

NIDOS POLIGINICOS DE *VESPULA GERMANICA* (F.) (HYMENOPTERA: VESPIDAE) Y EUSOCIABILIDAD

ELISABETH CHIAPPA T.¹

RESUMEN

En observaciones realizadas en los últimos años se ha demostrado la existencia de colonias invernantes de *Vespula germanica* (F.) en Chile; uno de los aspectos importantes en su organización social es la presencia de varias reinas funcionales simultáneas. La existencia de poliginia significa una estrategia diferente frente a las condiciones ambientales y plantea dificultades en la interpretación de la organización eusocial. Se plantean las expectativas de éxito adaptativo que pueden lograr estas colonias poliginicas.

ABSTRACT

The presence of overwintering colonies of *Vespula germanica* (F.) has been evident in observations carried out in the last few years in Chile. One of the more interesting aspects of their social organization is the simultaneous presence of several functional queens. This is another strategy in facing the environmental conditions. Different possibilities of adaptative success and problems in the understanding this eusocial organization are discussed.

INTRODUCCION

En los últimos años hemos realizado varias observaciones sobre la biología de *Vespula germanica* (F.) en la región central de Chile, interesados en la comprensión de su comportamiento social y, en particular, en las adaptaciones que parecen importantes en la adquisición de la eusociabilidad.

El término eusociabilidad, acuñado por Batra (1966), es utilizado para caracterizar aquellos grupos sociales con generaciones de adultos que se sobreponen en el tiempo, presencia de obreras no reproductivas y cuidado de las crías por los adultos de la colonia; en los grupos altamente especializados este hecho se refleja también en la presencia de una sola reina reproductora (Michener, 1974).

El estado de eusociabilidad se presenta en esta especie, tanto en colonias monogínicas normales como en aquellas poligínicas de larga duración, llamadas invernantes por Tho-

mas (1960) y Spradbery (1973), quienes las describieron para Nueva Zelanda y Tasmania, respectivamente; éstas presentan un interés especial, tanto desde el punto de vista ecológico como evolutivo, porque significan una estrategia diferente frente al medio ambiente (Chiappa *et al.*, 1987).

El estudio de estas colonias plantea varios problemas interesantes para comprender las adaptaciones adquiridas por la especie en relación a la fijación de la monoginia y a su carácter de estado derivado. La poliginia, como una condición posiblemente regresiva, tendría alcances novedosos, en cuanto a su reaparición en los grupos eusociales con monoginia establecida, pudiendo interpretarse como una posibilidad de variación ante condiciones climáticas distintas a las encontradas en su zona de origen: la región mediterránea.

Nidos poligínicos para el género *Vespula*, con varias reinas funcionando simultáneamente, han sido citados por Spradbery (1973) y Duncan (1939). Algunas características importantes que se pueden destacar de estas colonias son su gran actividad y la enorme cantidad de huevos, larvas y obreras que existen en el nido (Chiappa *et al.*, 1987). Por lo demás,

¹Laboratorio de Zoología. Universidad Católica de Valparaíso. Casilla 4059, Valparaíso.

(Recibido: 6 de septiembre de 1989. Aceptado: 10 de octubre de 1989).

hay presencia permanente de machos desde fines del primer ciclo y reinas nuevas muy tardías respecto a la temporada de producción de individuos reproductivos de los nidos normales, considerando que hubo una colonia inicial fundadora. Interesante es también, la gran variabilidad del tamaño de los machos respecto al normal, ya que pueden presentar tallas tan pequeñas como los de una obrera o tan grandes como los de una reina.

El problema en que se centra este trabajo, es el de la poliginia de colonias invernantes de *Vespula germanica*, un hecho tan distinto y fuera de lo normal, en comparación con las de ciclo anual que presentan una monoginia estable. Nos interesa analizar las expectativas de éxito adaptativo que pueden tener las colonias poligínicas.

MATERIALES Y METODOS

Se dispuso de 5 colonias de 13 a 20 meses de duración, colectadas en la IV y V Región; todas eran subterráneas y fueron extraídas después de haberlas anestesiado con un algodón empapado en cloroformo, colocado durante 15 minutos en el túnel de entrada.

La condición de poliginia se constató en todos los casos, contando las reinas presentes y determinando en la estructura del nido, el número de núcleos iniciales independientes, lo que se consideró como el mejor indicador de poliginia.

RESULTADOS Y DISCUSION

En los 5 nidos estudiados, el número de reinas funcionales fluctuaba entre 3-5, considerado relativamente bajo de reinas en relación al citado por Spradbery (1973) y Duncan (1939), lo que se puede entender por condiciones climáticas menos favorables o por un mejor sitio de nidificación (Chiappa *et al.*, 1987); en este sentido las construcciones aéreas podrían ser más fáciles de detectar por las nuevas reinas fecundadas, como lugares de protección para hibernar y/o inicio de un nuevo nido, dando al mismo tiempo más posibilidades de expansión a la colonia poligínica, a diferencia de los nidos subterráneos de localización más difícil y crecimiento más restringido. Hay que hacer notar, que el número de machos y de reinas vírgenes de estos nidos poligínicos es mucho

mayor y que son castas más permanentes en el tiempo que los de una colonia eusocial monogínica (Chiappa *et al.*, 1987).

En una primera consideración, no cabe duda que las colonias invernantes de *V. germanica* corresponden a grupos eusociales, porque cumplen con todos los requisitos nombrados (al menos en la primera parte de su ciclo), pero habría que considerar las posibilidades de monoginia y poliginia.

El problema se presenta al confrontar la existencia de estos grupos invernantes, poligínicos, con las teorías de mayor aceptación que tratan de explicar la eusociabilidad.

La teoría de la Selección Generacional de Hamilton (1964a, 1964b), "kin selection", tiene como ideas básicas: el sistema de reproducción por haplodiploidía de los Hymenoptera y el aumento de frecuencia de un alelo, no sólo directamente por medio de la mayor cantidad de descendencia de sus portadores, sino también por la conducta "altruista" de los portadores con mayor relación genética, aún a costa de que ellos no produzcan descendencia propia.

Para que esto se cumpla, se requiere una sociedad con una única reina fecundada por un solo macho, cuyas hijas serán las obreras estériles de la colonia que cuidarán a sus propias hermanas, porque el índice de relación genético entre ellas será más significativo que con los posibles descendientes directos. En este caso, como el macho es haploide, todos los espermios que produce son prácticamente idénticos y, por lo tanto, las hermanas tienen un 100% de los genes de su padre en común. La reina es diploide y las hermanas comparten la mitad de los genes de su madre (como ocurre en todos los organismos diploides). Como la mitad de los genes de las obreras son de la madre y la otra mitad del padre, las hermanas comparten entre sí lo siguiente:

padre

$$1 \times 1/2 + 1/2 \times 1/2 = 3/4 \text{ de genes compartidos}$$

A pesar de lo atractivo de la teoría, muy pronto se hicieron notar dificultades como, por ejemplo, la observación de cópulas múltiples en la mayoría de los grupos sociales (Andersson, 1984). Esta multiplicidad de cópulas es más frecuente en las especies más avanza-

das que en las más primitivas, contrariamente a una tendencia evolutiva como debería entenderse según Hamilton. Si las hermanas tienen diferente padre, compartirán sólo 1/4 de sus genes, todos a través de su madre.

En el caso de los nidos invernantes de *Vespula germanica*, no sólo hay problema de padres múltiples, lo que podría ser solucionado por el uso secuencial de espermos, como ha sido propuesto por Trivers & Hare (1976), Orlove (1975), Charnov (1978) y Cole (1983), sino además hay varias reinas reproductoras simultáneamente funcionales.

Las reinas nuevas tienden a buscar un lugar cercano al nido de origen para hibernar y posteriormente nidificar, por lo que es muy factible que las colonias poligínicas tengan reinas y, por tanto, el índice de relación entre las obreras hijas, que son primas entre sí, es sólo de 3/8 (Strassman, 1981), lo que está muy por debajo de la cantidad exigida por la teoría de la haplodiploidía de Hamilton (1964a, 1964b).

Finalmente, si las reinas de esos nidos no son hermanas, lógicamente no hay parentesco alguno, ya que las posibilidades de un mismo padre son demasiado remotas.

Un planteamiento mucho más amplio y con más argumentos para solucionar los problemas que la teoría de Hamilton (1964a, 1964b) no explica suficientemente, es la del Reconocimiento de Parentesco, que ha sido mejor puntualizada por Hölldobler y Michener (1980); de acuerdo con ella, las obreras son capaces de evaluar la relación genética que tienen respecto de otros miembros de la colonia, por ejemplo, por medio de olores (Barrows *et al.*, 1975). Esta capacidad estaría dada por un alelo discriminador que es condición para los grupos sociales y, de esta manera, un ejemplar puede favorecer a aquellos individuos que comparten con él un alto número de genes.

Al contrastar esta teoría con lo que sucede en colonias invernantes, tenemos que hay obreras que comparten los genes de una misma madre y que, eventualmente, son hijas del mismo padre, mientras otras presentan un parentesco más lejano, descendientes de reinas hermanas o no parientes y con distinto padre; la presencia de un alelo discriminador haría posible el reconocimiento de las primeras sobre las últimas.

De acuerdo a esto, la poliginia no es demasiado desventajosa para la conservación de la eusociabilidad en *Vespula*, sin embargo, anda lejos de ser la condición ideal, dado que hay muchas obreras con escaso índice de parentesco. Esta situación no se produce en colonias eusociales de ciclo anual donde hay una sola reproductora.

Otra manera muy distinta de ver el problema, es considerar estas colonias como un sistema de mejor aprovechamiento de condiciones especiales transitorias del medio, que no tienen relación con la eusociabilidad. En este aspecto, se aprecia la construcción de nidos que alcanzan enormes proporciones, con gran número de obreras, con mucha actividad y agresividad, colectando presas a través del tiempo para alimentar una gran cantidad de larvas.

Aunque las colonias invernantes, estudiadas por nosotros, tienen caracteres eusociales, según nuestras observaciones, presentan los siguientes hechos que atentan contra ella:

- Una menor relación genética entre las obreras comparadas con las colonias normales.
 - Una desorganización en la producción de machos, que aparecen a lo largo de todo el tiempo de prolongación de la colonia, lo que significa una pérdida de la protandria con ventajas adaptativas de las colonias anuales, porque estos machos aparecen a veces en períodos muy alejados de la presencia de reinas susceptibles de ser fecundadas.
 - Por lo demás, el gran número de machos corresponde a un beneficio trófico (trofalaxis entre juveniles y adultos), sólo a nivel de larva, pero a nivel de adultos una carga negativa para la economía de la colonia, dado que tienen que ser alimentados por las obreras.
 - Se observa producción de reinas nuevas demasiado tarde en la temporada las que tienen evidentes desventajas frente al clima, pero mayor cantidad de recursos alimenticios, posibilidades de fecundación y de ubicación de lugares protegidos para hibernar.
- En nuestra opinión, las colonias invernantes de *V. germanica* no representan una ventaja desde el punto de vista de la eusociabilidad. Pensamos que la condición estable, con ven-

taja selectiva, está obviamente conseguida en las colonias normales de ciclo anual, con un índice mayor de parentesco entre los miembros de la colonia dado por una sola reina reproductora y con una total adaptación a los ambientes con marcadas diferencias climáticas entre verano e invierno, con una actuación de grupo altamente eusocial que presenta grandes ventajas a condiciones ecológicas severas, frente a grupos menos organizados socialmente.

Además, esto mismo indicaría la no adaptabilidad de esta especie a zonas desérticas ni tropicales, es decir, creemos que el avance de *Vespula germanica* hacia el Norte de Chile ya está terminado y que en Argentina el límite norte no debiera sobrepasar hacia climas demasiado tropicales.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está basado en una presentación al X Congreso Latinoamericano de Zoología en octubre de 1986, realizado en Viña del Mar, Chile.

Ofrezco mis sinceros agradecimientos al profesor Haroldo Toro G., de la Universidad Católica de Valparaíso, por sus críticas, ideas, discusiones y por dar tiempo a su paciencia para la lectura y revisión de este trabajo.

También a las estudiantes Cecilia Morales y Jenny Cook por la ayuda prestada en las observaciones de los nidos.

LITERATURA CITADA

ANDERSON, M. 1984. The Evolution of Eusociality. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 165-189.

- BARROWS, E.M.; W.J. BELL & C.D. MICHENER. 1975. Individual odour differences and their social functions in insects. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 72: 2824-2828.
- BATRA, S.W.T. 1966. Life cycle and behavior of the primitively social bee *Lassioglossum zephyrum*. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 46: 359-423.
- CHARNOV, E.L. 1978. Sex ratio selection in eusocial Hymenoptera. *Am. Nat.*, 112: 317-326.
- CHIAPPA, E.; H. JOPIA; C. MORALES & J. COOK. 1987. Contribución al estudio de nidos invernantes de *Vespula germanica* (F) (Hymenoptera: Vespidae) en la zona central de Chile. *Acta Ent. Chilena*, 14: 171-182.
- COLE, B.J. 1983. Multiple mating and the evolution of social behavior in the Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12: 191-201.
- DUNCAN, C.D. 1939. A contribution to the biology of North American vespine wasps. *Stanford Univ. Pub. Biol. Sci.*, 8: 1-272.
- HAMILTON, W.D. 1964a. The genetical evolution of social behavior I. *J. Theor. Biol.*, 7: 1-16.
- HAMILTON, W.D. 1964b. The genetical evolution of social behavior II. *J. Theor. Biol.*, 7: 17-52.
- HOLLDÖBLER, B. & C.D. MICHENER. 1980. Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In: *Evolution of social behavior: Hypothesis and Empirical tests* (Ed.) Huber Markl (Dahlem Konferenzen, 1980) (Weinheim: Verlag Chemie GmbH) 35-38.
- MICHENER, C.D. 1974. The social behavior of the bees. A comparative study. Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press. XII + 404.
- ORLOVE, M.J. 1975. A model for kin selection not involving coefficients of relationship. *J. Theor. Biol.*, 49: 289-310.
- SPRADBERY, J.P. 1973. Wasps: An account of the biology and natural history of solitary and social wasps. Univ. Press. Seattle. 408 pp.
- STRASSMAN, J.E. 1981. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundress. *Florida Entomologist*, 64(1): 74-88.
- THOMAS, C.R. 1960. The european wasp (*Vespula germanica* Fab.) in New Zealand. *Information Series N° 27*. Department of Scientific and Industrial Research, New Zealand, 27: 1-73.
- TRIVERS, R.L. & H. HARE. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science*, 191: 249-263.