

**CONTRIBUCION AL ESTUDIO DE NIDOS INVERNANTES
DE *VESPULA GERMANICA* (F.) (HYMENOPTERA: VESPIDAE)
EN LA ZONA CENTRAL DE CHILE**

**OVERWINTERING NESTS OF *VESPULA GERMANICA* (F.)
(HYMENOPTERA: VESPIDAE) IN CENTRAL CHILE**

ELIZABETH CHIAPPA T.¹, HERMAN JOPIA R.¹, CECILIA MORALES L.¹,
JENNY COOK L.¹

ABSTRACT

Eight overwintering colonies were studied in the Central part of Chile. The following features, were observed: nests larger than the annual ones, polygyny, no protandry; a large number of males, most of them with the abdomen as large as the queen's; disorder in the construction of the last floors. During the 3 years of observation the weather was unusually mild and dry; all the nest sites were protected and with good drainage. The importance of this type of colony as an individual advantage of the resource exploitation and the establishment of better conditions for the eusociality is discussed.

Key words: Hymenoptera, Vespidae, Vespula, Overwintering nests.

INTRODUCCION

La base física del comportamiento social de los véspidos es la construcción de un nido (Lin, Michener, 1972), que presenta características específicas en la forma, disposición del material en la envoltura, de las celdillas, etc.

Una colonia altamente eusocial posee castas con una (monoginia) o varias (poliginia) reinas reproductoras y obreras hijas que tienen la tarea de alimentar a los demás constituyentes de la colonia y cuidar además, del mantenimiento general del nido (Jeanne, 1980).

Las especies de avispas sociales de zonas templadas, como las Vespinae, tienen regularmente un comportamiento monogínico con una madre reproductora cuyas hijas son obreras estériles que trabajan en forma altruísta para la colonia (West-Eberhard, 1978).

Hay fundamentalmente cuatro teorías que explican este comportamiento altruísta de cooperación: la de la haplodiploidía de Hamilton (1964a) o hipótesis de los 3/4 de relación genética, en la que de manera ideal, las obreras son todas hermanas entre sí, descendientes de una sola hembra reproductora y de un solo macho

haploide que fundan una única colonia social; la segunda teoría es la de la manipulación materna (Alexander, 1974), en que la madre reduce la reproducción de parte de su progenie para maximizar su propia adaptación por intermedio de otros descendientes; la tercera teoría (Lin y Michener, 1972), plantea que el mutualismo podría ser la base de una serie de conductas sociales primarias por medio de las cuales los individuos aumentarían su propia adaptación y además contribuirían a la de sus vecinos; la cuarta del reconocimiento de parentesco, plantea la influencia que puede tener el que un animal discrimine entre parientes y no parientes, lo que favorecería la selección de grupos relacionados genéticamente (Gadagkar, 1985).

Entre los véspidos sociales, *Vespula germanica* es una de las tres especies que han invadido últimamente nuestro país; la avispa es nativa de Europa, norte de Africa y Asia templada (Spradbery, 1973); ha sido introducida en Nueva Zelanda (Thomas, 1960), Tasmania (Spradbery, 1973), Sud Africa (Edwards, 1976), Australia (Smithers and Holloway, 1977), Chile (Peña, Pérez de Arce, Cartagena, 1975), Estados Unidos de Norteamérica (Morse *et al.* 1977) y Argentina (Willink, 1986).

Su ciclo de vida es, en nuestra zona, generalmente anual y no difiere de lo descrito por Spradbery (1973) para su lugar de origen; cada

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

una de las reinas fecundadas establece nuevas colonias, independientes una de otra, durante los meses de septiembre y octubre. La colonia al principio crece lentamente, luego el número de obreras aumenta muy rápido, hasta alcanzar su máximo desarrollo a fines del verano. En este momento, las obreras empiezan a construir celdillas para machos y luego de tamaño especial para reinas, que pueden ser generadas en gran número (cientos de ellas). Ocurre un vuelo nupcial, la cópula sucede fuera del nido (Thomas, 1960) y las reinas fecundadas se ocultan bajo cortezas o huecos protegidos para pasar el invierno, reaparecer en primavera y recomenzar un nuevo ciclo. Mientras tanto en la colonia, el número de obreras disminuye rápidamente, muriendo la reina fundadora, lo que marca el término del ciclo normal.

Aparte de este ciclo anual, se han citado o descrito colonias de mayor duración para algunos países donde *Vespula germanica* ha sido introducida, como Nueva Zelanda (Thomas, 1960), Tasmania (Spradbery, 1973), Sud Africa

(Whitehead *et al.*, 1975), Algeria (Vuillome *et al.*, 1969) y Chile (Jeanne, 1980).

En este trabajo se hace un estudio de colonias de larga duración tratando de comprender el rol que ellas juegan en el aprovechamiento del medio, su potencial reproductivo, capacidad de dispersión y en particular, las características que aparecen como importantes en la mantención de la eusociabilidad, dado que estas colonias presentan problemas diferentes a las planteadas para colonias de ciclo normal anual y dado también su condición de especie introducida en un ambiente distinto, más benigno y con condiciones climáticas menos extremas que las de su lugar de origen.

MATERIALES Y METODOS

Se estudiaron 8 nidos que tuvieron una duración entre 12 y 20 meses, aproximadamente. Los nidos se ubicaron en las siguientes localidades (se anota la fecha de extracción).

Nido 1	15-5-85	Viña del Mar (V Región)	subterráneo
Nido 2	13-9-85	Cuncumén (IV Región)	en una pared
Nido 3	14-9-85	Quelén (IV Región)	subterráneo
Nido 4	27-10-85	Villa Alemana (V Región)	subterráneo
Nido 5	15-2-86	Villa Alemana (V Región)	subterráneo
Nido 6	6-5-86	Villa Alemana (V Región)	subterráneo
Nido 7	22-5-87	Casablanca (V Región)	subterráneo
Nido 8	22-5-87	Casablanca (V Región)	subterráneo

De ellos se obtuvieron los siguientes datos: características del sitio de nidificación, estructura general, número de pisos; número diámetro y altura de celdillas. Las generaciones de avispas criadas en cada celdilla fueron determinadas contando el número de desechos larvales que se hallaron en la base de cada celdilla. En 5 de las colonias se contaron los diferentes estados inmaduros y adultos que se encontraban al momento de la extracción del nido. Con estos datos se establecieron relaciones y se compararon con datos obtenidos a partir de nidos de ciclo normal de desarrollo. La calidad de las condiciones climáticas corresponde a una apreciación general.

Las colonias se inmovilizaron introduciendo en la galería de entrada algodón con cloroformo. Una vez extraídas de la tierra se colocaron en bolsas de polietileno por 12 horas para fijar a los individuos y proceder a su estudio.

RESULTADOS Y DISCUSION

La estructura general y el tiempo de actividad permiten distinguir dos tipos de colonias: a) de larga duración, que se prolongan poco tiempo más allá del ciclo típico de la especie (12-13 meses) y b) otras que sobrepasan largamente el período normal por sobre los 18 meses (llamados invernantes en el presente trabajo).

Ambos tipos empiezan como colonias normales o algo más tarde en la temporada (Thomas, 1960), pero las buenas condiciones del medio las favorecen de tal manera que pueden permanecer por más tiempo en actividad. En la Zona Central de Chile se presentaron en inviernos suaves y con menor pluviosidad que la normal, aunque en verdad, el factor lluvia parece ser sólo importante para colonias subterráneas.

En relación al sitio de nidificación, las colonias observadas por nosotros, se ubicaban en pendientes fuertes con buen drenaje o en sitios

protegidos; este factor nos parece tan importante que probablemente es el mismo que determina la ocurrencia de colonias invernantes en Nueva Zelanda, especialmente los de lugares aéreos, bajo las ramas de árboles que los protegen de las lluvias abundantes o, en la Zona de Valdivia de Chile (39.48°S, 73.14°W) que presenta una gran pluviosidad durante todo el año (varios informantes). Lo anterior haría pensar en un aumento de colonias aéreas donde hay abundancia de lluvias, dado que en estas condiciones están más protegidas que en el suelo, donde se exponen más a la acción de la humedad o a inundaciones.

Por lo demás, el acceso fácil al agua y al alimento parecen ser fundamentales para la sobrevivencia de las colonias: en un área cercana a un basural, con un solo punto de agua, los nidos más lejanos fueron muriendo antes que los próximos; el único nido invernante en esa zona, estaba en una ladera inmediata al agua y cercana al basural con abundancia de insectos, especialmente moscas.

a) El primer tipo de colonias, de larga duración, ha sido observado frecuentemente en U.S.A. (McDonald *et al.*, 1980) y en Italia por Osella (comunicación personal); la mayoría de los casos reportados para Chile probablemente pertenecen a esta misma forma.

De las ocho colonias estudiadas por nosotros, cinco eran de este tipo, su forma general es semejante a las normales, es decir ovoidales; se encontraron diferencias en cuanto a presentar un tamaño promedio mayor, con un diámetro promedio de 44,2 cm (N=7) cuando las colonias normales alcanzaron un diámetro de 17,3 cm (N=38) (Chiappa *et al.*, 1986); mayor número de pisos, 14 cm promedio (N=6) para invernantes y un promedio de 7 cm (N=39) para las normales y, derivado de lo anterior, un mayor número de celdillas y de individuos.

Desde el punto de vista estructural, uno de los caracteres más interesantes es una irregularidad en la distribución de los últimos pisos, que perdían la secuencia vertical y se distribuían

desordenadamente bajo el último piso normal, con niveles que tenían pisos de distintos tamaños con mayor desorganización y menor diámetro hacia la parte inferior del nido. Estos últimos niveles sólo contenían celdillas de obreras (Figura 1).

La envoltura de la parte inferior de tres de los nidos observados era más gruesa que los de ciclo normal, concordando con las observaciones de Thomas (1960), sin embargo se encontraron además dos casos (nidos 7 y 8) con paredes enormemente desarrolladas, con una altura máxima de 17 cm (para un nido de 48 cm de altura). El grosor tan inusual de estas paredes motivó una inspección cuidadosa de su interior encontrándose 42 meconios e individuos en diferentes etapas de desarrollo. Los huevos (no contabilizados), larvas (84), pupas (4) y gran parte de los adultos se ubicaban en las cavidades que habitualmente quedan entre las láminas (Figura 2a), pero que en este caso eran especialmente grandes, ligeramente tubulares, angostándose hacia un extremo, algunos cerrados y otros de recorrido largo que cubrían casi la mitad de la envoltura sin interrupciones (Figura 2b). Los individuos se disponían a lo largo de los túneles, más frecuentemente en los cerrados y los de menor largo. Se hallaron, asimismo, seis celdillas aisladas de reinas y tres de obreras completas y algunas en construcción. En un espacio mayor de la pared, se encontró un piso con 120 celdillas de reina, totalmente separado y aislado de los demás, conteniendo aún 13 larvas y 204 meconios en total, hasta tres por celdilla en algunos casos.

También encontramos en estas envolturas algunas cavidades de almacenamiento de desechos (con restos de diferentes semillas, patas, mandíbulas y élitros de crisomélidos, antenas de cerambícidos, pronotos de membrácidos, restos de "pellets" compuestos de fibras de madera aglomerada y algunos trocitos macerados que no pudieron ser identificados).

Se contabilizaron todos los ejemplares de dos de los nidos (7 y 8) con los siguientes resultados:

nido	celdillas	larvas	pupas	reinas	obreras	machos	huevos
7	20.415	1.777	1.301	436	1.716	459	—
8	—	2.873	3.601	1	1.709	2.774	1.600

En la envoltura se encontraron además:

7	—	84	4	9	126	15	42
8	—	15	—	—	1.859	1.796	—

El número de adultos en la envoltura es poco significativo, por la migración de un sector a otro dentro del nido, antes de quedar inmovilizados por el cloroformo.

Si bien un mediano engrosamiento de las paredes puede ser claramente ventajoso frente a condiciones ambientales más rigurosas, no parece lo mismo para paredes de un espesor exagerado; tampoco se reconoce una ventaja clara para la distribución desordenada de los ejemplares entre las láminas de la envoltura.

b) De las dos colonias invernantes observadas, que tuvieron una duración de 19-20 meses, la mayor de ellas presentaba un diámetro máximo de 69,5 cm; un ancho y altura de 50 cm, aproximadamente. Estaba construido por tres unidades fusionadas entre sí, una central y dos laterales, con 17 pisos en total, distribuidos de la siguiente forma: la zona central comprendía los pisos del 1 al 13; en una zona lateral los pisos del 8 al 16 y la otra los pisos entre el 7 y el 17. Los pisos del 8 al 13 estaban compartidos por las unidades (Figura 3).

Este nido presentaba también indicios de

	\bar{x} meconios	N	\bar{x} celdillas	N	\bar{x} meconios/celdilla
invern.	209.906,3	3	43.340,7	3	4,8
normal.	15.614,6	7	5.608,5	7	2,8

Los porcentajes de individuos en distintos estados de desarrollo de los nidos invernantes, no resultaron tan diferentes de los de poblaciones normales, excepto en dos nidos (5 y 6) en que había gran cantidad de huevos (Gráfico 3).

Otro hecho importante de destacar como característica de las colonias invernantes estudiadas, es el gran número de machos presentes durante todo el período de prolongación de las colonias. Ellos aparecen en períodos muy alejados de la presencia de reinas susceptibles de ser fecundadas; su existencia no está relacionada con las ventajas adaptativas de la protandria de las colonias normales (dado que el patrón del ciclo de vida puede ser muy importante y la relación del número de individuos por sexo o con respecto a obreras puede afectar el buen desarrollo de una colonia) (Iwasa, 1981).

La cantidad preponderante de machos en etapas tardías de las colonias puede explicarse por desgaste de los espermios almacenados en la espermatoteca o por oviposición de obreras

una unidad satélite, independiente de las demás, con características de un nido normal en su forma, pero de menor tamaño y que se desintegró antes que hiciéramos la extracción de la colonia.

Las colonias invernantes presentaban gran actividad y agresividad, cabe destacar también un alto número de huevos, larvas y adultos.

Al igual que en colonias normales, las celdillas tienen diámetros semejantes para obreras y machos y mucho mayores para las de reinas; la diferencia de las celdillas para obreras y machos, en relación a la altura también se mantiene. El espacio útil de todas las celdillas es mucho menor que en los nidos normales por el mayor número de meconios depositados en el invernante, con gran utilización de las celdillas reales de la zona central (hasta 10 meconios por celdilla) (Gráficos 1 y 2).

En cuanto al promedio de meconios, promedio de celdillas y producción promedio de individuos en nidos invernantes y colonias anuales, se obtuvieron los siguientes resultados:

que ya no son manipuladas químicamente debido a la vejez de la reina. Esta última alternativa parece muy probable en colonias terminales y de gran tamaño, de acuerdo a lo planteado por Ross (1985). Sin embargo, la presencia de este gran número de machos puede ser adaptativa durante su estado larval ayudando a la colonia a perdurar cuando no hay larvas de obreras o de reinas que se encarguen de la trofalaxis.

Estos machos tenían tamaños muy variables: había ejemplares con medidas abdominales semejantes a las de una reina y criados en celdillas reales y, en el otro extremo, machos del tamaño de una obrera. La medición de la genitalia de estos machos no demostró una variación significativa respecto de machos normales. Sin embargo, la mayor longitud de ellos puede ser importante como impedimento para lograr un ajuste genital entre macho y hembra (Thomas, 1960).

De acuerdo a la organización de los pisos, la unidad central de la colonia fue la primera en iniciarse, asimismo, sólo en ella se encontraron

celdillas reales; las unidades laterales se iniciaron posteriormente, y perduraron más en el tiempo no dando origen a reinas.

La duración de la unidad central, en todo caso, fue mayor que la de una colonia normal anual por lo que un gran número de reinas aparecieron muy tarde en la temporada, con condiciones ambientales desventajosas de modo que no parecen tener posibilidades de fecundarse, encontrar lugares de hibernación, nidificación o, en resumen, dejar descendencia.

Las unidades laterales tenían varios núcleos iniciales, lo que indicaría un estado poligínico con varias reinas funcionando simultáneamente. Nidos con esta característica y hasta con 71 reinas ovipositando han sido citadas por Spradbery (1973) para *Vespula germanica* y por Duncan (1939) para *V. vulgaris*.

McDonald *et al.* (1980) piensan que es improbable la reimplantación de reproductoras en el nido parental, porque la cópula no ocurre dentro de él y las reinas debieran realizar un vuelo de reconocimiento para poder retornar al nido. Dado que la dispersión natural más frecuente es muy cercana al nido de origen, no más de 200-300 m, es muy posible que accidentalmente haya un retorno, considerando las ventajas del sitio de nidificación primitivo. Además, el vuelo de reconocimiento previo al vuelo nupcial, ha sido observado y reportado por Spradbery (1973).

Los nidos invernantes descritos por Thomas (1960), para Nueva Zelanda, especialmente el subterráneo, coinciden bastante bien con nuestras apreciaciones, principalmente en lo que se refiere a:

- forma de los pisos
- secuencia de los tipos de celdillas para obreras, machos y reinas
- ausencia de reinas en la segunda temporada
- presencia especialmente de machos en las últimas etapas del nido
- presencia de unidades satélites

En cuanto a las condiciones para la eusociabilidad, las relaciones tan próximas de las reinas reimplantadas, a nivel de hermanas, produce un alto grado de parentesco entre los miembros de la colonia. Sin embargo, esta organización no alcanza a ser la condición ideal porque las obreras tendrían un menor índice de relación genética que en las colonias normales de ciclo anual,

donde hay una sola hembra reproductora y donde se cumplen mejor las condiciones de Hamilton (1964b) para una alta eusociabilidad. Parece probable entonces que la organización social, en este tipo de nidos, sea mejor aplicada por alguna de las otras teorías.

Se podría pensar, que en condiciones ambientales muy favorables y un sitio de nidificación muy especial, las colonias invernantes y de larga duración serían típicas para la especie, con un mejor aprovechamiento del medio que beneficia a cada colonia en forma particular. Pero la condición estable, con ventaja selectiva, está obviamente conseguida en las colonias normales de ciclo anual, con una total adaptación a los ambientes de marcadas diferencias entre verano e invierno, con una estructura de grupo altamente eusocial que presenta adaptaciones a condiciones ecológicas más severas.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece en forma especial al profesor Haroldo Toro G., por la revisión crítica, las sugerencias y continúa asistencia en nuestro trabajo. También a la Sra. Carmen Tobar por los esquemas y gráficos.

BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER, R. 1974. The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-381.
- CHIAPPA, E., MACUNACELAYA, J.C., JOPIA, H. 1986. Observaciones sobre el nido de *Vespula germanica* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae), en la Zona Central de Chile. *Rev. Chil. Ent.* 13: 85-94.
- DUNCAN, C.D. 1939. A contribution to the Biology of North American vespine wasps. *Stanford Univ. Pub. Biol. Sci.* 8: 1-272.
- EDWARDS, R. 1976. The world distribution pattern of the German wasp *Paravespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae). *Entomol. Germ.* 3: 269-271.
- GADAGKAR, R. 1985. Evolution of insect sociality-A review of some attempts to test modern theories. *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)*, Vol. 94 N° 3; 309-324.
- HAMILTON, W.D. 1964a. The genetical evolution of social behaviour I. *J. Theor. Biol.* 7: 1-16.
- HAMILTON, W.D. 1964b. The genetical evolution of social behaviour II. *J. Theor. Biol.* 7: 17-52.
- IWASA Y. 1981. Role of sex ratio in the evolution of eusociality in haplodiploid social insects. *J. Theor. Biol.* 93: 125-142.
- JEANNE, R.L. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Ann. Rev. Entomol.* 25: 371-396.

- LIN, N., C.D. MICHENER. 1972. Evolution of sociality in insects. *Q. Rev. Biol.* 47: 131-159.
- MAC DONALD, J.F., R.D. AKRE and R.E. KEYEL. 1980. The german yellowjacket (*Vespula germanica*) problem in the United States (Hymenoptera: Vespidae). *E.S.A. Bull.* 26(4): 436-442.
- MORSE, R.A., G.C. EICKWORT and R.S. JACOBSON. 1977. The economic status of an immigrant yellowjacket, *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae), in the north-eastern United States. *Environ. Entomol.* 6: 109-110.
- PEÑA, L.E., PÉREZ DE ARCE, R. y CARTAGENA, L. 1975. La presencia de *Vespula maculifrons* (Buysson), (Hymenoptera: Vespidae) en Chile. *Rev. Chil. Ent.*, 9: 167-168.
- ROSS, K.G. 1985. Aspects of worker reproduction in four social wasp species (Insecta: Hymenoptera: Vespidae). *J. Zool., Lond. (A)* 205: 411-424.
- SMITHERS, C.N. and G.A. HOLLOWAY. 1977. Recent specimens of *Vespula (Paravespula) germanica* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae) taken in Sidney. *Aust. Entomol. Mag.* 4: 75-76.
- SPRADBERY, J.P. 1973. Wasps: An account of the Biology and Natural History of Solitary and Social Wasps. Univ. Press. Seattle.
- THOMAS, C.R. 1960. The european wasp (*Vespula germanica* Fab.) in New Zealand. *Inf. Ser. Dep. Scient. Ind. Res. N.Z.* 27: 1-73.
- VUILLOME, M., J. SCHWANDER and C. ROLAND. 1969. Note préliminaire sur l'existence de colonies perennes et polygines de *Paravespula germanica*. *C.R. Acad. Sci. Ser. D.* 269: 2371-2372.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1978. Polygyny and the evolution of social behavior of wasps. *J. Kans. Entomol. Soc.* 51: 832-856.
- WHITEHEAD, V.P., A.J. PRINS. 1975. The european wasp, *Vespula germanica* (F.), in the Cape Peninsula. *J. Entomol. Soc. South Afr.* 38: 39-42.
- WILLINK, A. 1986. Insectos sociales: una perspectiva actual de su estudio. X Congreso Latinoamericano de Zoolo-gía. Viña del Mar. Chile.

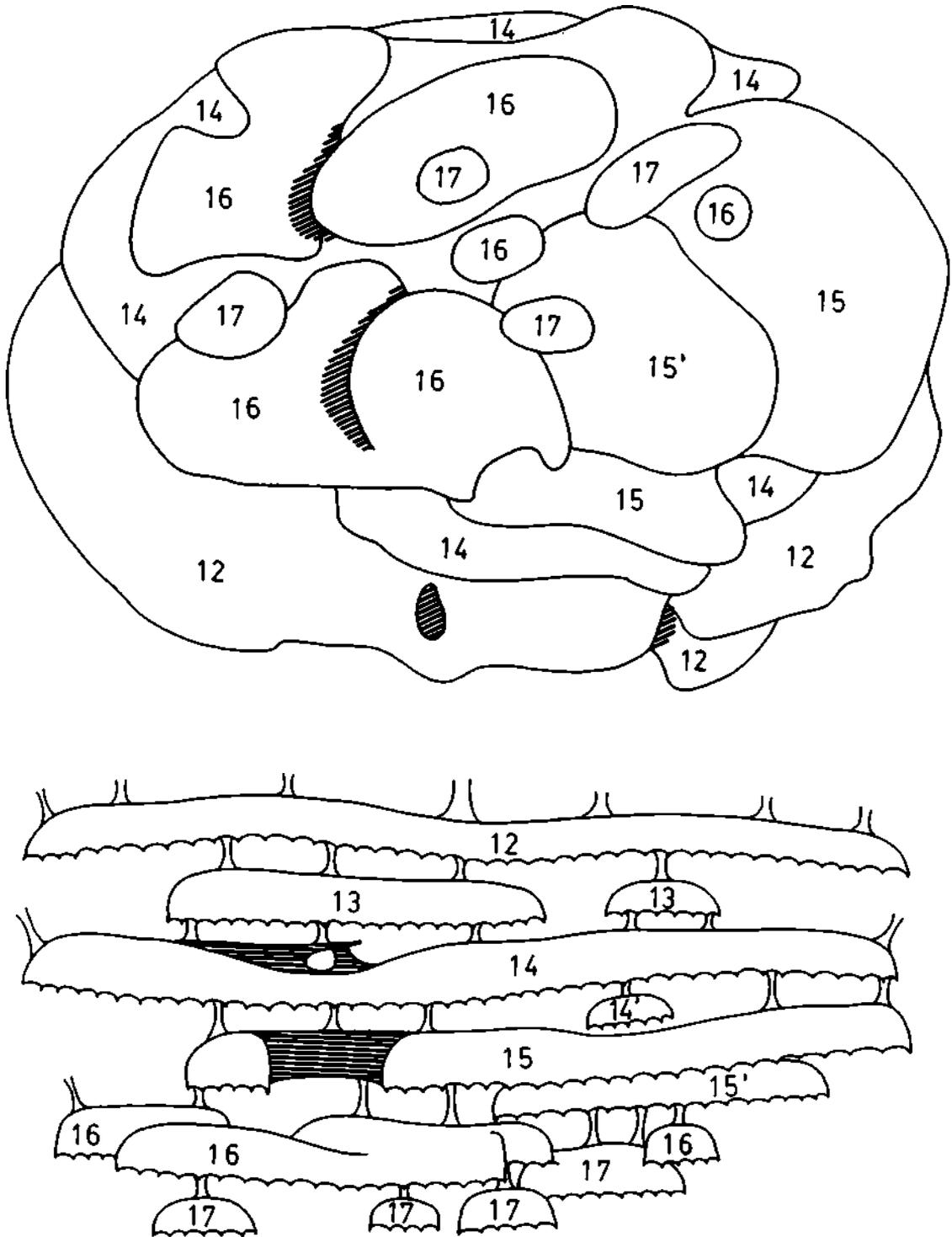


Fig. 1. Disposición irregular de los pisos inferiores de un nido de larga duración. Vista inferior y lateral.

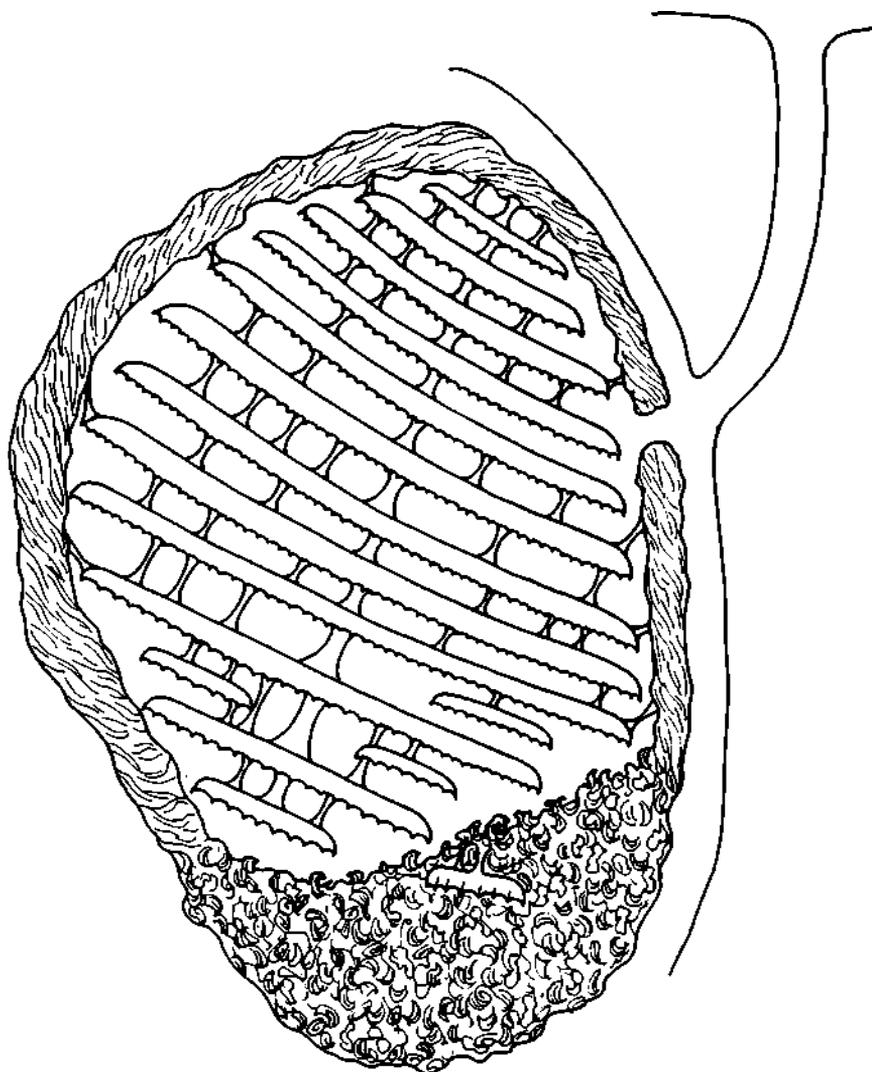


Fig. 2a. Esquema de un nido de larga duración con envoltura muy desarrollada. Nótese el piso entre las capas de la pared.



Fig. 2b. Detalle de la misma envoltura anterior, mostrando cavidades y túneles donde se alojaban individuos en diferentes etapas de desarrollo.

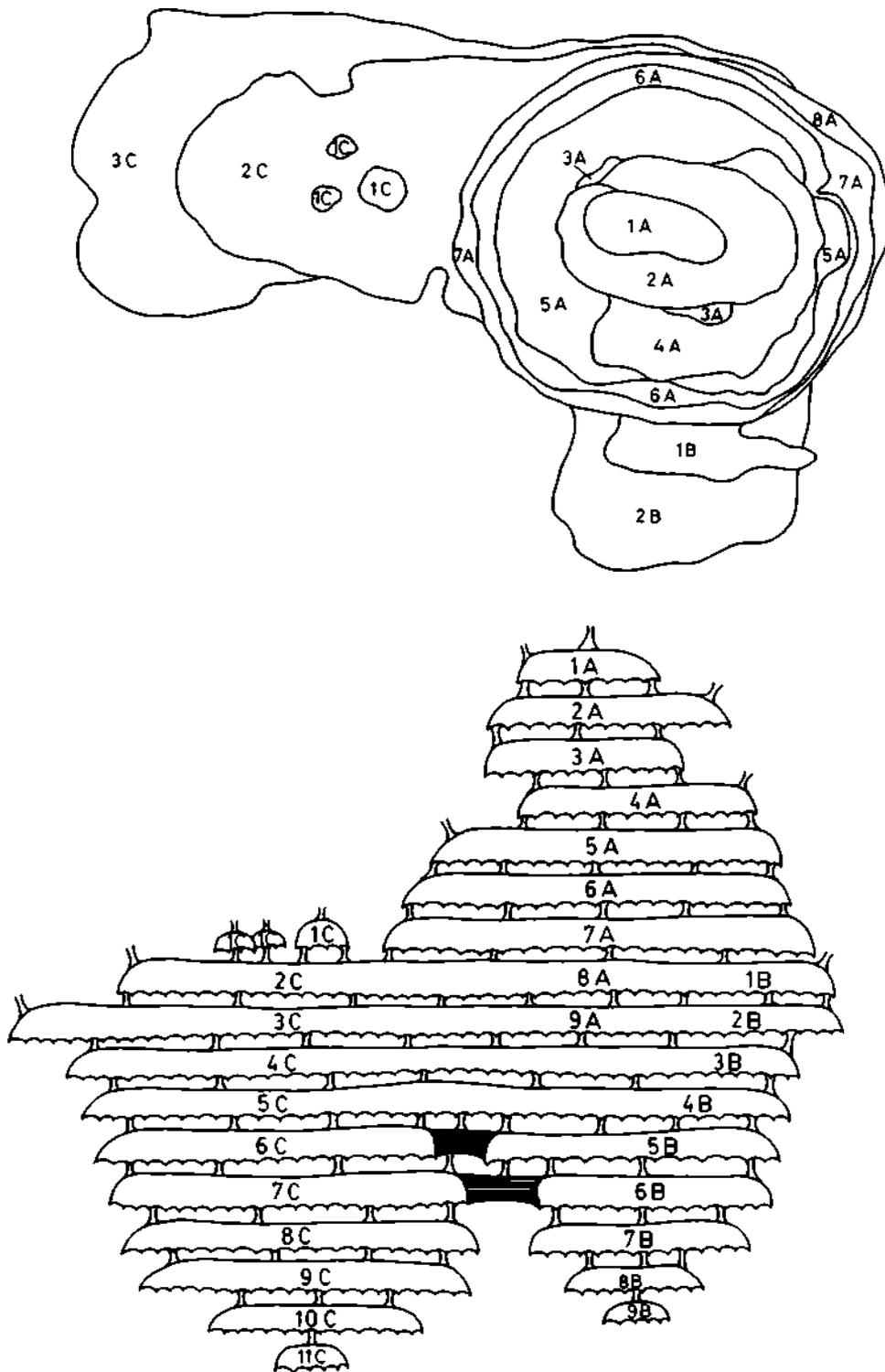


Fig. 3. Estructuración de un nido invernal constituido por tres unidades, una central (A) y dos laterales (B y C). Hay pisos compartidos entre ellas (8 al 13). Vistas superior y lateral.

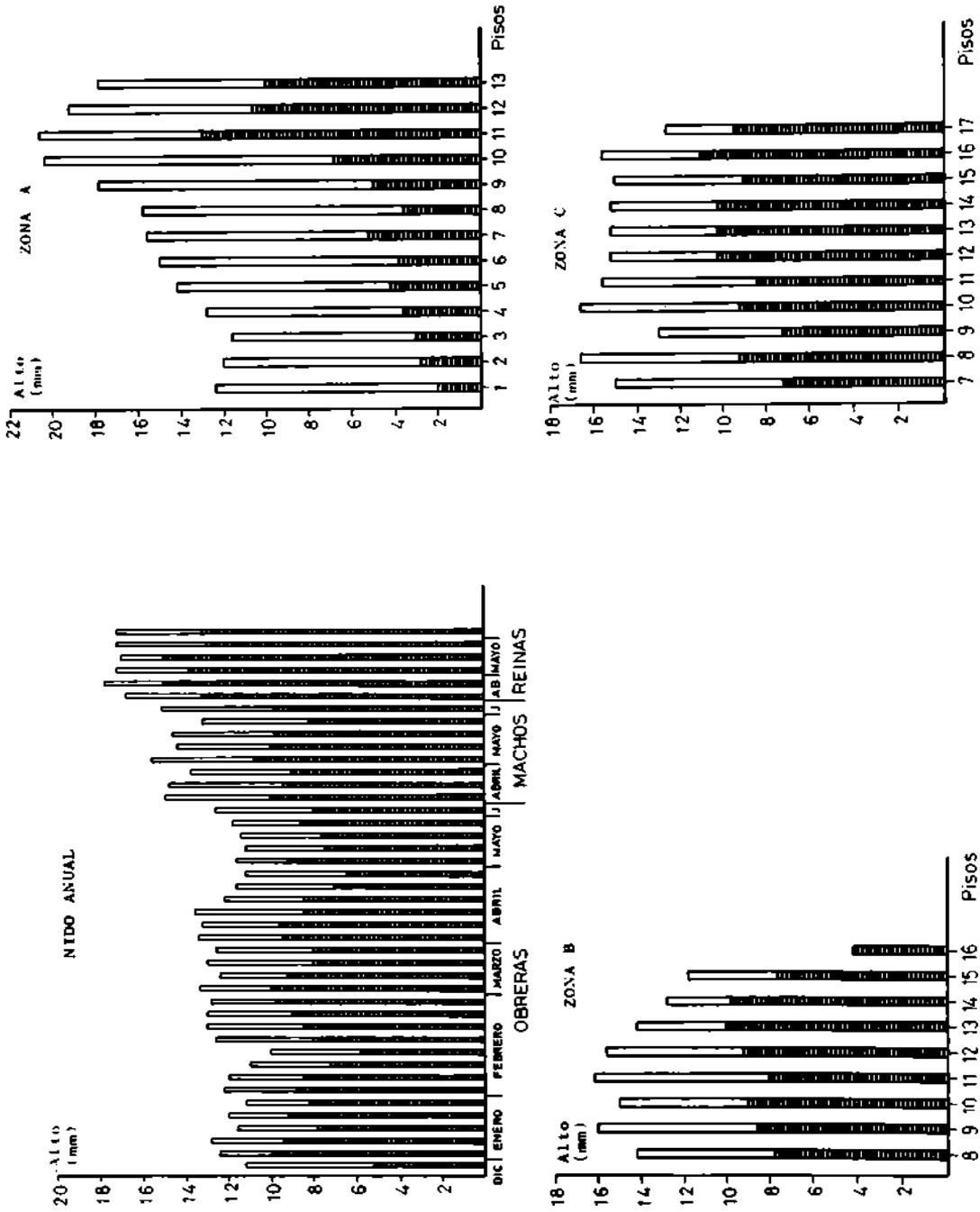


Gráfico 1. Altura de celdillas y espacio útil en un nido invernal y en un nido invernal zonas A (central) B y C (laterales). Espacio útil.

meconios / celdilla

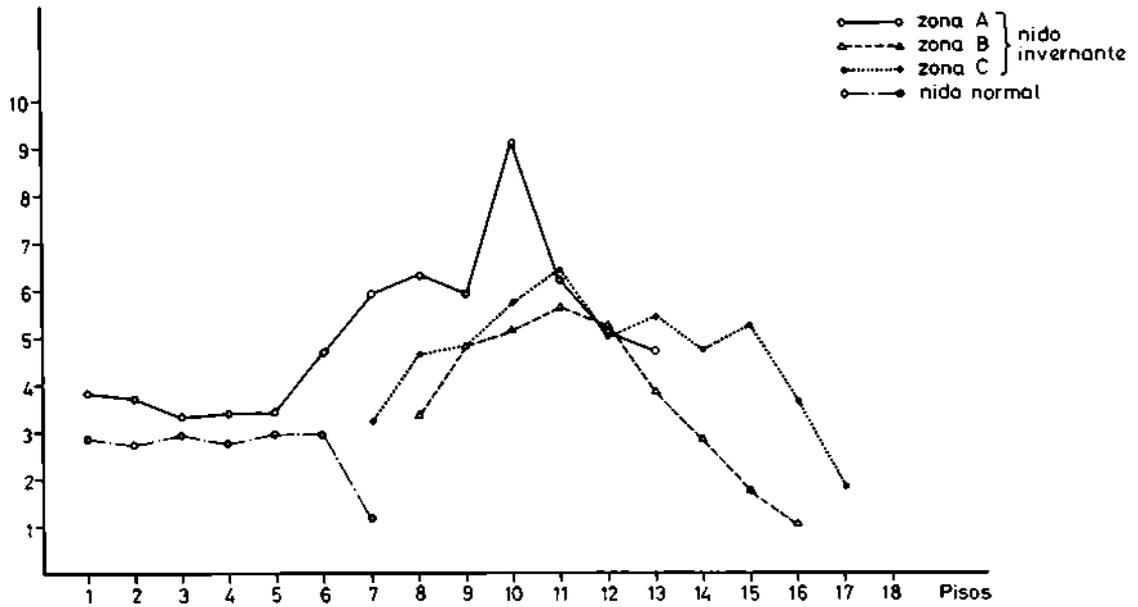


Gráfico 2. Promedio de meconios por celdilla en cada piso de un nido invernante y un nido normal.

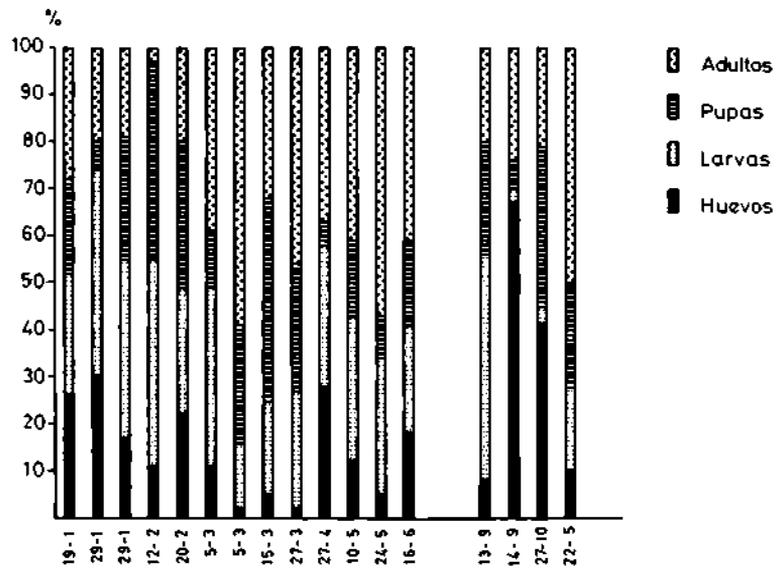


Gráfico 3. Cambios poblacionales en colonias normales y de larga duración.