fase è destinata a cambiare: con il proseguire del ritiro glaciale e la scomparsa degli habitat pionieri, molte specie specializzate vengono progressivamente sostituite da specie più generaliste, con possibili conseguenze sulla diversità biologica. Questo fenomeno, assieme alla progressiva scomparsa dei ghiacciai, sta trasformando profondamente il modo in cui le specie di animali e piante vivono e interagiscono tra loro (Cauvy-Fraunié and Dangles 2019, Ficetola *et al.*, 2021, Losapio *et al.*, 2021a).

Tra gli organismi che rispondono a questi cambiamenti vi sono gli insetti impollinatori, un gruppo fondamentale per il funzionamento degli ecosistemi terrestri. Sebbene le api (*Hymenoptera: Anthophila*) siano gli impollinatori più noti, in alta quota come in altri ambienti, il trasporto del polline è svolto anche da numerosi altri insetti, tra cui farfalle e falene (*Lepidoptera*), coleotteri (*Coleoptera*) e ditteri come i sirfidi (*Diptera: Syrphidae*) (Inouye 2020; McCabe and Cobb 2021). Attraverso le loro visite ai fiori, questi animali permettono la riproduzione di gran parte delle piante selvatiche e contribuiscono al mantenimento degli habitat montani (Kaufmann and Raffl 2002; Vater and Matthews 2013; Erschbamer and Caccianiga 2016; Losapio *et al.*, 2016). Nelle Alpi, dove le stagioni favorevoli sono brevi e le condizioni ambientali spesso estreme, le relazioni tra piante e impollinatori rappresentano uno degli elementi chiave per la conservazione della biodiversità.

L'Italia costituisce un *hotspot* di diversità europeo per le api, accogliendo oltre 1000 specie diverse, su un totale di circa 2000 registrate in Europa (Reverté *et al.* 2023). Sebbene la diversità di api raggiunga i massimi valori negli ambienti xerici mediterranei, gli ecosistemi alpini costituiscono un importante bacino di diversità, in particolare per le specie adattate ai climi freddi come i bombi

(*Bombus*) (Gentili *et al.*, 2020; Stibal *et al.*, 2020; Bosson *et al.*, 2023; Zavatta *et al.*, 2026). All'interno di questo gruppo è utile distinguere tra l'ape domestica (*Apis mellifera*) e le api selvatiche. La prima è allevata in colonie che possono contare decine di migliaia di individui; grazie alla gestione apistica, svolge un ruolo essenziale nell'impollinazione di molte colture agricole (Khalifa *et al.*, 2021).

Le api selvatiche comprendono invece migliaia di specie per la maggior parte solitarie, che nidificano nel terreno, nel legno morto o in cavità naturali, o costruiscono nidi di fango. Pur essendo meno conosciute, sono spesso impollinatrici molto efficienti e contribuiscono in modo determinante alla riproduzione delle piante spontanee e al mantenimento della biodiversità vegetale (Wagner *et al.*, 2021, Lima *et al.*, 2022). La conservazione di entrambe le componenti, domestica e selvatica, è oggi una priorità, soprattutto alla luce del declino che molte popolazioni di impollinatori stanno registrando a livello globale.

Le piante e i loro impollinatori formano complesse reti di interazioni che sostengono la riproduzione delle prime (attraverso l'impollinazione) e la nutrizione delle seconde (e nel caso delle api anche la riproduzione, considerando che il polline viene raccolto per crescere le larve), e contribuiscono quindi al sostentamento di interi ecosistemi (Bascombe and Jordano 2014). La progressiva ritirata dei ghiacciai, tuttavia, altera profondamente le comunità vegetali, con potenziali effetti sugli insetti impollinatori. Comprendere come il cambiamento climatico modifichi tali reti è quindi essenziale per prevedere il futuro della biodiversità alpina (Thompson 2005, Schleuning *et al.*, 2012, Dalsgaard *et al.*, 2017).

Un altro aspetto sempre più rilevante riguarda la diffusione di agenti patogeni tra impollinatori. Negli ultimi anni numerosi studi hanno mostrato che alcuni patogeni (virus, funghi, protozoi) molto comuni nell'ape domestica possono essere rinvenuti anche nelle api selvatiche e in altri insetti impollinatori (Fürst *et al.*, 2014, Alger *et al.*, 2019a, Nanetti *et al.*, 2021, Cilia *et al.*, 2022, 2023). La trasmissione può avvenire indirettamente attraverso i fiori, che fungono da veri e propri punti di incontro tra specie diverse (Yanez *et al.*, 2012, 2020, Mazzei *et al.*, 2014, 2019, Burnham *et al.*, 2021, Power 2024). Quando più impollinatori visitano le stesse risorse floreali aumenta conseguentemente il rischio di trasmissione di questi patogeni (Alger *et al.*, 2019b, Burnham *et al.*, 2021, Figueroa *et al.*, 2020, Poesmans *et al.*, 2021, Tiritelli *et al.*, 2024). Di conseguenza, qualsiasi fattore in grado di modificare la disponibilità di fiori può influenzare anche la diffusione di tali patogeni. I ghiacciai in ritirata rappresentano quindi un laboratorio naturale ideale per studiare come il cambiamento climatico stia modificando contemporaneamente diversità di impollinatori, reti ecologiche e dinamiche di trasmissione dei patogeni.

Analizzando diverse fasi della successione ecologica lungo le aree liberate dal ghiaccio, è possibile osservare non solo come gli ecosistemi alpini si presentano oggi, ma anche come potrebbero evolvere in futuro.

Per comprendere questi processi abbiamo analizzato le comunità di piante e impollinatori presenti lungo un gradiente di ritiro del Ghiacciaio Mont Miné, nelle Alpi svizzere (Cantone Vallese). In particolare, abbiamo testato tre ipotesi:

1. Il ritiro dei ghiacciai modifica nel tempo la diversità delle piante, degli impollinatori e delle loro interazioni, con un aumento iniziale di diversità seguito da una riduzione nelle fasi più avanzate della successione.
2. Tali cambiamenti alterano la struttura e la capacità delle reti di impollinazione di resistere alla perdita di specie.

## Materiali e metodi

**Aree di studio:** la ricerca è stata condotta sul pendio anteriore del Ghiacciaio del Mont Miné, nella regione della Val d'Hérens, nel cantone svizzero del Vallese (46,05935° N, 7.54849° E); uno dei sistemi glaciali meglio documentati delle Alpi. Dalla fine della Piccola Era Glaciale, a metà del XIX secolo, il ghiacciaio si è ritirato di oltre 2,5 chilometri, liberando progressivamente nuove superfici che sono state colonizzate da piante e animali (Matthews, 1992). Il piedimonte del Mont Miné può essere suddiviso in quattro fasi di arretramento del ghiacciaio, che vanno da praterie pionieristiche frammentate a foreste chiuse, come definito dalle morene depositate negli anni: 1989 (*Stage 1*), 1925 (*Stage 2*), 1900 (*Stage 3*) e 1864 (*Stage 4*) (Figura 1). Per ciascuna fase sono state selezionate quattro parcelle (A-D) per condurre le attività sul campo. Le parcelle di campionamento sono state selezionate in modo casuale sulla sponda destra del pendio Nord del ghiacciaio, a un'altitudine compresa tra 1892 e 1985 metri sul livello del mare, in modo da escludere eventuali effetti legati all'altitudine. Gli *stages* erano, in media, distanziati di almeno 700 metri; tale distanza rappresenta la massima separazione fattibile tra fasi di successione ecologicamente distinte in questo sistema, al fine di garantire la massima separazione spaziale possibile.

Questo approccio, noto come *space-for-time substitution*, consente di utilizzare le differenze spaziali tra gli stadi come una rappresentazione delle possibili trasformazioni che gli ecosistemi alpini subiscono nel tempo in risposta al cambiamento climatico.

**Campionamento e identificazione degli insetti:** i campionamenti sono stati effettuati durante le stagioni di fioritura del 2022 e del 2023, tra la metà di giugno e la fine di luglio, periodo in cui l'attività degli

3. Le modifiche nella composizione delle comunità e nelle interazioni tra impollinatori favoriscono anche variazioni nella presenza e nella diffusione dei patogeni associati alle api, in particolare dove c'è più competizione per le risorse florali.

Questo lavoro è la sintesi di tre differenti pubblicazioni scientifiche che qui sono riportate in maniera sintetica, ma che per approfondimenti sono consultabili:

- 1) *Glacier retreat triggers changes in biodiversity and plant-pollinator interaction diversity* (Tu et al., 2024), 2) *Glacier retreat decreases mutualistic network robustness over spacetime* (Conti et al., 2025), 3) *Unshared on the top: strong segregation of pathogen communities between western honey bees and wild bees in a retreating glacier foreland* (Ferrari et al., 2026).

impollinatori alpini raggiunge il suo massimo (Tu et al., 2024; Conti et al., 2025; Ferrari et al., 2026). Per ridurre l'effetto delle condizioni meteorologiche, le osservazioni sono state svolte esclusivamente nelle giornate soleggiate e con vento limitato. In ciascuno dei quattro stadi di successione sono stati selezionati quattro siti di studio (A-D), per un totale di sedici aree campione distribuite lungo il gradiente di deglaciazione. All'interno di ogni sito sono state realizzate osservazioni standardizzate lungo transetti e aree di campionamento permanenti, registrando tutte le visite degli insetti ai fiori. Una visita è stata considerata un'interazione di impollinazione quando l'insetto entrava in contatto con gli organi riproduttivi della pianta.

Per ogni osservazione è stata annotata la specie vegetale visitata e, quando necessario, gli insetti sono stati catturati mediante retino entomologico o aspiratore per consentirne l'identificazione in laboratorio. Le piante sono state determinate a livello di specie utilizzando la flora di riferimento della Svizzera (*Flora Helvetica*), mentre gli insetti sono stati identificati mediante chiavi tassonomiche specialistiche. Nel caso di gruppi particolarmente complessi, soprattutto tra le api selvatiche, l'identificazione è stata confermata tramite tecniche di DNA *barcoding*.

Complessivamente sono state censite oltre cento specie di piante in fiore e migliaia di interazioni tra piante e impollinatori appartenenti a numerosi gruppi tassonomici, tra cui api, bombi, sirfidi, farfalle, falene e coleotteri.

**Ricostruzione delle reti piante-insetti:** le osservazioni raccolte sul campo sono state utilizzate per ricostruire le reti di impollinazione presenti nei diversi stadi della successione glaciale. In queste reti, le piante e gli impollinatori sono rappresentati come nodi collegati dalle interazioni osservate durante

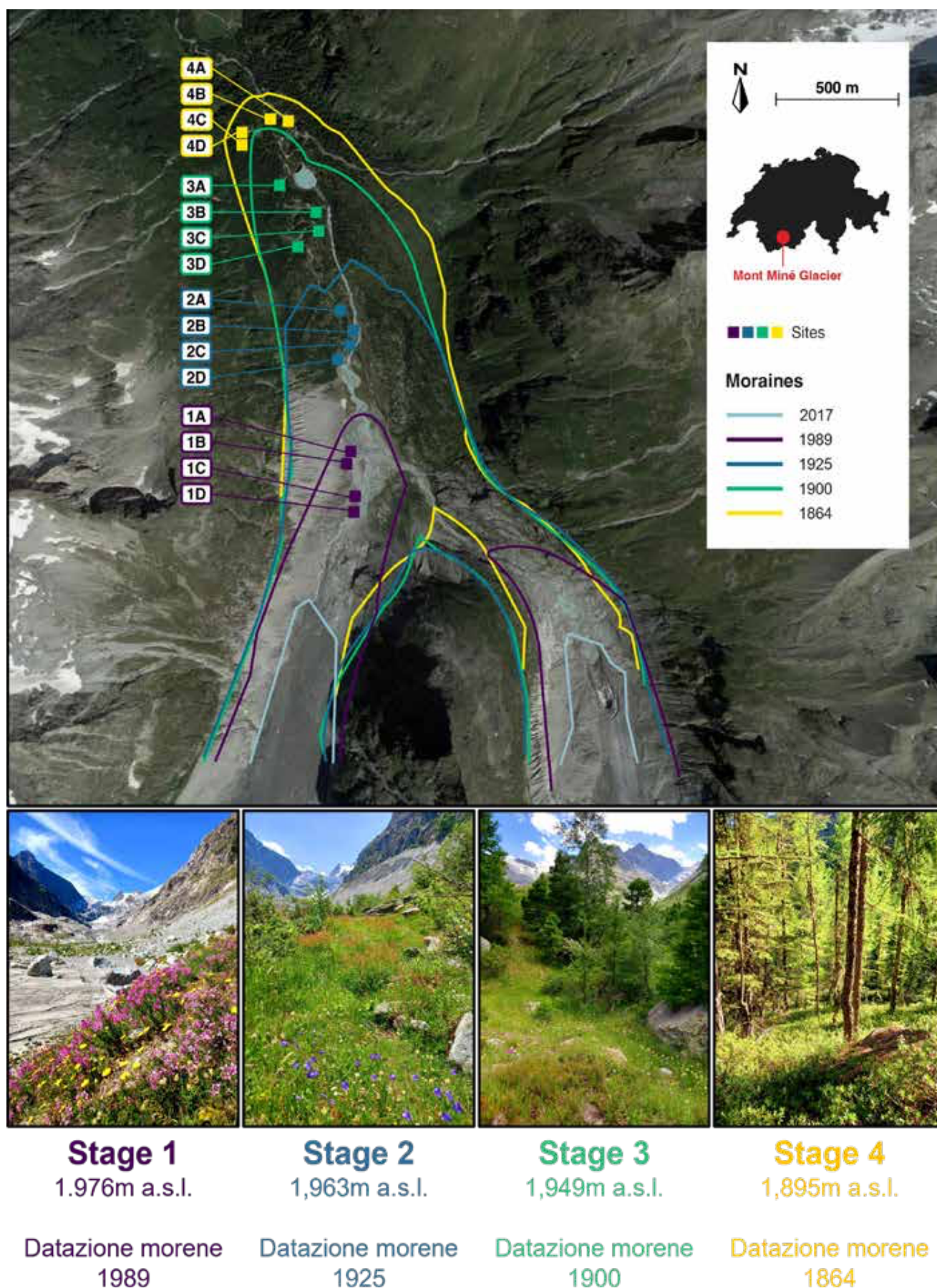


Figura 1 - Mappa dell'area antistante il Ghiacciaio del Mont Miné in Svizzera, che mostra le aree di campionamento (A-D) e le fasi (1-4) indicate con colori diversi. Di seguito sono riportati alcuni esempi degli ambienti campionati per ciascuna fase, includendo altitudine e datazione media delle morene

il foraggiamento. L'analisi delle reti ha permesso di descrivere come cambiano nel tempo il numero delle interazioni, il grado di specializzazione delle specie e il livello di connessione dell'intera comunità.

Oltre ai tradizionali indici di rete, è stata analizzata la frequenza dei cosiddetti motivi di rete (*network motifs*), piccoli schemi ricorrenti di interazioni che rappresentano i "mattoni fondamentali" con cui si costruiscono le reti ecologiche. Questo approccio ha consentito di comprendere se il ritiro glaciale favorisca reti dominate da specie specialiste oppure da specie più generaliste.

Per valutare la stabilità delle reti è stata inoltre stimata la loro robustezza ecologica, ossia la capacità di mantenere il proprio funzionamento in seguito alla perdita progressiva di specie vegetali. In pratica, sono stati simulati scenari di estinzione per verificare quanto le comunità di impollinatori risultassero vulnerabili ai cambiamenti ambientali associati al riscaldamento climatico.

Infine, sono stati analizzati i ruoli strutturali delle singole specie vegetali all'interno delle reti, per capire se alcune piante rivestano una funzione particolarmente importante nel mantenimento delle interazioni tra organismi. Maggiori specifiche sono dettagliate in Tu *et al.*, 2024 e Conti *et al.*, 2025.

**Screening molecolare dei patogeni:** per studiare la diffusione di patogeni tra api domestiche e api selvatiche è stato selezionato un sottoinsieme di individui raccolti durante le attività di campo. Ogni esemplare è stato analizzato singolarmente mediante tecniche molecolari in grado di rilevare la presenza e la quantità di specifici microrganismi. Le indagini si sono concentrate sui principali patogeni associati alle api a livello mondiale. In particolare, sono stati ricercati i virus delle ali deformi (*Deformed Wing Virus*, DWV-A e DWV-B), il virus della paralisi cronica (*Chronic Bee Paralysis Virus*,

CBPV), il virus della paralisi acuta (*Acute Bee Paralysis Virus*, ABPV), il microsporidio *Nosema ceranae* (un fungo unicellulare) e il tripanosomatide *Lotmaria passim* (un protozoo flagellato).

Oltre alla presenza dei patogeni, è stata quantificata la loro abbondanza all'interno degli individui positivi, consentendo di confrontare differenti specie di api e differenti stadi della successione glaciale. Per alcuni virus è stata inoltre verificata la replicazione attiva all'interno dell'organismo ospite, un'informazione importante per distinguere una vera infezione da una semplice contaminazione acquisita durante la visita ai fiori.

L'integrazione tra dati molecolari e dati ecologici ha permesso di valutare se la condivisione delle stesse risorse floreali da parte di api domestiche e api selvatiche possa facilitare la circolazione dei patogeni nelle comunità di impollinatori alpini. Maggiori specifiche sono dettagliate in Ferrari *et al.*, 2026.

**Analisi statistica:** i dati raccolti sono stati analizzati mediante diversi approcci statistici volti a descrivere le variazioni della biodiversità e delle interazioni ecologiche lungo il gradiente di deglaciazione.

In particolare, sono stati valutati gli effetti del tempo trascorso dal ritiro del ghiacciaio sulla ricchezza di specie vegetali e di impollinatori, sulla complessità delle reti di impollinazione, sulla robustezza delle comunità ecologiche e sulla presenza dei patogeni.

Sono inoltre stati confrontati i diversi stadi della successione (che rappresentano l'età del ritiro del ghiacciaio) per verificare se le differenze osservate fossero maggiori di quelle attese casualmente. L'insieme di questi approcci ha consentito di integrare prospettive complementari, dalla biodiversità delle comunità fino alla salute degli impollinatori, fornendo una visione complessiva degli effetti del ritiro glaciale sugli ecosistemi alpini.

## Risultati

### **Biodiversità e reti di impollinazione lungo il gradiente di ritiro glaciale**

Nel corso dello studio sono state censite oltre 100 specie di piante in fiore, più di 1500 interazioni pianta-impollinatore e numerosi gruppi di insetti appartenenti a otto ordini. Tra questi, ditteri, api, bombi, sirfidi e formiche risultano i visitatori floreali più frequenti (Figura 2).

La ricchezza di specie vegetali aumenta nelle prime fasi della successione ecologica per poi diminuire negli stadi più avanzati. Un andamento analogo è stato osservato per molte componenti della comunità di impollinatori. Gli stadi intermedi del gradiente glaciale (stadi 2 e 3, corrispondenti a circa 66 e 111 anni dalla deglaciazione) sono i più ricchi sia in termini di specie vegetali sia di impollinatori (Figura 3). Anche la diversità delle interazioni mostra un

andamento simile. Nelle prime fasi della successione, le visite riguardano numerose specie vegetali caratteristiche degli ambienti pionieri, mentre negli stadi più avanzati una quota crescente delle interazioni si concentra su poche specie dominanti. In particolare, nello stadio finale caratterizzato da vegetazione forestale, gran parte delle visite è risultata associata a *Rhododendron ferrugineum* (Figura 4).

Nel complesso, i risultati confermano un andamento non lineare della biodiversità lungo il gradiente di ritiro glaciale, con un picco negli stadi intermedi seguito da una progressiva riduzione nelle fasi più mature della successione.

### **Cambiamenti nella struttura e nella robustezza delle reti ecologiche**

L'analisi delle reti di impollinazione evidenzia profonde differenze tra i diversi stadi della successione

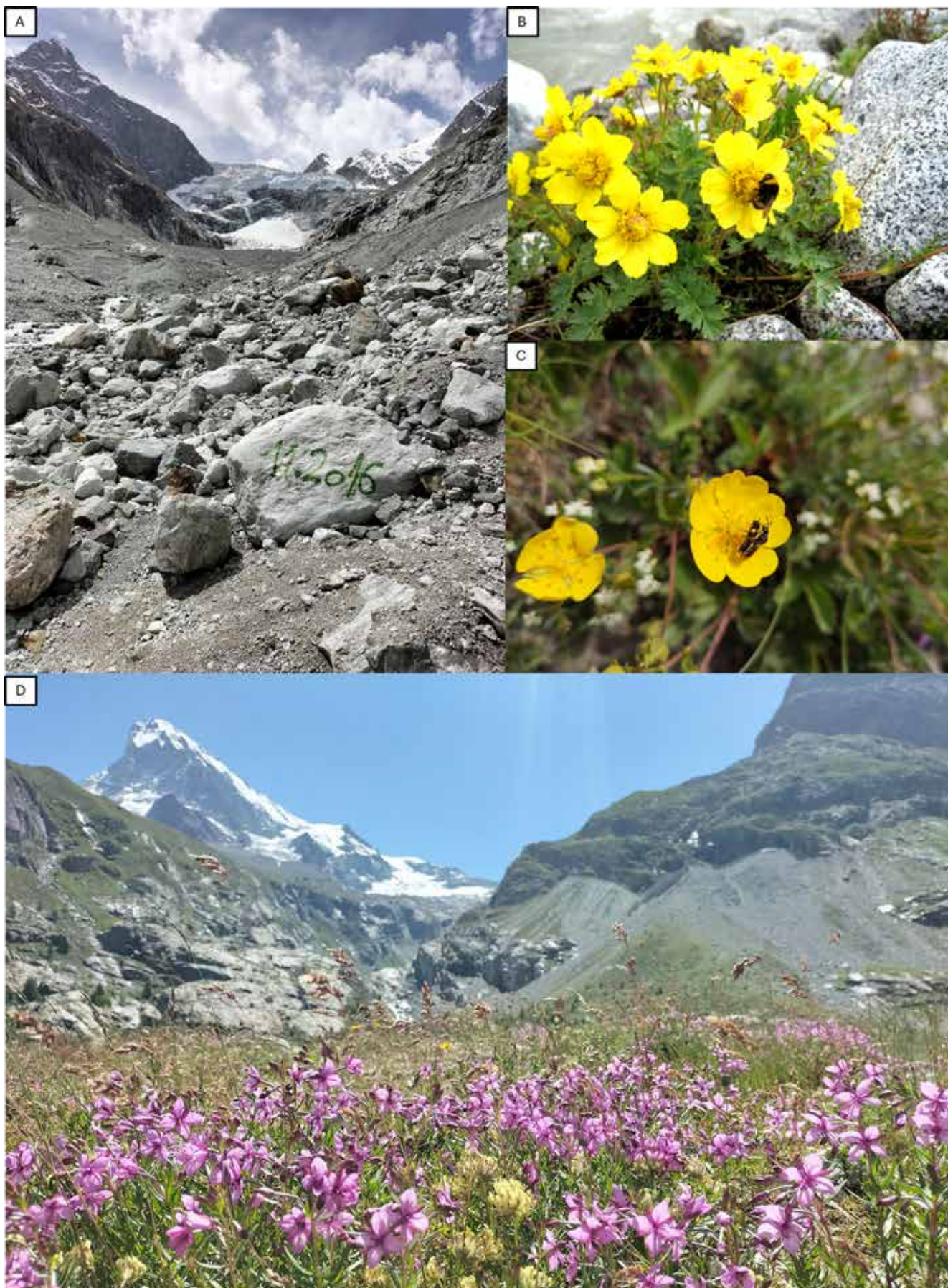


Figura 2 - Esempio di alcuni ambienti, fauna e flora dell'area studio: Ghiacciaio del Mont Miné e posizione della morena frontale nel 2016 (A) (ph G. Losapio); bombo visita i fiori dell'ambretta strisciante (*Geum reptans*) (B) (ph G. Losapio); coppia di api su un fiore di ranuncolo (C) (ph G. Losapio); prateria alpina con epilobio (*Epilobium fleischeri*) (D) (ph G. Losapio)

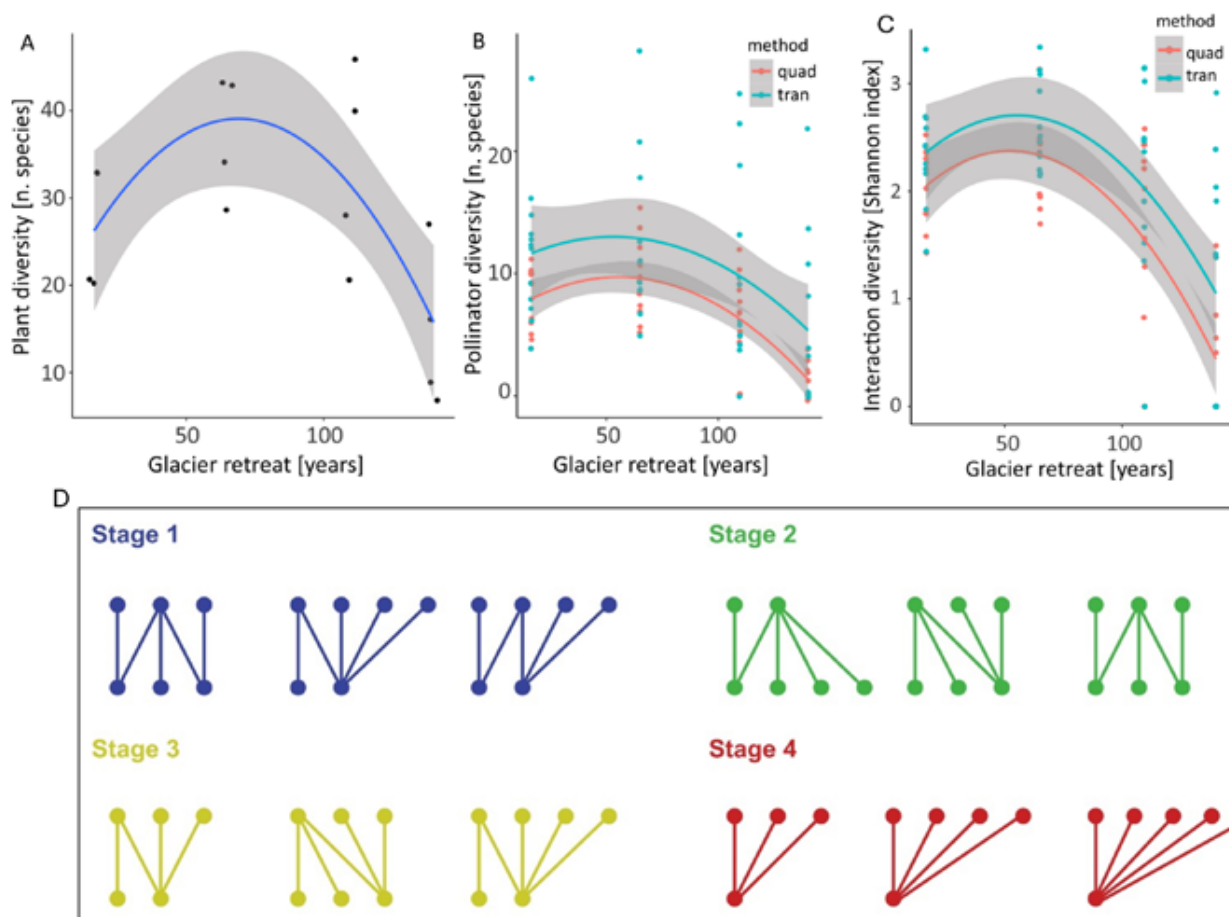


Figura 3 - Impatto del ritiro dei ghiacciai sulle comunità vegetali e sugli impollinatori: (A) effetti del ritiro dei ghiacciai (asse x) sulla diversità delle piante (numero di specie; asse y); (B) effetti del ritiro dei ghiacciai (asse x) sulla diversità degli impollinatori (numero di specie; asse y). Le comunità di impollinatori sono state analizzate utilizzando due metodi di campionamento complementari: quadrati di campionamento (rosso) e transetti (blu); (C) relazione tra la diversità delle piante (numero di specie; asse x) e la diversità degli impollinatori (numero di specie; asse y) lungo il gradiente di ritiro dei ghiacciai; (D) motivi più comuni riscontrati nelle diverse fasi del ritiro glaciale. Rappresentazione schematica delle reti di interazione pianta-impollinatore osservate nelle quattro fasi del ritiro glaciale (Stage 1-4). I nodi inferiori rappresentano le specie vegetali, mentre i nodi superiori rappresentano gli impollinatori; ciascuna linea rappresenta un'interazione osservata tra una specie vegetale e un impollinatore. Le linee non sono orientate e non rappresentano la direzione dell'interazione. Il colore dei nodi e delle linee identifica la fase del ritiro glaciale: blu = Stage 1, verde = Stage 2, giallo = Stage 3 e rosso = Stage 4. La posizione dei nodi è utilizzata esclusivamente per facilitare la visualizzazione della rete e non rappresenta una misura di abbondanza, importanza o distanza ecologica. Il numero e la disposizione delle connessioni mostrano la struttura delle interazioni pianta-impollinatore nelle diverse fasi del ritiro glaciale

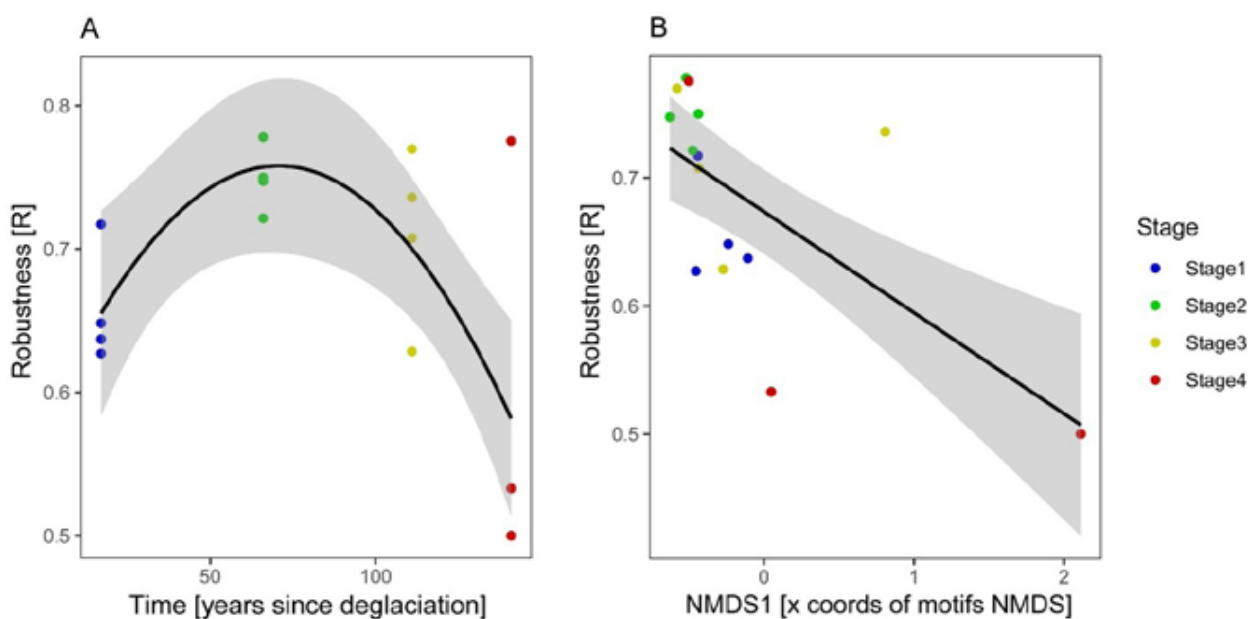


Figura 4 - Relazione tra il ritiro dei ghiacciai e la robustezza delle reti ecologiche: relazione tra il ritiro dei ghiacciai e la robustezza della rete (A) e relazione tra il primo asse dell'NMDS della prevalenza dei motivi e la robustezza della rete (B).

glaciale. Circa il 45% dei motivi di rete (*network motifs*) osservati è significativamente più frequente rispetto a quanto atteso casualmente.

Con il procedere della successione si osserva uno spostamento da reti caratterizzate da interazioni più specializzate e fortemente connesse verso

configurazioni dominate da specie generaliste e da connessioni più deboli. Questo cambiamento è particolarmente evidente nello stadio finale, dove le interazioni sono fortemente concentrate attorno a poche specie vegetali dominanti (Figure 3 e 4).

Le simulazioni di estinzione, inoltre, mostrano che

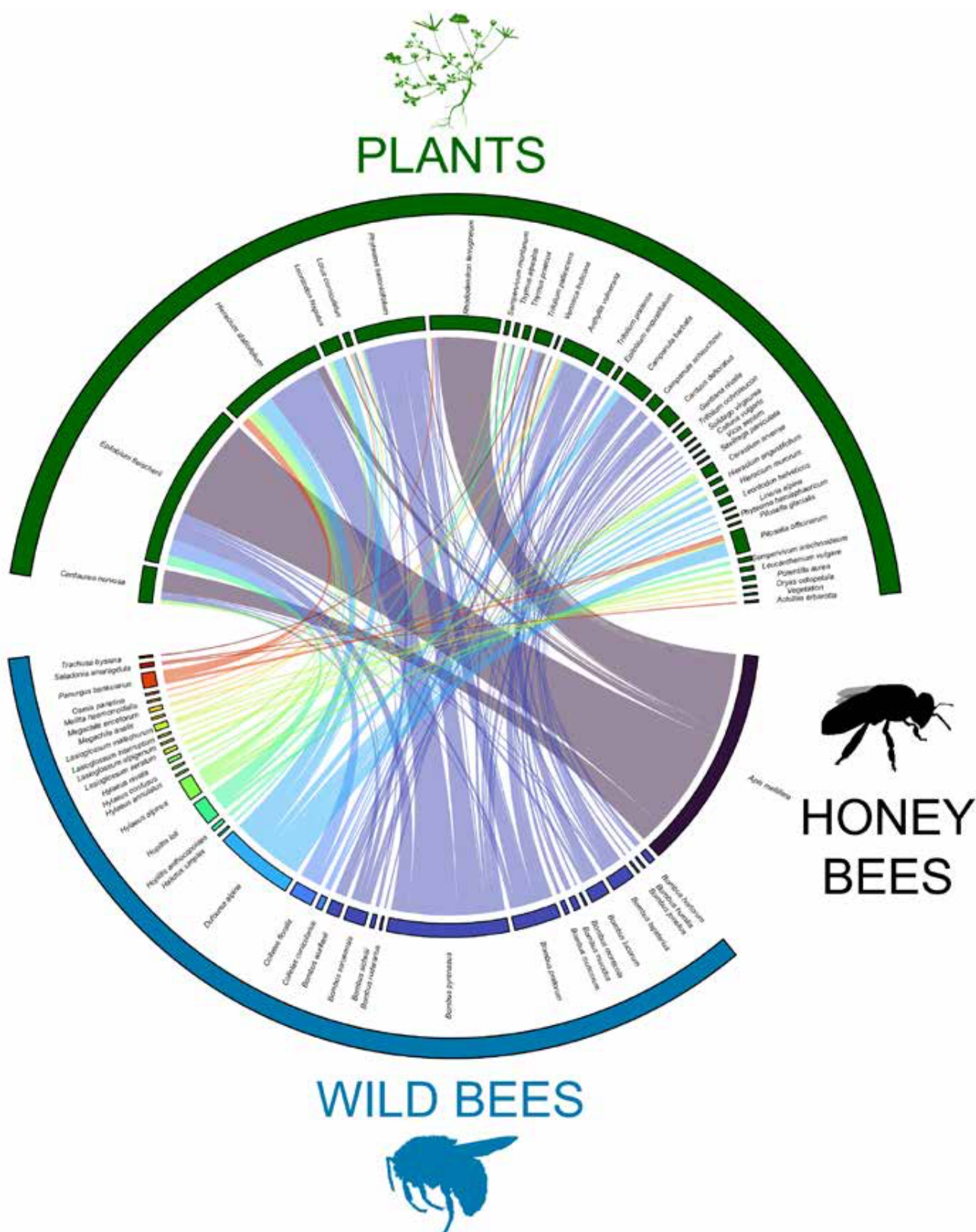


Figura 5 - Rete bipartita globale api-piante. Le piante sono rappresentate in verde nella parte superiore, mentre le api, con colori distintivi per ciascun genere, sono rappresentate nella parte inferiore

la robustezza delle reti non rimane costante nel tempo. La capacità delle comunità di resistere alla perdita di specie raggiunge i valori più elevati negli stadi intermedi della successione e diminuisce progressivamente nelle fasi più avanzate. Lo stadio forestale finale è il meno robusto tra quelli analizzati (Figura 3 e 4).

#### **Diffusione dei patogeni nelle comunità di api**

Nel biennio di campionamento sono state analizzate 335 api appartenenti a 36 specie, di cui 230 api selvatiche e 105 api domestiche (*Apis mellifera* L.). L'ape domestica ha un comportamento di foraggiamento fortemente concentrato: l'88% degli individui osservati visitava soltanto tre specie vegetali (*Epilobium fleischeri*, *Rhododendron ferrugineum* e *Centaurea nervosa*). Al contrario, il 70% delle specie vegetali visitate dalle api è frequentato esclusivamente da api selvatiche (Figura 5).

Le analisi molecolari hanno evidenziato una distribuzione differente dei patogeni tra l'ape domestica

e le api selvatiche. I virus ABPV e CBPV e il tripanosomatide *Lotmaria passim* sono stati rilevati esclusivamente in *Apis mellifera*. Il microsporidio patogeno *Nosema ceranae* è invece risultato ampiamente diffuso in entrambi i gruppi, essendo stato rilevato in 160 delle 230 api selvatiche e in 61 delle 105 api domestiche analizzate. Tutti gli individui esaminati sono risultati positivi a un'infezione attiva da DWV. Tuttavia, le due principali varianti virali hanno mostrato una distribuzione distinta: DWV-A è stato rilevato esclusivamente nelle api selvatiche, mentre DWV-B è stato rilevato soltanto nelle api domestiche (Figura 6). Le abbondanze virali più elevate sono state osservate negli stadi intermedi del gradiente glaciale, che corrispondono anche alle aree con la maggiore ricchezza floristica e la più elevata diversità di impollinatori. Al contrario, non sono emerse differenze significative associate alla dimensione corporea, al comportamento sociale o alla tipologia di nidificazione delle api (Figura 7).

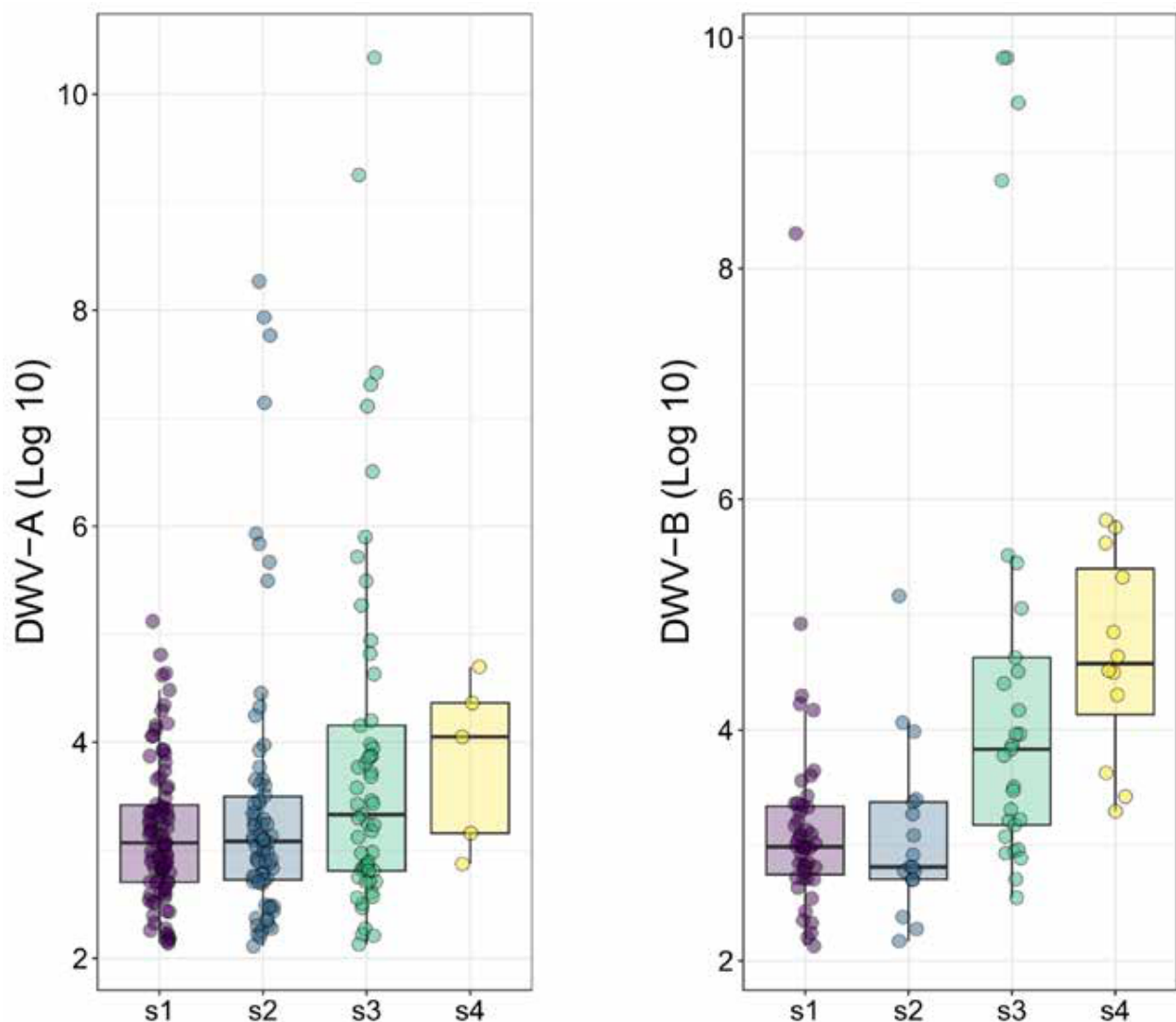


Figura 6 - Boxplots che mostrano le differenze in termini di abbondanza di DWV-A (api selvatiche) e abbondanza di DWV-B (api mellifere) nei diversi stadi del ritiro del ghiacciaio. L'abbondanza è espressa come numero di copie di DNA/RNA sottoposto a trasformazione Log10

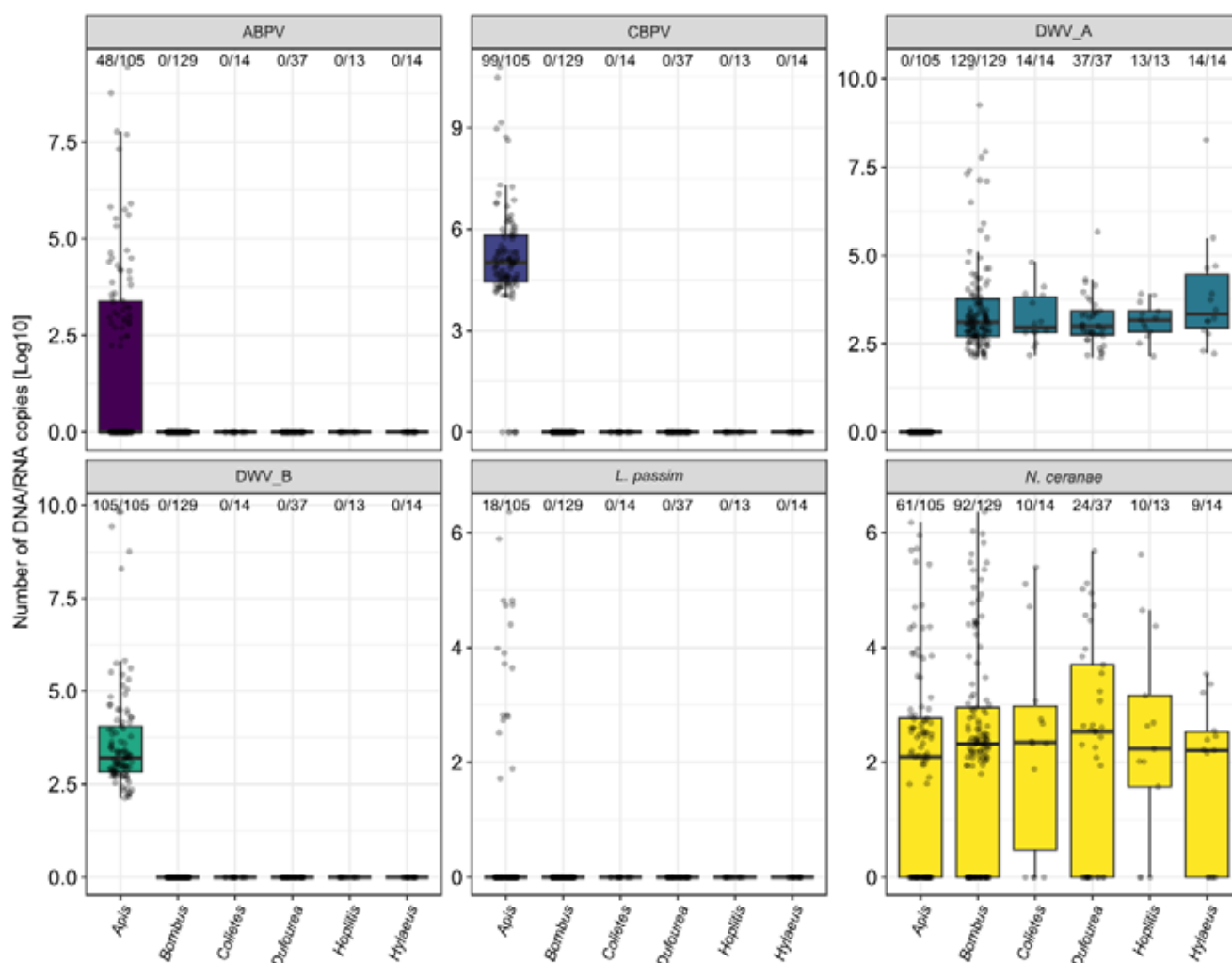


Figura 7 - Boxplots dell'abbondanza (numero di copie di DNA/RNA trasformato in Log10) dei sei agenti patogeni rilevati nelle specie di api più abbondanti. (A) ABPV, (B) CBPV, (C) DWV-A e (D) DWV-B, (E) *Lotmaria passim*, (F) *Nosema ceranae*. Viene riportato il numero di individui positivi sul totale di quelli testati

## Discussione

Seppure il ritiro dei ghiacciai sia un fenomeno globale di grande importanza, per questo molto studiato da geologi e climatologi, a oggi si sa ancora poco sulle conseguenze per la biodiversità e le reti ecologiche (Roe *et al.*, 2017; Bosson *et al.*, 2023; Cook *et al.*, 2023).

### **Il ritiro dei ghiacciai modifica la biodiversità e le interazioni tra piante e impollinatori**

I nostri risultati confermano che il ritiro dei ghiacciai agisce come un processo a due fasi. In una prima fase, la scomparsa del ghiaccio libera nuovi spazi che vengono rapidamente colonizzati da piante pioniere, creando habitat ricchi di risorse floreali. Questa espansione iniziale della vegetazione favorisce a sua volta l'aumento degli impollinatori e delle interazioni ecologiche. Le aree di età intermedia lungo la fronte glaciale hanno infatti mostrato la maggiore ricchezza di piante e impollinatori. Questi ambienti ospitano comunità particolarmente diversificate, nelle quali coesistono specie tipiche delle fasi iniziali della successione e

specie caratteristiche degli stadi più avanzati. Di conseguenza, le reti di impollinazione raggiungono qui il massimo livello di complessità e diversità (Gentili *et al.*, 2020; Stibal *et al.*, 2020; Bosson *et al.*, 2023; Milner *et al.*, 2017; Cauvy-Fraunié and Dangles 2019).

Tuttavia, questo incremento della biodiversità risulta temporaneo. Con il passare dei decenni, la progressiva espansione di arbusti e foreste riduce la disponibilità di habitat aperti e favorisce la sostituzione delle specie pioniere con poche specie dominanti. Nello stadio più avanzato della successione gran parte delle interazioni si concentra attorno a un numero limitato di piante, in particolare il rododendro ferrugineo (*Rhododendron ferrugineum*) (Delarze *et al.*, 2015; Price *et al.*, 2021; Burga *et al.*, 2010; Lambiel *et al.*, 2016).

Questi risultati indicano che i ghiacciai svolgono anche un ruolo fondamentale nel mantenimento della biodiversità. La loro presenza genera infatti una continua creazione di habitat giovani che

sostengono comunità biologiche particolarmente ricche e dinamiche. Se il ritiro glaciale dovesse proseguire fino alla completa scomparsa dei ghiacciai, gli habitat pionieri verrebbero progressivamente perduti e molte specie chiave potrebbero subire un forte declino a causa dell'omogeneizzazione dell'habitat e della competizione da parte delle specie tardive (Caccianiga *et al.*, 2006; Inouye 2020; Junker *et al.*, 2020; Fickert 2020; Anthelme *et al.*, 2021; Losapio *et al.*, 2021a).

### **I cambiamenti della biodiversità alterano la struttura e la stabilità delle reti ecologiche**

Il cambiamento osservato nelle comunità biologiche non riguarda soltanto il numero di specie presenti, ma anche il modo in cui queste interagiscono tra loro. L'analisi delle reti di impollinazione ha mostrato che il ritiro glaciale è associato a una progressiva perdita di interazioni specializzate e a un aumento relativo delle interazioni dominate da specie generaliste. In altre parole, le reti tendono a diventare sempre più semplificate e dipendenti da un numero ridotto di specie che interagiscono con molti partner diversi (Losapio *et al.*, 2016, 2021b; Vitasse *et al.*, 2021). A prima vista questo risultato potrebbe sembrare controintuitivo. Spesso le specie generaliste vengono considerate importanti per la stabilità degli ecosistemi, poiché sono in grado di utilizzare numerose risorse. Tuttavia, nel nostro caso l'aumento del peso delle specie generaliste non deriva dall'aggiunta di nuove interazioni, bensì dalla progressiva scomparsa delle specie specializzate. È proprio questa perdita di diversità ecologica che porta a reti meno robuste (Brosi *et al.*, 2016; Alexander *et al.*, 2015).

Le simulazioni hanno confermato questa interpretazione. La capacità delle reti di resistere alla perdita di specie raggiunge il massimo negli stadi intermedi della successione, dove la biodiversità e la diversità delle interazioni sono più elevate. Al contrario, la robustezza diminuisce sensibilmente negli stadi più maturi, rendendo l'intero sistema più vulnerabile a ulteriori perturbazioni.

### **Le modifiche nelle interazioni tra impollinatori influenzano anche la diffusione dei patogeni**

I risultati relativi ai patogeni evidenziano come la struttura delle reti ecologiche possa influenzare non soltanto la biodiversità, ma anche la trasmissione di patogeni delle comunità di impollinatori.

## **Conclusioni**

Il ritiro dei ghiacciai sta trasformando profondamente gli ecosistemi alpini. Se nelle prime fasi della deglaciazione si osserva un aumento della biodiversità e della complessità delle interazioni ecologiche, nel lungo periodo la progressiva scomparsa degli habitat pionieri porta a una riduzione della diversità biologica, a reti ecologiche meno robuste e a nuove dinamiche di diffusione dei patogeni. I ghiacciai non sono quindi soltanto indicatori del

L'ape domestica (*Apis mellifera*) e le api selvatiche hanno mostrato un utilizzo delle risorse floreali solo parzialmente sovrapposto. Molte specie vegetali sono risultate frequentate esclusivamente da api selvatiche, mentre le api domestiche hanno concentrato gran parte della loro attività su poche specie particolarmente attrattive. Questa segregazione nelle risorse utilizzate si riflette anche nella distribuzione dei patogeni.

Alcuni agenti patogeni sono stati rilevati esclusivamente nell'ape domestica, mentre altri sono risultati ampiamente diffusi in entrambe le componenti della comunità. In particolare, il microsporidio parassita *Nosema ceranae*, che causa problemi di spopolamento e collasso delle colonie gestite, è stato trovato sia nelle api domestiche sia nelle api selvatiche, confermando la sua elevata capacità di diffondersi tra specie differenti (Ravoet *et al.*, 2014, Ngor *et al.*, 2020, Piché-Mongeon *et al.*, 2024, Tiritelli *et al.*, 2024; Graystock *et al.*, 2016, Cilia *et al.*, 2022).

L'aspetto forse più interessante riguarda però il legame tra la diversità di api e piante e l'abbondanza dei patogeni. I livelli più elevati di alcuni virus sono stati osservati proprio negli stadi intermedi del gradiente glaciale, caratterizzati dalla maggiore diversità di piante e impollinatori. Comunità più ricche offrono infatti maggiori opportunità di contatto tra individui e una maggiore probabilità di condivisione delle risorse floreali. Ciò evidenzia come diversità e diffusione dei patogeni siano processi strettamente collegati. I fiori rappresentano infatti punti di incontro tra specie diverse e possono agire come veri e propri "hub ecologici" attraverso i quali microrganismi e virus vengono trasferiti da un impollinatore all'altro (Alger *et al.*, 2019b, Figueroa *et al.*, 2019, Yañez *et al.*, 2020, Burnham *et al.*, 2021).

Nel complesso, i nostri risultati suggeriscono che la limitata sovrapposizione delle risorse floreali possa rappresentare una barriera naturale alla diffusione dei patogeni tra api domestiche e api selvatiche nelle comunità alpine studiate. Tuttavia, il cambiamento climatico sta modificando rapidamente la distribuzione delle piante e degli impollinatori e queste barriere potrebbero diventare meno efficaci in futuro (Proesmans *et al.*, 2021; Piot *et al.*, 2022; Zavatta *et al.*, 2026).

cambiamento climatico o una riserva idrica: la loro presenza contribuisce direttamente al mantenimento di habitat, di specie e di interazioni che sostengono il corretto funzionamento degli ecosistemi montani. Comprendere come queste reti biologiche si trasformino nel tempo è fondamentale per prevedere il futuro della biodiversità alpina e per sviluppare strategie di conservazione efficaci in un mondo sempre più caldo e privo di

ghiacciai. In questo contesto, la tutela e valorizzazione degli ambienti alpini di alta quota, delle comunità vegetali pioniere e delle reti di impollinazione emergono come una delle principali sfide per la conservazione della biodiversità nelle nostre future Alpi.

### Ringraziamenti

Siamo grati al personale del *Service des forêts, de la nature et du paysage* del Cantone Vallese, e in particolare a Camille Pitteloud, per aver concesso i permessi e per il supporto tecnico. Ringraziamo gli studenti e le studentesse del *Biodiversity Change group*, in particolare Bao Ngan Tu e Nora Khelidj, per tutto l'eccellente lavoro svolto nel progetto.

### Finanziamenti

Gli studi sono stati finanziati dalla *Swiss National Science Foundation* (PZ00P3\_202127) e nell'ambito del progetto – “MITEX – *Mitigating socio-ecological impacts of glacier extinction*” – Codice Progetto P2022N5KYJ – CUP G53D23006250001, Bando PRIN 2022 PNRR, finanziato dall'Unione Europea – *NextGenerationEU* nell'ambito del Piano Nazionale di Ripresa e Resilienza (PNRR) – Missione 4, Componente 2, Investimento 1.1.

### Bibliografia

- ALEXANDER J. M., DIEZ J. M. and LEVINE J. M. (2015) - Novel competitors shape species' responses to climate change. – *Nature* 525: 515–518
- ALGER S. A., BURNHAM P. A., BONCRISTIANI H. F. and BRODY A. K. 2019a - RNA virus spillover from managed honeybees (*Apis mellifera*) to wild bumblebees (*Bombus* spp.) – *PLoS One* 14: e0217822
- ALGER, S. A., BURNHAM, P. A. and BRODY, A. K. (2019b) - Flowers as viral hot spots: honey bees (*Apis mellifera*) unevenly deposit viruses across plant species – *PLoS One* 14: e0221800
- ANTHELME F., CAUVY-FRAUNIE S., FRANCOU B., CACERES B., DANGLES O. (2021) - *Living at the edge: increasing stress for plants 2–13 years after the retreat of a tropical glacier*. *Front Ecol Evol* 9:584872
- BASCOMPTE J. and MELIÁN C. J. (2005) - Simple trophic modules for complex food webs - *Ecology* 86: 2868–2873
- BOSSON JB., HUSS M., CAUVY-FRAUNIE S., CLÉMENT JC, COSTES G, FISCHER M, POULENARD J, ARTHAUD F. (2023) - Future emergence of new ecosystems caused by glacier retreat. *Nature* 620:562–569
- BRADLEY J. A., SINGARAYER J. S. and ANESIO A. M. (2014) - Microbial community dynamics in the forefield of glaciers - *Proc. R. Soc. B* 281: 20140882.
- BROSI B. J. (2016) - Pollinator specialization: from the individual to the community – *New Phytol.* 210: 1190–1194
- BURGA CA., KRÜSI B., EGLI M., WERNLI M., ELSENER S., ZIEFLE M., FISCHER T., MARVIS C. (2010) - Plant succession and soil development on the foreland of the Morteratsch glacier (Pontresina, Switzerland): straight forward or chaotic? *Flora* 205(9):561–576
- BURNHAM P. A., ALGER S. A., CASE B., BONCRISTIANI H., HÉBERT-DUFRESNE L. AND BRODY A. K. (2021) - Flowers as dirty doorknobs: deformed wing virus transmitted between *Apis mellifera* and *Bombus impatiens* through shared flowers. – *J. Appl. Ecol.* 58: 2065–2074
- CACCIANIGA M., LUZZARO A., PIERCE S., CERIANI RM., CERABOLINI B. (2006) - The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos* 112(1):10–20.
- CAUVY-FRAUNIE S. AND DANGLES O. (2019) - A global synthesis of biodiversity responses to glacier retreat. – *Nat. Ecol. Evol.* 3: 1675–1685.
- CHAPIN F. S., WALKER L. R., FASTIE C. L. AND SHARMAN L. C. (1994). Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. – *Ecol. Monogr.* 64: 149–175
- CILIA G., FLAMINIO S., ZAVATTA L., RANALLI R., QUARANTA M., BORTOLOTTI L. AND NANETTI A. (2022) - Occurrence of honey bee (*Apis mellifera* L.) pathogens in wild pollinators in northern Italy. – *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 12: 907489
- CILIA G., FLAMINIO S., RANALLI R., ZAVATTA L., NANETTI A., BORTOLOTTI L. and BOGO G. (2023) - Presence of *Apis mellifera* pathogens in different developmental stages of wild Hymenoptera species. – *Bull. Insectol.* 76: 147–154
- COOK SJ., JOUVET G., MILLAN R., RABATEL A., ZEKOLLARI H., DUSSAILLANT I. (2023) - Committed ice loss in the European Alps until 2050 using a deep-learning-aided 3D ice-flow model with data assimilation. *Geophys Res Lett* 50:e2023GL105029
- DALSGAARD B., SCHLEUNING M., MARUYAMA P. K., DEHLING D. M., SONNE J., VIZENTIN-BUGONI J., ZANATA T. B., FJELDSÅ J., BÖHNING-GAESE K. and RAHBK C. (2017) - Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary specialization in avian plant–frugivore interaction systems. – *Ecography* 40: 1395–1401
- DELARZE R., GONSETH Y., EGGENBERG S., VUST M. (2015) *Lebensräume Der Schweiz*. 3. Aufl. – Ott Verlag, Bern, p 456
- EICHEL J. (2019) - Vegetation succession and biogeomorphic interactions in glacier forelands. *Geomorphology of proglacial systems*. – In: Heckmann T. and Morche D. (eds), *Geography of the physical environment*. Springer
- ERSCHBAMER B, CACCIANIGA MS. (2016) - Glacier forelands: lessons of plant population and community development. In: Cánovas FM, Lüttge U, Matyssek R (eds) *Progress in botany*, vol 78. Springer, Cham, pp 259–284
- FICETOLA G. F., MARTA S., GUERRIERI A., GOBBI M., AMBROSINI R., FONTANETO D., ZERBONI A., POULENARD J., CACCIANIGA M. S. and THUILLER W. (2021) - Dynamics of ecological communities following current retreat of glaciers. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 52: 405–426
- FICKERT T. (2020) - Common patterns and diverging trajectories in primary succession of plants in Eastern Alpine glacier forelands. *Diversity* 12:191
- FIGUEROA L. L., GRAB H., NG W. H., MYERS C. R., GRAYSTOCK P., MCFREDERICK Q. S., MCART, S. H. (2020) - Landscape simplification shapes pathogen prevalence in plant–pollinator networks - *Ecol. Lett.* 23: 1212–1222
- FÜRST M. A., MCMAHON, D. P., OSBORNE J. L., PAXTON R. J., BROWN, M. J. (2014) - Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators - *Nature* 506: 364–366.
- GENTILI R. et al. (2020) - Glacier shrinkage and slope processes create habitat at high elevation and microrefugia across treeline for alpine plants during warm stages - *CATENA* 193:104626
- GRAYSTOCK P., BLANE E. J., MCFREDERICK Q. S., GOULSON D., HUGHES W.O. (2016) - Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees? - *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 5: 64–75.
- JUNKER RR., HANUSCH M., HE X., RUIZ-HERNÁNDEZ V., OTTO J-C., KRAUSHAAR S., BAUCH K., GRIES-

- SENBEBERGER F., OHLER L-M., TRUTSCHNIG W. (2020) *Ödenwinkel: an Alpine platform for observational and experimental research on the emergence of multidiversity and ecosystem complexity*. Web Ecol 20(2):95–106
- KAUFMANN R., RAFFL C. (2002) *Diversity in primary succession: the chronosequence of a glacier foreland*. In: Körner C, Spehn EM (eds) *Mountain diversity: a global assessment*. CRC Press, Boca Raton, pp 177–190
  - KHALIFA S. A. M., ELSHAFIEY E. H., SHETAIA A. A., ABD EL-WAHED A. A., ALGETHAM A. F., MUSHARRAF S. G., ALAJMI M. F., ZHAO C., MASRY S. H. D., ABDEL-DAIM M. M., HALABI M. F., KAI G., AL NAGGAR Y., BISHR M., DIAB M. A. M., EL-SEEDI H. R. (2021) - Overview of bee pollination and its economic value for crop production - *Insects* 12: 688
  - LAMBIEL C., MAILLARD B., KUMMERT M., REYNARD E. (2016) - Geomorphology of the Hérens valley (Swiss Alps). *J Maps* 12(1):160-172
  - LIMA M. A. P., CUTLER G. C., MAZZEO G., HRNCIR M. (2022) - The decline of wild bees: causes and consequences - *Front. Ecol. Evol.* 10: 1027169
  - LOSAPIO G., GOBBI M., MARANO G., AVESANI D., BORACCHI P., COMPOSTELLA C., PAVESI M., SCHÖB C., SEPPI R., SOMMAGGIO D., ZANETTI A., CACCIANIGA M. (2016) - Feedback effects between plant and flower-visiting insect communities along a primary succession gradient - *Arthropod-Plant Interact* 10(6):485–495
  - LOSAPIO G., NORTON HASDAY E., ESPADALER X., GERMAN C., ORTIZ-SÁNCHEZ F.J., PONT A., SOMMAGGIO D., SCHÖB C. (2021b) - Facilitation and biodiversity jointly drive mutualistic networks - *J Ecol* 109(5):2029–2037
  - LOSAPIO G., CERABOLINI B. E. L., MAFFIOLETTI C., TAMPUCCI D., GOBBI M., CACCIANIGA, M. S. (2021a) - The consequences of glacier retreat are uneven between plant species. - *Front. Ecol. Evol.* 8: 616562
  - MARZEION B., COGLEY J. G., RICHTER K., PARKES D. (2014) - Attribution of global glacier mass loss to anthropogenic and natural causes - *Science* 345: 919–921
  - MAZZEI M., CARROZZA M. L., LUISI E., FORZAN M., GIUSTI M., SAGONA S., TOLARI F., FELICOLI A. (2014) - Infectivity of DWV associated to flower pollen: experimental evidence of a horizontal transmission route - *PloS One* 9: e113448
  - MAZZEI M., CILIA G., FORZAN M., LAVAZZA A., MUTINELLI F., FELICOLI A. (2019) - Detection of replicative Kashmir bee virus and black queen cell virus in Asian hornet *Vespa velutina* (Lepelletier 1836) in Italy - *Sci. Rep.* 9: 10091
  - MCCABE LM., COBB NS. (2021) - From bees to flies: global shift in pollinator communities along elevation gradients - *Front Ecol Evol* 8:626124.
  - MILNER AM., KHAMIS K., BATTIN TJ., BRITAIN JE., BARRAND NE., FÜREDER L., CAUVY-FRAUNIE S., GÍSLASON GM., JACOBSEN D., HANNAH DM., HODSON AJ., HOOD E., LENCIONI V., ÓLAFSSON JS., ROBINSON CT., TRANTER M., BROWN LE. (2017) *Glacier shrinkage driving global changes in downstream systems*. PNAS 114(37):9770–9778
  - MOORE R. D., FLEMING S. W., MENOUNOS B., WHEATE R., FOUNTAIN A., STAHL K., HOLM K., JAKOB, M. (2009) - Glacier change in western North America: influences on hydrology, geomorphic hazards and water quality - *Hydrol. Process* 23: 42–61
  - NANETTI A., BORTOLOTTI L., CILIA G. (2021) - Pathogens spillover from honey bees to other arthropods - *Pathogens* 10: 1044
  - NGOR L., PALMER-YOUNG E. C., BURCIAGA NEVAREZ R., RUSSELL K. A., LEGER L., GIACOMINI S. J., PINILLA-GALLEGO M. S., IRWIN R.E., MCFREDERICK Q. S. (2020) - Cross-infectivity of honey and bumble bee-associated parasites across three bee families - *Parasitology* 147: 1290–1304
  - PICHÉ-MONGEON V., GUZMAN-NOVOA E. (2024) - Pathogen spillover from honey bees (*Apis mellifera* L.) to wild bees in North America - *Discov. Anim.* 1: 33
  - POWER K., CILIA G., RAGUSA E., RIZZO R., BORTOLOTTI L., MAIOLINO P. (2024) - Occurrence of *Nosema ceranae*, *Ascosphaera apis* and trypanosomatids in *Vespa orientalis* Linneus 1771 - *J. Invertebr. Pathol.* 206: 108168
  - PRICE B., HUBER N., GINZLER C., PAZÚR R., RÜETSCH M. (2021) *The Habitat Map of Switzerland v1* - *EnviDat*
  - PROESMANS W., ALBRECHT M., GAJDA A., NEUMANN P., PAXTON R. J., PIOZ M., POLZIN C., SCHWEIGER O., SETTELE J., SZENTGYÖRGYI H., THULKE H. H. (2021) - Pathways for novel epidemiology: plant-pollinator-pathogen networks and global change - *Trends Ecol. Evol.* 36: 623–636
  - RAVOET J., DE SMET L., MEEUS I., SMAGGHE G., WENSELEERS T., DE GRAAF D. C. (2014) - Widespread occurrence of honey bee pathogens in solitary bees - *J. Invertebr. Pathol.* 122: 55–58
  - ROE G., BAKER M., HERLA F. (2017) - Centennial glacier retreat as categorical evidence of regional climate change - *Nat. Geosci.* 10: 95–99
  - SCHLEUNING M. et al. (2012) - Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes - *Curr. Biol.* 22: 1925–1931
  - STIBAL M., BRADLEY J. A., EDWARDS A., HOTALING S., ZAWIERUCHA K., ROSVOLD J., LUTZ S., CAMERON K. A., MIKUCKI J.A., KOHLER T.J., ŠABACKÁ M., ANESIO A.M. (2020) - Glacial ecosystems are essential to understanding biodiversity responses to glacier retreat - *Nat. Ecol. Evol.* 4: 686–687
  - THOMPSON J.N. (2005) - *The geographic mosaic of coevolution* - Univ of Chicago Press
  - VATER A.E., MATTHEWS J.A. (2013) - Testing the 'addition and persistence model' of invertebrate succession in a subalpine glacier-foreland chronosequence - *Fabergstølsbreen, southern Norway. Holocene* 23:1151–1162
  - VITASSE Y., URSENBACHER S., KLEIN G., BOHNENSTENGEL T., CHITTARO Y., DELESTRADÉ A., MONNERAT C., REBETEZ M., RIXEN C., STREBEL N., SCHMIDT BR., WIPF S., WOHLGEMUTH T., YOCCOZ NG., LENOIR J. (2021) - Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps - *Biol Rev* 96(5):1816–1835
  - WAGNER D.L., GRAMES E.M., FORISTER M.L., BERENBAUM M. R., STOPAK, D. (2021) - Insect decline in the Anthropocene: death by a thousand cuts - *Proc. Natl Acad. Sci.* 118: e2023989118
  - WHITTAKER R. J. (1993) - Plant population patterns in a glacier foreland succession: pioneer herbs and later-colonizing shrubs - *Ecography* 16: 117–136
  - YAÑEZ O., JAFFÉ R., JAROSCH A., FRIES I., MORITZ R. F., PAXTON R.J., DE MIRANDA J.R. (2012) - Deformed wing virus and drone mating flights in the honey bee (*Apis mellifera*): implications for sexual transmission of a major honey bee virus - *Apidologie* 43: 17–30
  - ZAVATTA L., TIRITELLI R., MAGAGNOLI S., VETTORAZZO E., MOVALLI C., CAROTTI G., COVIELLO M., VITERBI R., CERRATO C., MAISTRELLO L., BURGIO G., SOMMAGGIO D., CILIA G. (2026) - Shared pathogens among honey bees, wild bees and hoverflies in mountain ecosystems - *Sci Rep* 16, 22151