

## COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE MACHOS DE *SPHEX LATREILLEI* LEPELETIER (HYMENOPTERA: SPHECIDAE)<sup>1</sup>

ELIZABETH CHIAPPA<sup>2</sup>

### RESUMEN

Se presentan observaciones sobre el comportamiento reproductivo de machos de *S. latreillei* los que patrullan sólo las áreas de nidificación de las hembras. En relación a grandes agregaciones de la especie, se estudiaron conductas tales como agresión, utilización de perchas temporales y estrategias alternativas para conseguir el máximo número de apareamientos.

### ABSTRACT

Observations are presented on the mating behaviour of *S. latreillei*. Males were observed patrolling only on the nesting sites. While in large aggregations, the males of this species exhibit behaviors as intramale aggression, establishment of temporary perches and alternative strategies to obtain maximal number of matings.

### INTRODUCCION

Uno de los factores que influyen de gran manera las tácticas de apareamiento en los insectos, es el costo en inversión parental de cada uno de los sexos. Los machos, cuyo éxito reproductivo depende del número de apareamientos conseguidos (Bateman, 1948), tienen menor inversión parental que las hembras y éstas resultan ser un factor limitante para ellos. Además, debido a lo anterior, se establece una fuerte competencia entre los machos, por lo que se presentan conductas agresivas, diferentes grados de territorialidad o búsqueda activa de las hembras (Parker, 1978). Esta última actividad, es considerada semejante a la búsqueda de alimentos en un hábitat y ha sido planteada como parte del problema de optimización general (Charnov, 1976), asumiéndose que el objetivo de la selección natural, es obtener el máximo de

cigotos fertilizados por un macho, por lo que éste adoptará la estrategia que maximice la tasa de fertilización durante su vida reproductiva (Parker, 1970b, 1978).

Alcock *et al.*, (1978) han analizado la conducta de reproducción de los machos de abejas y avispa y se han realizado varios estudios en los últimos años acerca del comportamiento de machos esfécidos, desde que Lin (1963) hizo un estudio detallado de la conducta territorial de *Sphecius speciosus* (Alcock, 1975a,b; Evans, 1966, 1989; Kurczeswski, 1966; Kurczeswski & Kurczeswski, 1984; O'Neill & Evans, 1983).

La avispa *Sphex latreillei* es una especie univoltina que ha sido estudiada estos últimos años con mayor detalle (Chiappa & Toro, 1994; Toro & Chiappa, 1994; Chiappa *et al.*, 1996 a,b). Presenta especial interés, porque es una especie endémica y la única del género que habita en Chile; exhibe una característica que no es típica de otras especies de la familia Sphecidae, ya que los machos son de mayor tamaño que las hembras (Toro & Chiappa, 1994). Aunque es fundamentalmente solitaria, se puede encontrar nidificando en grandes agregaciones, por lo que diversas conductas y estrategias se pueden desarrollar en zonas de alta

<sup>1</sup> Financiado por proyecto FONDECYT 1930122.

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. U. de Playa Ancha, Casilla 34-V, Valparaíso, Chile. Fax 56-32-285041.

Recibido: 13 de marzo de 1996. Aceptado: 27 de mayo de 1996)

densidad (Chiappa & Toro, 1994); estudios sobre los machos de *S. latreillei* no se han hecho, en nuestro país, desde que Janvier (1925, 1926) publicara observaciones conductuales descriptivas. Además se conocía solamente para la zona central de Chile, pero ultimamente, se han encontrado ejemplares en las quebradas verdes de Antofagasta, lo que plantea una nueva distribución geográfica.

En el presente trabajo, considerando que en especies poligínicas que se aparean repetidamente, la selección natural favorece a los machos de la especie que son capaces de ubicar y copular con el mayor número de hembras, se plantearon los siguientes objetivos:

- establecer los mecanismos de ubicación de las hembras.
- determinar los rangos de acción de los machos (home range)
- conocer las estrategias para conseguir apareamientos
- cuantificar la duración y el número de cópulas a nivel poblacional
- cuantificar la duración y el número de cópulas de un macho en particular, para comparar con la situación poblacional.

#### MATERIALES Y METODOS.

Las observaciones fueron hechas en Parral (36°09'S-71°50' W, VII Región de Chile) durante varias temporadas entre 1982 a 1996; cuantificaciones de las conductas de los machos se hicieron durante 18 días en cada temporada de los años 1990, 1994 y 1995. Se dividió el área en 3 zonas, denominadas A, B y C (mapa en Chiappa *et al.*, 1996a).

Para la vigilancia de situaciones individuales, se marcaron 31 machos con números o letras:

- se midieron las distancias de vuelo, a partir de las perchas para determinar el rango de acción (home range);
- se observó su comportamiento diario en la zona de nidificación, particularmente los intentos y éxitos en conseguir apareamientos con hembras de diferente tamaño y edad;
- se constató la presencia en el área de nidificación;
- se midió el largo del ala anterior con pie de metro digital (precisión de 0.03 mm) desde la articulación hasta el ápice del ala, medida que

ha sido estimada como correlacionada con el largo total del cuerpo y que es más precisa que medir el abdomen, que es más compresible y puede ser flectado (Hastings, 1986);

- se anotó el grado de desgaste de los 2 pares de alas, así como el grado de coloración para estimar la edad de los individuos.
- las acciones de estos machos fueron anotadas de la siguiente forma:
  - N° de persecuciones a hembras, machos o individuos de otra especie
  - N° de intentos de cópula con rechazo de las hembras
  - N° de éxitos en conseguir cópulas
  - permanencia en perchas
  - otras estrategias para obtener cópulas.

Además, se espolvorearon 100 machos en el área A y 300 en el área B con polvo de color blanco y azul respectivamente, para comprobar tendencias a ocupar los mismos lugares para patrullar.

Se registró preferencia de machos por sitios de espera (que llamaremos perchas en este trabajo). Cada una de las observaciones tuvo una duración de 30 minutos. Para estas experiencias se utilizaron:

- 1) perchas artificiales confeccionadas con alambre, que tenían las siguientes alternativas de altura desde el suelo: 10 cm, 20 cm y 50 cm.
- 2) perchas naturales como piedras y arbustos. En el caso de las piedras, previamente se escogió una frecuentemente visitada por los machos y que midió 10 cm desde el suelo, a su lado se agregaron dos piedras de 16 y 34 cm como nuevas alternativas. En el caso de arbustos, se registró la frecuencia con que los machos ocupaban ramas ubicadas aproximadamente a 10, 40, 70 y 90 cm de altura desde el suelo.
- 3) como un tipo especial de percha, durante 1 hora, se registraron las cópulas de un macho que se instaló alejado del área de mayor densidad y sobre el nido de una hembra que estaba trabajando.

En parejas tomadas al azar se midió la duración de las cópulas con cronómetro, a distintas horas y en diferentes días.

Se contó a lo largo de un transecto de banda fija de 40 m de largo por 4 m de ancho, el número de parejas en cópula. Se recorrió dicho transecto desde las 9 hs a las 21 durante 10 minutos cada hora.

Para saber si la atracción de sexos es por olor, color, movimiento y/o combinación de estas vari-

ables, se hicieron los siguientes experiencias, ofreciendo a los machos:

- hembras muertas, (lavadas con alcohol para eliminar olores), secas e inmóviles colocadas sobre el suelo
- hembras muertas lavadas con alcohol, secas, movidas artificialmente mediante un hilo transparente de 85 cm de largo unido a una varilla de 1.5 m de longitud. El experimentador las desplazaba imitando los movimientos en zigzag de las hembras vivas.
- señuelos artificiales de cartón, imitando hembras que variaban en color y tamaño como se indica: completamente blanco, blanco con banda negra, completamente rojo, rojo con banda negra y cada uno de ellos en 3 tamaños: 3,5, 6 y 8 cm. Con ellos se realizaron las mismas experiencias que con las hembras muertas.
- hembras y machos vivos atados y movidos de la misma manera que las hembras muertas.
- para observar la atracción al movimiento y detectar su eventual persecución se lanzaron con la mano 40 objetos diferentes en tamaño, color y olor (piedras, palos, ramas), 3 veces cada uno, en el área de vuelo de los machos.

## RESULTADOS

**Protandria:** Los machos aparecen en la segunda semana de diciembre, constatándose que esta conducta, en *S. latreillei* es de aproximadamente 8 días de adelanto respecto de las hembras, lo que coincide con lo observado por Janvier (1926) quien estableció 1-2 semanas de anticipación en la emergencia de machos.

**Ubicación de hembras:** Sólo los individuos vivos y en movimiento eran atractivos, fueran machos o hembras; también los señuelos artificiales eran atrayentes, sólo por breves momentos mientras estaban en movimiento pero, en estos casos, no hubo intento de cópula. En cambio, sí hubo claras respuestas con hembras muertas en movimiento. Con las hembras vivas cuyos colores habían sido modificados, hubo 5 apareamientos. Los resultados fueron negativos respecto a variaciones en el tamaño, color o sexo. Confirmando que la visión y el movimiento son fundamentales en la ubicación de las hembras, los resultados respecto a los objetos y señuelos lanzados al área de vuelo fueron todos positivos (n=120). Estos eran inmediatamente

perseguidos por gran cantidad de machos, aunque eran de distinta forma y tamaño y experimentadas en diferentes horas del día (Tabla 1).

**Sitios de espera (perchas):** Los machos se detienen repetidamente sobre algunos puntos elevados sobre el suelo, habitualmente llamados perchas, tales como plantas, piedras, palos secos o excrementos de ganado, lo que les sirven para obtener una mejor visión de su campo de acción. El área escogida se repite día tras día, no se alejan más de 4-5 m, por lo que los individuos marcados eran fácilmente localizables. No tienen un lugar

TABLA 1  
EXPERIENCIAS SOBRE MECANISMOS DE ACERCAMIENTO A LAS HEMBRAS. DURACIÓN DE CADA UNA 15 MIN, EN 1 Y 2 NÚMERO DE RÉPLICAS VARIABLE.

| TIPOS DE SEÑUELOS            | TIPO DE RESPUESTAS | Nº DE MACHOS QUE RESPONDEN |
|------------------------------|--------------------|----------------------------|
| 1) INMOVILES                 |                    |                            |
| - artificiales               |                    |                            |
| +rojo s/banda                | a                  | 1                          |
| +blanco c/banda negra        | a                  | 1                          |
| -hembras muertas             | a                  | 2                          |
|                              | b                  | 15                         |
|                              | c                  | 2                          |
| 2) MOVILES                   |                    |                            |
| -artificiales                |                    |                            |
| +blanco                      | a                  | 1                          |
| +blanco c/banda negra        | a                  | 1                          |
| +rojo                        | a                  | 3                          |
| -hembras vivas               |                    |                            |
| +c/banda blanca              | d                  | 13                         |
|                              | e                  | 2                          |
| +roja s/banda                | d                  | 25                         |
|                              | e                  | 3                          |
| - machos vivos               |                    |                            |
| +c/banda negra               | c                  | 22                         |
|                              | d                  | 7                          |
| +rojo s/banda                | c                  | 23                         |
|                              | d                  | 4                          |
| 3) OBJETOS LANZADOS AL VUELO | 100% n=120         |                            |

Tipo de respuestas: a= acercamiento > a 5cm; b= acercamiento < a 5cm; c= se posan sobre el ejemplar; d= intento de cópula; e= cópula.

fijo y cambian continuamente, aunque hay una cierta preferencia por algunos de ellos.

Las experiencias en relación con preferencia de perchas de diferente altura, muestran que sólo la más alta fue escasamente visitada, en el caso de las artificiales (Tabla 2a). En las experiencias con elementos naturales del medio, los resultados fueron diferentes (Tabla 2b y c). En el arbusto se observó un cambio en la preferencia de altura respecto a la hora del día (Tabla 2c).

TABLA 2  
PREFERENCIA DE MACHOS DE *S. LATREILLEI* POR PERCHAS DE DIFERENTES ALTURAS. TIEMPO DE CADA OBSERVACIÓN: 30 MIN.

| a) perchas artificiales |   |   |   |   |   |   |   |   |
|-------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 10 cm                   | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 20 cm                   | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 50 cm                   | 2 | 1 | 0 | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 |

| b) sobre piedras |    |    |    |    |    |    |    |    |
|------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 10 cm            | 1  | 6  | 4  | 3  | 4  | 3  | 5  | 1  |
| 20 cm            | 3  | 7  | 9  | 4  | 5  | 7  | 5  | 5  |
| 34 cm            | 81 | 67 | 41 | 73 | 46 | 57 | 82 | 65 |

| c) sobre arbustos |                    |    |    |    |                    |    |    |    |
|-------------------|--------------------|----|----|----|--------------------|----|----|----|
|                   | 13:30 - 13:30 hrs. |    |    |    | 18:00 - 18:30 hrs. |    |    |    |
| 10 cm             | 0                  | 0  | 0  | 0  | 45                 | 35 | 29 | 39 |
| 40 cm             | 17                 | 12 | 20 | 11 | 0                  | 0  | 0  | 0  |
| 70 cm             | 71                 | 36 | 47 | 43 | 0                  | 0  | 0  | 0  |
| 80 cm             | 45                 | 21 | 39 | 40 | 0                  | 0  | 0  | 0  |

En los 31 machos marcados para diferenciarlos individualmente, se observó que si se establecen por algún tiempo en una determinada percha, demuestran agresividad hacia los individuos que se acercan. Al respecto se encontró lo siguiente:

- si el individuo perseguido es un macho puede:
- alcanzar a su rival y, eventualmente agredirlo, pudiendo incluso lanzarlo al suelo
- fracasar en la persecución, en cuyo caso hay un vuelo exploratorio, generalmente no más de 3-4 m, aunque pueden haber persecuciones más

largas pero son escasas

- si el individuo perseguido es hembra puede:
- entrar en cópula
- ser rechazado por la hembra, a lo cual el macho puede insistir o continuar con un vuelo exploratorio semejante al descrito anteriormente.
- si el individuo es de otra especie, alejarlo con un vuelo amenazante y agresivo.

Un tipo especial de percha en el caso de ubicar una hembra trabajando, era encima de la entrada del nido, de manera que cada vez que ella salía, el macho trataba de tomarla para entrar en cópula. Esto sucede en las mañanas temprano o al atardecer, durante las actividades de limpieza y cierre del nido. Sin embargo, hay machos que además de ocupar una percha, exploran la entrada de los nidos a cualquier hora del día. En relación a esta conducta se observó que un macho se instaló al atardecer, sobre el nido de una hembra muy pequeña que estaba trabajando en un nido en el área periférica del área de nidificación y, con esta estrategia, logró 3 cópulas en una hora de observación. El ejemplar presentaba una actitud muy agresiva respecto de cualquier otro macho, cuidando intensamente la hembra seleccionada.

**Rango de acción (home range):** No se encontró machos ni hembras volando fuera de la zona de los nidos, lo que fue demostrado tanto por las observaciones sobre los machos espolvoreados con polvo blanco y azul de las zonas A y B, como los marcados individualmente que volvían siempre a los mismos lugares; no se encontraron individuos visitando áreas que no correspondían al área en que habían sido marcados.

El patrullaje de los machos se realiza a partir de una percha y los vuelos no tienen un patrón regular, comprenden un recorrido de observación que abarca por lo general, unos 2-3 m alrededor y períodos de estadía de algunos segundos sobre las perchas, sólo hasta que algo en movimiento los estimule nuevamente.

En los ejemplares marcados en forma individual se comprobó que retornaban hasta por 18 días consecutivos a la misma área, la misma percha que habían dejado el día anterior o a una no muy alejada.

#### **Cópula obligada y rechazo de las hembras:**

Los machos, de mayor tamaño que las hembras (Toro & Chiappa, 1994), son muy agresivos e insistentes para conseguir apareamientos, la cópula

tiene un caracter obligatorio y forzado. La constante en el apareamiento, es la utilización de la fuerza que emplean los machos para reducir a las hembras, haciéndolas caer con estrépito sobre el suelo cuando las toman durante el vuelo. Frente a este verdadero acoso, las hembras tienen una actitud de rechazo permanente; no se pudo constatar que las hembras fueran más receptivas en algún determinado momento de su vida. El rechazo lo manifiestan de tres maneras:

- elevando la altura, velocidad y/o dirección de vuelo, conductas que también se presentan en *S. tepanecus* (Gillaspay, 1962) al ser así esquivados, los machos pueden incluso caer al suelo debido al ímpetu de su agresión.
- mediante una postura particular, realizada en fracciones de segundos, que consiste en girar sobre sí mismas exponiendo sus patas semiextendidas, lo que pueden hacer no sólo en el suelo, sino también durante el vuelo. Este tipo de rechazo también lo hacen los machos pequeños, que eventualmente son confundidos con hembras
- moviendo el abdomen en todas direcciones para evitar la introducción de la genitalia masculina. Sin embargo, este es el rechazo más ineficiente, puesto que una vez que es tomada con las mandíbulas es difícil evitar la cópula, frente a ello las hembras evitan resistir y aceptan pasivamente a los machos.

La conducta de rechazo de las hembras se puede relacionar con la posición que adquieren los machos durante la cópula. Luego del ajuste mandíbulo-protorácico (Toro & Magunacelaya, 1980), los individuos quedan unidos sólo por la genitalia, apoyado el macho en una o las dos patas posteriores y los otros dos pares libres y levantados, preparados para defenderse de otros machos que se acercan a disputar el acceso a la hembra en cópula. Así se pueden defender ya que hay muchos casos, en que los machos en cópula deben establecer combates con uno o más machos que se acercan atraídos por la hembra. La unión de las genitales es tan fuerte que los machos las pueden trasladar en vuelo y conducirlas al follaje de los árboles para no ser perturbados.

**Frecuencia y duración de las cópulas:** Los apareamientos se observan desde las primeras horas de la mañana, con un aumento de la frecuencia, en el período de mayor actividad de transporte de langostas para alimentar las larvas por parte de

las hembras (Fig. 1). Ello demuestra las pocas posibilidades de rechazo que tienen en esa ocasión, por tener las patas ocupadas en sostener las presas. De este modo, los machos realizan todo el apareamiento con una hembra que mantiene la presa firmemente con las patas y mandíbulas. Si la presa no es arrebatada por una cleptoparásita (Chiappa & Toro, 1994), la avispa continúa con el transporte en cuanto el macho lo permite, lo que incluso ocurre con este último unido aún a la hembra, la que arrastra presa y macho.

Otro momento en que las hembras son tomadas para aparearse con éxito, es cuando están realizando labores en el nido, ya que la hembra está con las patas ocupadas sacando la tierra, por lo que la conducta de rechazo demora un tiempo determinante para un acercamiento exitoso del macho.

La comparación del número de intentos de apareamiento y éxitos de cópula fueron claros en relación al tamaño (Tabla 3), no así en relación a la edad de las hembras (Tabla 4).

TABLA 3  
COMPARACIÓN DEL NÚMERO DE INTENTOS VS ÉXITOS EN LAS CÓPULAS, EN RELACIÓN AL TAMAÑO DE LAS HEMBRAS.

| Tamaño   | intentos | % intentos | éxitos | % éxit./ intentos |
|----------|----------|------------|--------|-------------------|
| grandes  | 51       | 15,70      | 1      | 1,96              |
| medianas | 153      | 47,30      | 23     | 15,03             |
| pequeñas | 120      | 37,00      | 11     | 9,16              |
|          | n = 324  | 100,00     | 35     |                   |

TABLA 4  
COMPARACIÓN DEL NÚMERO DE INTENTOS VS ÉXITOS EN LAS CÓPULAS, EN RELACIÓN AL TAMAÑO Y EDAD DE LAS HEMBRAS.

| N° hembra | N° intentos = 143 |        | N° de éxitos = 10 |        | % éxitos / intentos |        |
|-----------|-------------------|--------|-------------------|--------|---------------------|--------|
|           | jóvenes           | viejas | jóvenes           | viejas | jóvenes             | viejas |
| grandes   | 16                | 7      | 0                 | 0      | -                   | -      |
| medianas  | 33                | 41     | 2                 | 5      | 6,06                | 12,19  |
| pequeñas  | 33                | 13     | 2                 | 1      | 6,06                | 7,69   |
| Total     | 82                | 61     | 4                 | 6      | 4,87                | 9,83   |

La duración de la cópula es muy variable (Fig. 2), sin embargo, en el gráfico se observa que los tiempos de cópula de un sólo macho en un día completo de actividad es semejante o cae en los tiempos contabilizados para diferentes machos de la población y que la mayor cantidad de cópulas son más bien cortas (54-84 seg).

**Dormitorios:** Los machos aparecen en el área de nidificación después que las hembras, aproximadamente a las 9.00 hs, y la abandonan para ir a dormir cuando la luminosidad ya no es muy alta. La hora en que aparecen o que se retiran va cambiando a medida que cambia la temperatura y disminuye la disponibilidad de luz día, hacia fines de febrero.

Duermen agrupados en forma de verdaderos racimos y se ubican en los extremos de las ramas de los árboles más altos y cercanos que rodean el área de nidificación, con lo que consiguen tanto los primeros como los últimos rayos de sol. Según pudimos constatar cambian de árbol cada año, pero los lugares conservan las características descritas. Janvier (1925, 1926) hizo una descripción detallada de los dormitorios de varias especies de avispas, entre ellas *S. latreillei*.

## DISCUSION

Esta especie forma agregaciones basadas en los recursos alimenticios y en lugares de nidificación adecuados (Chiappa *et al.* 1996a) del tipo llamado "agregaciones pasivas" por Cade (1977). Entre las distintas etapas que propone Parker, en la evolución de los sitios de nidificación, *S. latreillei* estaría en la primera, en que las hembras se encuentran asociadas al alimento y a los nidos. Este tipo de sitio de encuentro, por la distribución cercana de las hembras, contribuye al éxito reproductivo de los machos (Parker, 1978).

Los machos emergen primero que las hembras, como ocurre en el mayor número de avispas y abejas solitarias que nidifican en agregaciones (Michener, 1974), sin embargo es una protandria relativamente corta, donde probablemente no existe una marcada selección hacia los machos que aparecen primero. Esto está de acuerdo con la idea de que una protandria de larga duración se produce casi exclusivamente en las especies monógamas y en que sólo las hembras vírgenes

son receptivas (Thornhill & Alcock, 1983). En esta especie hay cópulas múltiples de ambos sexos (sistema reproductivo poligínico-poliándrico) y las hembras recién emergidas no son especialmente fecundadas, como ocurre normalmente en muchos insectos.

Existe una conducta agresiva entre los machos relacionada a una fuerte selección sexual (Toro & Chiappa, 1994) y se pueden observar machos dominantes que expulsan a los demás de las perchas consideradas propias. Sin embargo, esta propiedad es solamente temporal, ya que una o más perchas son ocupadas cada mañana y defendidas durante el día. La resistencia está en relación a la densidad poblacional puesto que, cuando hay demasiados machos, se hace más difícil y costoso defender una percha que cuando hay menor cantidad de competidores.

La temporalidad con que son ocupadas las perchas, así como la ubicación de las hembras sólo por medio de la visión, explica la ausencia de marcaje odorífero, aunque ello implique equivocaciones en las persecuciones, situaciones que también ocurren en otros Hymenoptera Aculeata (Barrows, 1975, 1978, 1983). Desde un punto de vista adaptativo, es interesante señalar que la visión es el sistema más rápido de comunicación intraespecífica, particularmente eficiente si se usa en un sistema con cópulas múltiples, en áreas de nidificación limitadas, donde es necesario encontrar pareja en un medio altamente competitivo.

Algunos machos adoptan una estrategia distinta para conseguir cópulas, que consiste en inspeccionar a la entrada de los nidos en los cuales la hembra está trabajando, con lo que consiguen un alto número de apareamientos, sin defender una percha tradicional. La observación de esta conducta, recuerda el comportamiento de guardia y defensa de los nidos que hacen los machos en otras especies de insectos durante la oviposición (Hook & Matthews, 1980; Parker, 1970a).

Interesante de destacar es que cada macho puede practicar ambas conductas indistintamente, según hemos podido observar, dependiendo de las condiciones de mayor o menor densidad poblacional. Probablemente, también influya la estrategia seguida por sus competidores, ya que la territorialidad se acentúa cuando hay menor número de machos, lo que también ha sido

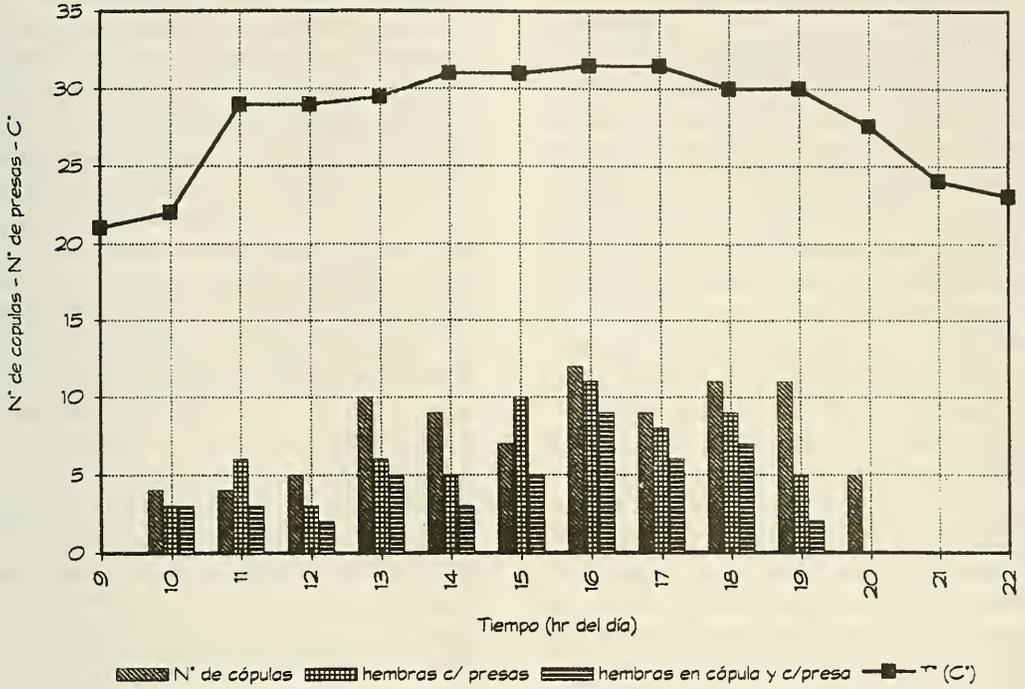


Figura 1: Número de cópulas y presas durante un día, en relación a temperatura.

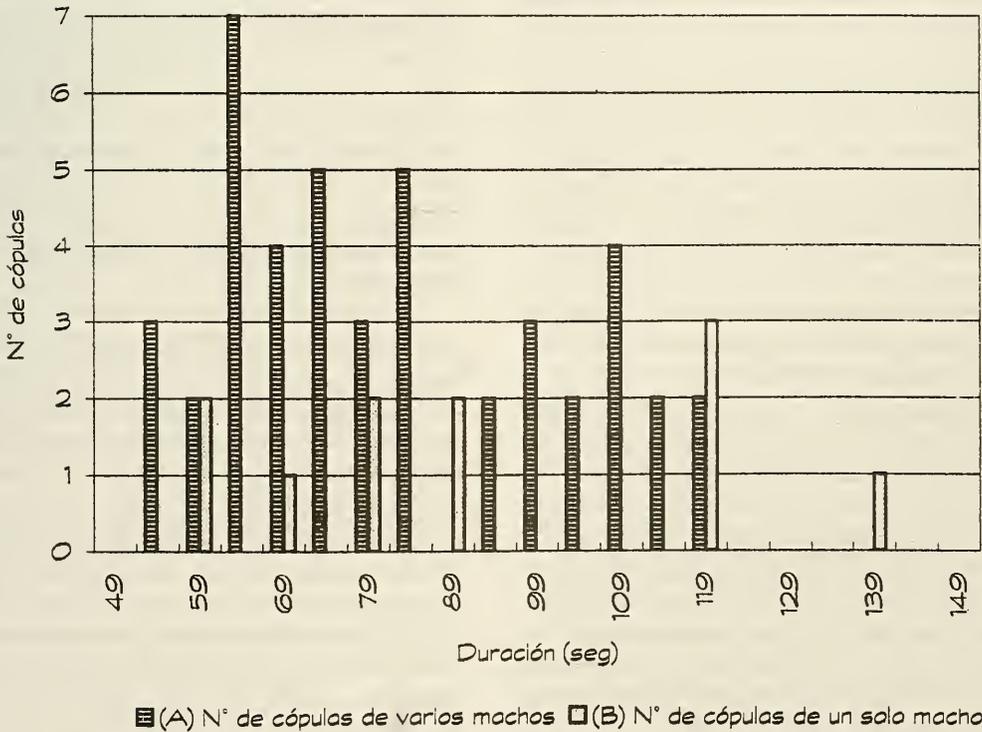


Figura 2: A). Duración de cópulas en 44 machos a lo largo de un día. B) Duración de cópulas de un solo macho en un día de actividad

reportado (Evans, 1966) para *Sphecus speciosus*.

Sin embargo, estos cambios producidos en el comportamiento no se pueden, en este caso, comparar al polimorfismo estable que se presenta, por ejemplo (Alcock, 1979) en *Centris pallida*. Existe más bien, una plasticidad conductual fenotípica relacionada, probablemente, al tamaño y edad de los machos, lo que correspondería a una ESS mixta (estrategia evolutiva estable), frente a condiciones ambientales relativamente fijas (Maynard Smith, 1978; Parker, 1978). Los individuos que participan de cada una de las estrategias, no son dimórficos sino que adoptan una u otra, para minimizar la competencia y maximizar el número de cópulas conseguidas.

Alcock (1979) ha sido un gran defensor de la variación intraespecífica y ha propuesto varias categorías con los mecanismos causales correspondientes. En ese contexto, se puede ubicar a *S. latreillei*, en la categoría de la Variación Conductual Intraespecífica Tipo II (varias estrategias dentro de la misma población) y mecanismos causales de la Variación Conductual Intraespecífica Tipo I (los individuos tienen la capacidad de adoptar más de un rol conductual). En esta especie la flexibilidad del comportamiento es muy notable, como también se puede apreciar en la capacidad de los machos de acomodar la altura de las perchas utilizadas, respecto de las actividades de las hembras, que en la mañana y en el atardecer están casi todas en el suelo realizando tareas en relación al nido. Esto se puede apreciar, particularmente, en la experiencia de perchas en los arbustos en que existen todas las posibilidades de altura para establecerse en espera de hembras.

El gran dimorfismo sexual en *S. latreillei* permite una verdadera agresión entre los sexos durante el apareamiento. En razón del principio de Bateman (1948), se podría entender la alta estimulación de los machos por procurarse un gran número de hembras para aparearse. Es más difícil entender las cópulas múltiples de las hembras, ya que para ello se han dado varias interpretaciones diferentes, como el valor nutritivo que puede tener el líquido seminal, reducir los riesgos de infertilidad, beneficios genéticos para la descendencia o viabilidad de los huevos en poblaciones pequeñas (Berry, 1985; Madsen *et al.*, 1992; Möller, 1992; Parker, 1970a).

En este caso la selección natural debería favorecer a los machos que son superiores luego

de producida la cópula, es decir, cuyo espermatozoide compite en la fertilización de los huevos. Esta ha sido una interpretación habitual para especies de insectos cuyas hembras tienen apareamientos múltiples (Thornhill & Alcock, 1983). Como las hembras copulan repetidas veces con diferentes machos, es inevitable que los espermios con distintas cualidades compitan entre ellos, especialmente si hay almacenamiento de espermatozoide en la espermatoteca. Esto es especialmente favorable en sistemas haplodiploides en donde la hembra controla el sexo de la progenie (Gerber & Klostermeyer, 1970; Werren, 1980). Por lo demás, se ha encontrado que los insectos son animales en que las hembras tienen mayor control sobre el proceso reproductivo que los machos (Thornhill & Alcock, 1983).

Se ha planteado que el secuestro de las hembras por el macho, la cópula obligada y el impedimento para que otros machos se apareen con la hembra escogida, son estrategias de elección selectiva por parte de las hembras. Esta conducta se entiende como la competencia que existe entre los machos, quienes a través de distintas maniobras tratan de atraer a las hembras (Ghiselin, 1974). La cópula forzada que se presenta en *S. latreillei*, también se da en otras especies de insectos y es, probablemente, la manera de informarse de la calidad de la pareja. Para la hembra y las larvas, los costos de esa forma de apareamiento, está en los costos en relación al tiempo dedicado y a las pérdidas de presas que ocurren frecuentemente durante las cópulas (Chiappa *et al.*, 1996a), aunque puedan disminuir con la aceptación de las hembras cuando se ven inmovilizadas.

El rechazo sexual se da frecuentemente en las hembras de los insectos (Richards, 1927) y en esta especie ocurre, antes y durante la cópula. Además de los distintos tipos de rechazos descritos para *S. latreillei*, se puede constatar en los tiempos de duración de las cópulas, claramente distintos, que podrían interpretarse como una falta de cooperación de parte de las hembras frente a machos no deseados y en el porcentaje de éxitos respecto de intentos de cópula (Tablas 4 y 5; Fig. 2). Hay incluso una persecución muy agresiva hacia los machos por parte de hembras que no quieren copular. A pesar de todos los mecanismos de rechazo que tienen las avispas, los machos reducen por la fuerza a las hembras, presentándose un verdadero conflicto entre los sexos.

## AGRADECIMIENTOS

A los alumnos de la Facultad de Ciencias de La Universidad de Playa Ancha: Claudia Alfaro, Milena Lizana, Adriana Parraguez, que ayudaron a realizar observaciones en terreno y, a Christian Jofré y Claudio Palma que realizaron las filmaciones de las conductas.

## LITERATURA CITADA

- ALCOCK, J. 1975a. Male mating strategies of some philantine wasps (Hymenoptera, Sphecidae). *J. Kans. Ent. Soc.*, 48:532-545.
- ALCOCK, J. 1975b. Territorial behavior by males of *Philanthus multimaculatus* with a review of territoriality in male sphecid wasps. *Anim. Behav.*, 23:889-895.
- ALCOCK, J. 1979. The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in some bees and wasps. In: *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. M.S. Blum & N.A. Blum (eds), pp. 381-402. Academic Press New York.
- ALCOCK, J., E.M. BARROWS, G. GORDH, L.J. HUBBARD, L.L. KINKERDALL, D. PYLE, T.L. PONDER & F.G. ZALOM. 1978. The ecology and evolution of male reproductive behavior in the bees and wasps. *Zool. J. Linn. Soc. Lond.*, 64:293-326.
- BATEMAN, A. J. 1948. Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.
- BARROWS, E.M. 1975. Mating behavior in halictine bees (Hymenoptera: Halictidae): III. Copulatory behavior and olfactory communication. *Insectes Sociaux*, 22:307-322.
- BARROWS, E.M. 1978. Male behavior in *Andrena erigeniae* (Hymenoptera: Andrenidae) with comparative notes. *J. Kans. Ent. Soc.*, 51:798-806.
- BARROWS, E.M. 1983. Male territoriality in the carpenter bee *Xylocopa virginica virginica*. *Anim. Behav.*, 31:806-813.
- BERRY, S.J. 1985. Reproductive Systems. In: *Fundamentals of Insect Physiology*: 437-466. M.S. Blum (ed). Wiley Interscience Publication, N.Y.
- CADE, W. 1977. The evolution of alternative reproductive strategies in male field crickets. In: *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*: 343-380. M.S. Blum & N.A. Blum (eds). Academic Press, New York.
- CHARNOV, E.L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.*, 9:129-136.
- CHIAPPA, E. & H. TORO. 1994. Estrategias alternativas de aprovisionamiento de nidos, en la avispa *Sphex latreillei* Lapeletier (Hymenoptera: Sphecidae). *Acta Ent. Chilena*, 19:7-11.
- CHIAPPA, E.C. ALFARO & H. TORO. 1996a. Comportamiento de nidificación de *Sphex latreillei* Lapeletier (Hymenoptera: Sphecidae). *Acta Ent. Chilena* 20: 83-97.
- CHIAPPA, E., M. LIZANA & H. TORO. 1996b. Descripción de los estados preimaginales de *Sphex latreillei* Lapeletier (Hymenoptera: Sphecidae). *Rev. Chilena Entomol.*, 23: 5-13
- EVANS, H.E. 1966. The comparative ethology and evolution of the sand wasps. Harvard Univ. Press., Cambridge.
- EVANS, H.E. 1989. The mating and predatory behavior of *Mellinus rufinodus* Cresson (Hymenoptera: Sphecidae). *Pan-Pacific Ent.*, 65(4):414-417.
- GERBER, H.S. & E.C. KLOSTERMEYER. 1970. Sex control by bees: a voluntary act of egg fertilization during oviposition. *Science* 167:82-84.
- GHISELIN, M.T. 1974. The economy of nature and the evolution of sex. University of California Press.
- GILLASPY, J.E. 1962. Nesting behavior of *Sphex tepanecus* (Saussure). *Bull. Brooklyn Entomol. Soc.*, 57:15-17.
- HASTINGS, J.M. 1986. The influence of size, age and residency status on territory defense in male western cicada-killer wasps *Sphecius grandis* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Kans. Ent. Soc.*, 62:363-373.
- HOOKE, A.W. & R.W. MATTHEWS. 1980. Nesting biology of *Oxybelus sericeus* with a discussion of nest guarding by male sphecid wasps (Hymenoptera). *Psyche*, 87 (1-2):21-37.
- JANVIER, H. 1925. Le sommeil et l'orientation chez les *Moneluda*. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 29:214-216.
- JANVIER, H. 1926. Observaciones entomológicas: los esfexos de Chile. *An. Univ. Chile*, 4:5-69.
- KURCZEWSKI, F.E. 1966. Comparative behavior of male digger wasps of the genus *Tachysphex* (Hymenoptera: Sphecidae, Larrinae). *J. Kans. Ent. Soc.*, 39: 436-53.
- KURCZEWSKI, F.E. & E.J. KURCZEWSKI. 1984. Mating and nesting behavior of *Tachytes intermedius* (Viereck) (Hymenoptera: Sphecidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 86 (1):176-184.
- LIN, N. 1963. Courtship behaviour of the cicada-killer wasp *Sphecius speciosus*. *Anim. Behav.*, 14:130-131.
- MADSEN, T., R. SHIME, J. LOMAN & T. HAKANSSON. 1992. Why do female adults copulate so frequently? *Nature*, 355:440-441.
- MAYNARD-SMITH, J. 1978. Optimization theory in evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9:31-56.
- MICHENER, C.D. 1974. The social behavior of the bees: A comparative study. Belknap Press of Harvard Univ. Cambridge.
- MÖLLER, A.P. 1992. Frequency of female copulations with multiple males and sexual selection. *Am. Nat.*, 139:1089-1101.
- O'NEILL, K.M. & H.E. EVANS. 1983. Alternative male mating tactics in *Bembecinus quinquespinosus* (Hymenoptera: Sphecidae): correlations with size and color variation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 14:39-46.
- PARKER, G.A. 1970a. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 45:525-568.
- PARKER, G.A. 1970b. The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. II. The fertilization rate and the spatial and temporal relationships of each sex around the site of mating and oviposition. *J. Anim. Ecol.*, 39:205-22.
- PARKER, G.A. 1978. Evolution of competitive mate searching. *Ann. Rev. Entomol.*, 23:173-196.
- RICHARDS, O.W. 1927. Sexual selection and allied problems in the insects. *Biological Reviews*, 2:298-364.
- THORNHILL, R. & J. ALCOCK. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press. England.
- TORO, H. y E. CHIAPPA. 1994. Hipótesis sobre factores determinantes de dimorfismo sexual *Sphex latreillei* Lapeletier (Hymenoptera: Sphecidae). *Acta Ent. Chilena*, 19:13-19.
- TORO, H. y J.C. MAGUNACELAYA. 1980. Factores mecánicos en la precópula de *Sphex latreillei* Lep. (Hymenoptera: Sphecidae). *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso.*, 13:245-253.
- WERREN, J.H. 1980. Sex ratio adaptations to local mate competition in a parasitic wasp. *Science*, 208:1157-1159.