

COMPORTAMIENTOS PRECURSORES DE VIDA SOCIAL EN APOIDEA (HYMENOPTERA).

E. CHIAPPA T.¹

RESUMEN

Se realiza una revisión bibliográfica de trabajos relacionados con la conducta social de abejas primitivamente sociales, particularmente del género *Ceratina*. Se analizan algunas características y conductas que podrían conducir a la sociabilidad, tales como la longevidad de las hembras, la tolerancia mutua, la defensa de los nidos, el intercambio de alimentos, el forrajeo para los componentes de un mismo nido y la flexibilidad conductual.

Desde el momento en que el mismo Darwin admitía que la evolución de la esterilidad de las castas sociales era difícil de interpretar, para su Teoría de la Evolución por medio de la Selección Natural, esta situación, en que los individuos se conducían como si no maximizaran su propia adecuación, se presentó como un problema desafiante para los biólogos.

Varias explicaciones teóricas se han planteado sobre el origen y el desarrollo de la sociabilidad en los Hymenoptera, como la teoría genética de Hamilton en 1964. Estas ideas, debido a lo interesante y atractivas que se mostraron, desencadenaron una serie de estudios al respecto, ya que se vieron como una poderosa explicación de aplicación muy general. Otras teorías que se han propuesto sobre la evolución social, son la llamada manipulación parental (Alexander, 1974; Michener y Brothers, 1974) y el mutualismo, (Lin y Michener, 1972) que tratan de explicar el mantenimiento del comportamiento altruísta y el origen de la sociabilidad en las especies, comentarios sobre las cuales omito porque están fuera del ámbito de mi tema.

Varios autores (por ejemplo, Crozier, 1979) han afirmado que, además del aspecto genético, hay otros factores que pueden conducir al desarrollo de la sociabilidad, como sería un ciclo de vida apropiado, (con superposición de generaciones) la posesión de estructuras que puedan manipular el medio ambiente (como mandíbulas) y además una preadaptación que permita la cohesión de los grupos, como podría ser un sistema de reconocimiento de parentesco selectivamente ventajoso.

Michener (1985) ha planteado que la evolución de un carácter, se puede hipotetizar a través de los estados intermedios, especialmente si las fases ancestral y derivada, de ese carácter, son fácilmente reconocibles. Los estados intermedios se pueden, entonces ubicar en una secuencia lógica, aplicando un método comparativo de reconstrucción de la evolución. Este método ha sido usado desde Darwin y, ya Wheeler en 1923, postuló 7 etapas desde los insectos de vida solitaria hasta los insectos que poseen vida social. Lo mismo hizo Evans (1958) para las avispas, ya que pensaba que se cumplían 13 pasos entre las avispas primitivas y las eusociales. El mismo Michener (1958), postuló las rutas o vías seguidas por las abejas desde la vida solitaria hasta la eusociabilidad. Estos pasos pueden, sin embargo, no presentarse y la vida social

¹Universidad de Playa Ancha de Ciencias de la Educación. Casilla 34-V, Valparaíso - Chile.

puede originarse directamente sin pasar por etapas intermedias.

De acuerdo a autores como West-Eberhard (1978), además de una interpretación teórica, se necesita información más precisa sobre las vidas de las abejas y avispas primitivamente sociales, especialmente de aquellas que se desenvuelven en los límites de la vida social y solitaria, ya que tales especies pueden revelar los orígenes primeros de la sociabilidad y los mecanismos conductuales involucrados.

Según Michener *et al.*, (1974), entre los halictidos (Hymenoptera: Halictidae), existen los siguientes niveles de sociabilidad, los que tomaré como generales para el resto de los Apoidea:

- especies solitarias, con nidos donde una sola abeja cria a sus hijos en forma individual (i.e. *Coenohalictus*).
- especies comunales, parasociales y quasisociales, son términos semejantes y Michener propone llamar parasociales a todas ellas. Se caracterizan porque en el mismo nido hay varias hembras, pero no existe división de trabajo, sobreposición de generaciones ni cuidado parental compartido (i.e. *Ctenomia*, *Agapostemon*).
- especies semisociales, en las que existen castas y cuidado parental pero no hay sobreposición de generaciones (i.e. *Augochloropsis*).
- y especies eusociales donde existe división del trabajo, sobreposición de generaciones y cuidado parental en conjunto (i.e. *Evyleus*).

Sakagami y Maeta (1977), introdujeron el término eosocial, para colonias quasisociales que involucran dos generaciones.

Las Familias de Apoidea que presentan especies con conducta parasocial, por lo menos parte del tiempo, son las siguientes:

- Andrenidae (Panurginae y Andreninae),
- Megachilidae (Megachilini y Anthidiini),
- Halictidae (Nomiinae, Augochlorini y Halictini),
- Anthophoridae (Eucerini, Exomalopsini y Ceratinini),
- Apidae (Euglossini)

Las Familias con conducta primitivamente eusocial son:

- Halictidae (Augochlorini y Halictini)
- Apidae (Bombini)
- Anthophoridae (Ceratinini, Allodapini y Xylocopini)

Con conducta eusocial existe una sola familia:

- Apidae (Apini y Meliponini)

De estos grupos me voy a referir especialmente a Augochlorini, Halictini, Allodapini y Xylocopini, porque han sido los grupos sobre los cuales se tiene el mayor número de observaciones de conducta social primitiva y al género *Ceratina* porque, personalmente, es el grupo que más conozco.

La idea de esta presentación coincide con la idea de Michener (1985) de que existen ciertas características conductuales que se pueden interpretar como tendientes a la vida social las que se pueden encontrar en abejas básicamente solitarias pero que, sin embargo, también pueden constituir nidos naturales donde cohabitan asociaciones madre-hijas o hembras de la misma generación. Hay que hacer notar que estas conductas, por si mismas, no comprometen la aparición de sociabilidad pero si son favorables a ella.

En este contexto describiré algunos hábitos interesantes, posiblemente significativos en la adquisición de la vida social (Sakagami y Maeta, 1977).

En primer lugar, el comportamiento de remoción de las fecas de las larvas realizada por la madre. En algunos casos el nido está constituido por un conjunto de celdas seriadas, divididas por paredes de separación. La pared del fondo del nido corresponde a un tapón fabricado por las hembras, que tiene importancia en la activación del nido, la que ocurre al poco tiempo que esta estructura es terminada. En especies como *C. japonica* y *C. flavipes* las abejas abren las separaciones y entran frecuentemente en las celdillas reconstruyendo fácilmente las paredes lo que probablemente tiene una función sanitaria para los estados juveniles y, en las larvas defecantes, se relaciona

con la remoción de las fecas. Este comportamiento aparece en los nidos en que ya existen varias celdillas construidas y con huevos sobre las masas de polen, pero se intensifica cuando los nidos contienen larvas y la hembra ya no tiene obligaciones de postura ni labores de forrajeo. Las fecas son pulverizadas con las mandíbulas e incorporadas a las paredes reconstruidas. El tapón del extremo del nido recibe la mayor cantidad de las fecas, que provienen de la 1a. y 2a. celda. Para las celdas posteriores las fecas producidas por una determinada celda son incorporadas a la pared precedente, además se incorporan las larvas muertas y los restos de polen que no fueron comidos por ellas. Sólo en los nidos, en que han emergido algunos inmaduros, la pared de la última celdilla, a veces, no es reconstruida y el huevo, larva o pupa sufre serios riesgos y, muchas veces, muere. En un segundo caso, como en *C. iwatai* y en *C. okinawana*, nunca se construye la última pared, las fecas no son removidas y permanecen en cada celda. *C. megastigmata*, muestra una tercera forma de hábito, la abeja no entra en las celdas antes que todas las larvas consuman el polen: pronto después que la larva más joven a comido la masa de alimento, tanto las paredes, como las fecas de las larvas y los restos de polen son eliminados de una sola vez fuera del nido. Las paredes no las vuelven a reconstruir y los inmaduros se encuentran en una cavidad común (Sakagami y Maeta, 1977).

También muchas especies de Allodapinae, socialmente más avanzadas que *Ceratina*, confirman un contacto entre la madre y los inmaduros. *Allodapulla* (Michener *et al.*, 1974) se caracteriza por una completa omisión de las paredes de las celdas, porque realiza remoción de las fecas y aprovisionamiento progresivo. Este tipo de aprovisionamiento también ocurre en el género *Braunsapis* aunque con mayores refinamientos, que consiste en el aporte de gotas de néctar que colocan ante la larva (Maeta *et al.*, 1985). Todas estas conductas posibilitan el contacto entre los individuos de la colonia, tanto juveniles como adultos. En otras abejas en que se conoce este tipo de contacto entre la madre y sus crías es en el subgénero eusocial *Lassioglossum* (*Evyleus*) de la familia Halictidae (Knerer y Plateaux-Quénu, 1966) y,

también, en *Lassioglossum* (*Dihalictus*) *zephyrum* las hembras tienen el hábito de abrir, inspeccionar, remover las fecas y cerrar las celdillas (Batra, 1968).

En *C. japonica*, *C. flavipens*, *C. iwatai* y *C. okinawana*, el contacto entre madre y crías es frecuente e involucran más de una simple coexistencia, puesto que los juveniles son alimentados por la madre y, también, en los casos en que hay más de una hembra en los nidos suele ocurrir trofalaxis de parte de una de ellas.

Otra conducta presocial es el transporte de inmaduros dentro del nido. En muchas especies del género *Ceratina*, los adultos recién emergidos alcanzan la entrada del nido pasando sobre los hermanos más jóvenes pero sin dañarlos, reconstruyendo las paredes a medida que van avanzando, pero no lo hacen de forma tan perfecta como los adultos parentales. Los juveniles de *C. japonica*, *C. flavipes* y *C. okinawana* empujan hacia atrás a sus hermanos, de modo que el espacio ocupado por los inmaduros se va acortando para dejar mayor espacio a la entrada del nido, en donde los adultos recién emergidos se van acumulando. Allí permanecen por algunos días, durante los cuales son alimentados por la madre y la obrera hasta que ellos mismos salen a procurarse alimento fuera del nido. La habilidad para transportar inmaduros también se ha observado entre los Allodapine, pero más perfectamente que en *Ceratina*.

Se puede recordar que estos transportes de inmaduros han sido muy perfeccionados en algunas especies de Formicidae, en donde se realizan habitualmente.

Otras conductas, en relación a una potencial vida social, son aquellas relacionadas con el rango de vida de las hembras adultas, y tal como ocurre en Xylocopinae, la vida de las abejas del género *Ceratina* es inusualmente largo. En muchas abejas y avispa solitarias la madre muere antes de la emergencia de la progenie. Los encuentros entre madre e hijos nunca ocurren, son muy raros o no van más allá de una sola temporada.

En las especies de vida solitaria, la vida prolongada de las hembras es aceptada como precursora de vida eusocial. En varias especies del género *Ceratina* (*C. asuncionis*, *C. ja-*

ponica, *C. flavipes*, *C. iwatai* y *C. megastignata*), se ha registrado hibernación en algún porcentaje de los nidos (Sakagami y Maeta, 1977).

La subfamilia Xylocopinae es conocida por lo largo de la vida de las hembras, lo que ocurre, incluso en las especies solitarias. Las observaciones realizadas muestran que la vida puede extenderse, a veces, por más de dos años; esta longitud de vida se conoce en las abejas eusociales de la Familia Apidae y también en el halíctido *Lasioglossum (Evylaeus) marginatun*, donde la fundadora de un nido puede durar hasta 5-6 años lo que es, por lo demás, inusual entre los Apoidea (Plateaux-Quénu, 1959). En varias especies del mismo género se ha probado que las hembras pueden sobrevivir hasta la temporada siguiente (Sakagami y Fukuda, 1972).

Después de terminar de ovipositar y forrajear, las abejas pasan mucho tiempo a la entrada del nido cumpliendo la función de guardianas. Está demostrado estadísticamente que esta conducta, agregada al cuidado de los inmaduros que realiza la madre, disminuye la mortalidad de las crías cuando se comparan con nidos que han quedado huérfanos (Sakagami y Maeta, 1977). La madre parece ineficiente en prevenir ataque por hongos o parásitos de gran tamaño, pero los pequeños como *Emplemus*, *Eurytoma*, *Melitobia*, *Diomorus*, *Hockena*, y algunos fóridos, se encontraron sólo en los nidos sin madre. Este rol de guardia contribuye a la cooperación entre las hembras de un nido, liberando a la reina de tareas como el forrajeo.

Un hecho importante es el hallazgo de nidos con dos o más hembras durante el período de reproducción. Ya en 1962, Michener observó nidos de *Ceratina australensis* habitado por dos hembras con ovarios desarrollados. Se dijo anteriormente, que en la Familia Halictidae, hay todo tipo de formas sociales. También se han encontrado nidos de otras abejas africanas y japonesas con más de una hembra. El que estos nidos no sean simplemente una vida junta, se sugiere por el largo del nido, siempre mayor que los nidos solitarios tomados como control (Sakagami y Maeta, 1969).

Dos rasgos muy peculiares, de las hembras que comparten los nidos, deben ser realzados. El primero es la variabilidad en tamaño, debida según Lin y Michener (1972), al prolongado período de reproducción, lo que expone a las crías a condiciones ambientales variables según la estación del año, variabilidad que está ligada a las diferencias de casta de algunas especies de halíctidos eusociales. Entre las hembras de las colonias hay una correlación positiva entre el tamaño corporal, el desarrollo de los ovarios y el estado de inseminación. En muchas colonias semisociales o eusociales, la reina es más grande que las obreras. Cuando las abejas son más o menos equivalentes reproductivamente, en las asociaciones quasisociales, las diferencias de tamaño son menores (Michener, 1985).

El segundo rasgo, es la notable disminución de la actividad de las hembras reproductoras, que permanecen por uno o dos días a la entrada del nido, sin realizar ninguna actividad. Tal conducta se relaciona, posiblemente, al largo período que necesitan los huevos para madurar ya que ocurre, que entre las especies de *Xylocopa* y de *Ceratina*, es donde se presentan los huevos de mayor tamaño en Hymenoptera.

Un hecho interesante que pudimos comprobar en observaciones realizadas en *Ceratina okinawana*, es que en esta especie, la sociabilidad es flexiblemente cambiante, de social a solitaria y viceversa.

La flexibilidad social intraespecífica es interpretada por Yanega (1988), dependiendo de presiones ecológicas directas y como un artefacto demográfico que produce variación conductual controlada. Cree que la estructura social en las colonias de *Halictus rubicundus* se deben a la mortalidad de las hembras con rol de reina y a la dispersión de la progenie, que abandona el nido para entrar en diapausa.

Las siguientes conductas, han sido consideradas clave en el estudio de distribución de tareas y determinación de castas en varias especies primitivamente sociales y, fueron las que nosotros medimos a través de su frecuencia de ocurrencia, para mostrar la flexibilidad conductual de las abejas.

Forrajeo de polen: esta tarea da indicios sobre cual de las abejas desempeña el papel de obrera.

Oviposición: la postura es realizada generalmente por la hembra de mayor tamaño, dominante y que tiene el rol de reina en el nido.

Oofagia: Las reinas limitan la reproducción de las obreras comiendo sus huevos. Como las dos hembras son aptas para ovipositar, especialmente en los casos en que ambas presentan tamaños semejantes, la oofagia es mucho más frecuente en algunos nidos que en otros.

Trofalaxis: La entrega de néctar entre los individuos es un importante indicio de aceptación de dominancia por parte de la hembra que entrega néctar. Particularmente ocurre este comportamiento cuando la forrajera llega al nido o cuando solicita el paso para tratar de abandonarlo.

Guardia a la entrada del nido: la guardia es considerada de particular significado y tarea característica de la abeja reina.

En nidos inducidos, (formados por madre e hija, hermanas o por hembras sin relación de parentesco pero de la misma temporada), aquellos ejemplares con conducta de reina y obrera fueron artificialmente removidos en forma alternativa. Al retornar al nido el individuo excluido era nuevamente aceptado por el residente, luego de haber estado ausente entre 2-6 días.

Si el individuo que permanecía en el nido era la reina, empezaba a forrajear muy pronto después de la exclusión de la compañera, mientras que si se trataba de la obrera, continuaba forrajeando y ovipositando normalmente. La hembra que permaneció en el nido continuó con las tareas del nido en 70.8% de los casos.

CONCLUSIONES

- Una contribución importante para la formación de colonias, deben ser estas asociaciones que se producen debido a la longitud de vida de las hembras, lo que permite la

ocurrencia de individuos de diferentes generaciones, así como también la tolerancia mutua, la defensa de los nidos, el intercambio de alimentos y el forrajeo para los componentes de un mismo nido.

- Nuestras observaciones muestran que en *Ceratina okinawana*, hay una flexibilidad conductual que se mantiene aún cuando la sociabilidad se haya establecido dentro de los nidos.
- Se observa una variación intraespecífica en la expresión de la conducta social, ya que las hembras no sólo viven juntas, sino que se realiza un ajuste conductual, regulando la intensidad con que cada una efectúa los trabajos en el nido.
- Esto posibilita una plasticidad en el repertorio de comportamiento, que abarca desde una vida solitaria hasta un sistema rudimentario de castas dentro de la especie que, quizás, es importante en permitir la evolución social.

En Chile tenemos un género endémico, el género *Manuelia* Vachal, que es el grupo más primitivo de los Xylocopinae, cuyo estudio podría darnos todo tipo de datos interesantes en la comprensión del problema de la adquisición de la vida social y servirnos de comparación de la estructuración social de las abejas sociales y parasociales. En los nidos de las especies de *Manuelia* que hemos observado, hay gran semejanza con los nidos de *Ceratina* que presentan paredes de separación entre las celdillas, particularmente me refiero a *M. gayi* y *M. postica* y aunque no existen divisiones en los nidos de *M. gayatina*, hemos encontrado hasta tres hembras compartiendo el mismo nido, lo que permite pensar que estas especies, por lo menos en dos de ellas, también se presentan rasgos conductuales tendientes a la sociabilidad.

Finalmente, habría que tomar en cuenta que en los climas típicamente tropicales, la sociabilidad debería ser más fácilmente compatible con la vida solitaria, tal como ocurre en muchas abejas de la subfamilia Allodapinae (Michener, 1971), debido a que las especies pueden ser multivoltinas. Por otra parte, en las especies solitarias de clima temperado que son univoltinas, por adquisición de diapausa,

parece más difícil que pueda ocurrir dicha compatibilidad.

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER, R. D. 1974. The evolution of social behaviour. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5:325-383.
- BATRA, S.W.T. 1968. Behavior of some social and solitary halictine bees within their nests: a comparative study (Hymenoptera, Halictidae). *J. Kansas Entom. Soc.*, 41:120-133.
- CROZIER, R.H. 1979. Genetics of sociality. pp 223-286. In: Hermann, H.R. (ed). *Social insects*. Vol. I. Academic Press. 437 pp.
- EVANS, H.E. (1958). The evolution of social life in wasps. *Proc. 10th Internat. Congr. Entom. (Montreal)*, 2: 449-457.
- HAMILTON, W.D. 1964a. The genetical evolution of social behaviour I. *J.Theor. Biol.*, 7:1-16.
- HAMILTON, W.B. 1964b. The genetical evolution of social behaviour II. *J. Theor. Biol.*, 7:17-52.
- KNERER, G & C. PLATEAUX-QUÉNU. 1966. Sur l'importance de l'ouverture de cellules à couvain dans l'évolution des Halictinae (Insectes Hymenoptères) sociaux. *C.R. Acad. Sci.*, 263:1622-1625.
- LIN, N & C.D. MICHENER. 1972. Evolution of sociality in insects. *Quart. Rev. Biol.*, 47:131-159.
- MAETA, Y., S.F. SAKAGAMI & C.D. MICHENER. 1985. Laboratory studies on the life cycle and nesting biology of *Braunsapis sauteriella*, a social Xylocopine bee (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology*, 10(1):17-41.
- MICHENER, C.D. 1958. The evolution of social behavior in bees. *Proc. 10th Internat. Congr. Entom. (Montreal)*, 2:441-447.
- MICHENER, C.D. 1962. The genus *Ceratina* in Australia, with notes on its nests (Hymenoptera, Apoidea). *J. Kansas Entom. Soc.*, 35: 414-421.
- MICHENER, C.D. 1971. Biologies of African allodapine bees (Hymenoptera, Xylocopinae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 145:221-301.
- MICHENER, C.D. 1985. From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? *Fortschritte der Zoologie*, Bd 31. Hölldobler/Lindauer (Hrsg): *Experimental Behavioral Ecology*. G. Fisher Verlag. Stuttgart-New York, 293-305.
- MICHENER, C.D. & D.J. BROTHERS. 1974. Were workers of social Hymenoptera initially altruistic or oppressed? *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 71:671-674.
- PLATEAUX-QUÉNU, C. 1959. Un nouveau type de société d'insectes: *Halictus marginatus* Brullé (Hymenoptera, Apidae) *Année Biol.*, 35:325-444.
- SAKAGAMI, S.F. & H.FUKUDA. 1972. Life of a Japanese eusocial halictine bee, *Lasioglossum duplex* out of brood rearing season (Hymenoptera, Apidae). *Ins. Soc.*, 19:137-152.
- SAKAGAMI, S.F. & Y. MAETA. 1977. Some presumably presocial habits of Japanese *Ceratina* bees, with notes on various social types in Hymenoptera. *Insectes Sociaux*, 24(4):319-343. Paris.
- SAKAGAMI, S.F. & Y MAETA. 1989. Compatibility and incompatibility of solitary life with eusociality in two normally solitary bees *Ceratina japonica* and *Ceratina okinawana* (Hymenoptera, Apoidea) with notes of the incipient phase of eusociality. *Jpn. J. Ent.*, 52(2):417-439.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1978. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. *J. Kansas Ent. Soc.*, 51(4):832-856.
- WHEELER, W.M. 1923. *Social life among the insects*. New York:Harcourt, Brace y Company.
- YANEGA, D. 1988. Social plasticity and early-diapausing females in a primitively social bee. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 85:4374-4377.