

**ESTRATEGIAS DE APROVISIONAMIENTO DE NIDOS EN LA AVISPA  
*SPHEX LATREILLEI* LEPELETIER (HYMENOPTERA: SPHECIDAE)<sup>1</sup>**

**STRATEGIES OF NEST PROVISIONING OF THE WASP  
*SPHEX LATREILLEI* LEPELETIER (HYMENOPTERA: SPHECIDAE)**

E. CHIAPPA<sup>2</sup> y H. TORO<sup>3</sup>

ABSTRACT

In a large nesting aggregation of the ground burrowing wasp *Sphex latreillei*, the females provisioned their nests either hunting orthopteran preys or stealing them to others wasps. As a result some agonistic interactions are produced. Evolutionary significance of these alternative strategies are discussed.

KEY-WORDS: nest provisioning, cleptoparasitism, *Sphex*, Hymenoptera.

INTRODUCCION

El cleptoparasitismo significa, no solamente aprovecharse del alimento acumulado por otro ejemplar para alimentar a la larva, sino también numerosas otras variantes que van desde quitar la presa antes de ser introducida al nido hasta ocupar el nido del individuo robado (Iwata 1976). La especialización hacia el comportamiento cleptoparásito ocurre, generalmente, entre especies diferentes, pero también existe la conducta de robo entre conoespecíficos, conducta que puede ser considerada como cleptoparasitismo intraespecífico.

Según Iwata (1976) en las especies de avispas, a diferencia de las abejas, donde es un fenómeno frecuente, se han reportado sólo 4 géneros que practican el cleptoparasitismo interespecífico y sólo 2 de ellos, *Nysson* y *Stizoides*, pertenecen a la Familia Sphecidae.

En estudios realizados en los últimos años (Sheenan 1984; Alexander 1986; Elliot y Elliot 1987), se ha observado que el cleptoparasitismo ocurre entre conoespecíficos de esfécidos que nidifican en agregados, mostrando tanta variabilidad en el comportamiento reproductivo como en otras interacciones que ocurren entre los individuos de las poblaciones (Miller y Kurczeski 1973; Alcock 1975; Brockman 1980).

El presente trabajo describe la conducta cleptoparasítica de un esfécido chileno, *Sphex latreillei*, documentando la existencia de estrategias alternativas para el aprovisionamiento de los nidos. Normalmente, esta especie es bastante especializada en la selección de las presas con que abastece los nidos, capturando ninfas y adultos de Tettigoniidae (Orthoptera), los que son transportadas por las hembras hasta la entrada de los nidos para, luego de una inspección, ser introducidas hasta la celdilla. Otras, sin embargo, muestran un comportamiento alternativo, robando las presas que otras avispas han capturado por sí mismas en la vegetación vecina al área de nidificación.

METODOLOGIA

Las observaciones se realizaron desde 1982 hasta 1994. Entre el 12-21 de enero 1994 se hizo

<sup>1</sup> Financiado por Proyecto FONDECYT 1930122

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias, U. de Playa Ancha. Casilla 34-V, Valparaíso, Chile.

<sup>3</sup> Zoología, U. Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile.

un registro cuantitativo de datos entre las 9:00 y las 20:00 hrs, en una gran área de nidificación de la zona de Parral, a orillas del Río Blanco, en la VI Región de nuestro país (36° 09' Lat S-71° 50' Long W).

Considerando que la conducta cleptoparásita pudiera estar relacionada con el tamaño, se midieron 3 muestras de hembras:

- 30 hembras capturadas mediante barrido de red al caminar por el área,
- 30 hembras cazadoras cuya calidad era determinada porque acarreaban una presa y,
- 30 hembras que mostraban comportamiento cleptoparásito.

La estimación del tamaño se hizo midiendo el ala anterior, desde la articulación hasta el ápice, con un pie de metro digital con precisión de 0,03mm. Esta medida es correlacionada con el largo total del cuerpo y es más precisa que medir el abdomen, que es más compresible y puede ser flectado (Hastings 1986).

También se observó el estado de desgaste de las alas para conocer la edad aproximada de las hembras estudiadas y, de este modo, distinguir hembras jóvenes y viejas.

Los grupos de hembras disputándose una presa serán llamados aglomerados en el trabajo; éstos fueron ubicados recorriendo un transecto a través del área y observados en forma directa; de ellos se anotó:

- el número de los individuos participantes,
- si había algún ejemplar en cópula entre ellos,
- el tiempo que duraba el encuentro,
- si la participante que se llevaba finalmente la presa era cleptoparásita,
- el tamaño de las avispas que, para no alterar el comportamiento, se estimaba aproximada y comparativamente entre ellas.

Se registró el número de aglomerados presentes en un transecto a través del área, con 30 minutos de observación cada 2 horas, a lo largo de un día, en relación a temperatura.

En las experiencias con ejemplares individualizados, se marcaron hembras con manchas de pintura blanca en alguna parte fácil de visualizar, como dorso y pleuras del torax, abdomen y una o varias tibias de las patas.

## RESULTADOS

Las hembras y los machos eran muy abundantes en la zona de nidificación, pero los machos no participan en ningún momento de las tareas que realizaban las hembras.

Las hembras cazadoras acarrean las presas generalmente hasta la entrada misma del nido pero, en algunas oportunidades, especialmente cuando las presas son muy grandes en relación al tamaño de la avispa, o cuando son molestadas por otras hembras o por machos que intentaban entrar en cópula, suelen aterrizar lejos de la entrada del nido.

Varias circunstancias parecen inducir al cleptoparasitismo:

- vuelo lento de una hembra transportando su presa,
- vuelo en trayectos cortos de una hembra sobrecargada, que parece caminar a grandes saltos,
- vuelo de una pareja en cópula,
- parejas en cópula en el suelo, especialmente si la hembra mantiene la presa entre las patas,
- marcha lenta sobre el sustrato de una hembra transportando su presa.

El acercamiento de una hembra cleptoparásita a otra que vuela con su presa era tan rápido que ambos ejemplares podían caer al suelo haciendo un ruido fácilmente detectable, similar al producido por los machos cuando toman a las hembras para entrar en cópula mientras vuelan.

La conducta de cleptoparasitismo de hembras que se aproximaban (a las que estaban en cópula y que todavía retenían la presa entre las patas) era claramente perceptible, debido a la alta agresividad manifestada. Como resultado, alrededor de 45,2% de las hembras cazadoras perdía su presa (n=31).

La hembra cleptoparásita tendía a introducirse por debajo de la otra hembra, quedando como una cuña entre la hembra cazadora y el cuerpo de la langosta; en esta posición empujaba, provocando que la cazadora soltara su presa. La situación era aprovechada por la hembra cleptoparásita para escapar con ese alimento.

A los dos ejemplares que luchaban por apoderarse de la presa podían aproximarse otras avispas, formando los aglomerados, que pueden estar formados hasta por 5 o más individuos (tabla 1).

En los aglomerados, las hembras más alejadas de la presa tienen una menor oportunidad de ob-

tenerla. Nosotros observamos que ellas finalmente abandonan el aglomerado, quedando sólo dos. Estas, que corresponden a las que tienen una mejor fijación de la presa, suelen luchar por varios minutos. La conducta agonística es muy activa y en muy pocas oportunidades se observó a los machos interviniendo, ellos permanecían retirados y a la expectativa o bien, se alejaban rápidamente del sitio. Como resultado de este comportamiento a veces, las presas resultan destrozadas y no sirven para ser incorporadas al nido. La integridad de la presa es muy importante y hemos comprobado, por ejemplo, que las antenas son un elemento fundamental, ya que ejemplares que resultan mutilados no fueron utilizados.

TABLA I  
NUMERO DE INDIVIDUOS EN LOS  
AGLOMERADOS

Número individuos	Número aglomerados	% individuos/aglomerado
2	14	41,2
3	8	23,5
4	7	20,6
5	5	14,7

Los aglomerados fueron más abundantes cuando había mayor densidad poblacional, hecho que fue confirmado por la baja actividad de aglomerados que se presentó cuando la densidad de ejemplares se redujo bruscamente después de una lluvia. Además, se puede observar en la Figura 1 que el número de aglomerados también está en relación con la hora del día y la mayor temperatura. En poblaciones pequeñas (4-20 ejemplares) no se han observado hembras cleptoparásitas.

En otros aglomerados observados ( $n=31$ ), el número de hembras participantes fluctúa entre 2 a 6, ( $X=3$ ). Estos aglomerados permanecían como tales entre 8 segundos y 300 segundos (con  $\bar{x}=103,5$  seg). En ellos, el 35,5% de las hembras cazadoras conservó la presa y en el 64,5% de los casos la presa se la llevó la hembra cleptoparásita. Lo anterior confirma que hay un alto grado de eficiencia para este tipo de estrategia.

El mayor porcentaje de los aglomerados observados, 58,1%, contenía hembras de tamaño semejante, en un 32,2% las cleptoparásitas eran de un tamaño menor y en 9,7% las cleptoparásitas eran más grandes, lo que significa que hay una tendencia de las hembras pequeñas a robar presas.

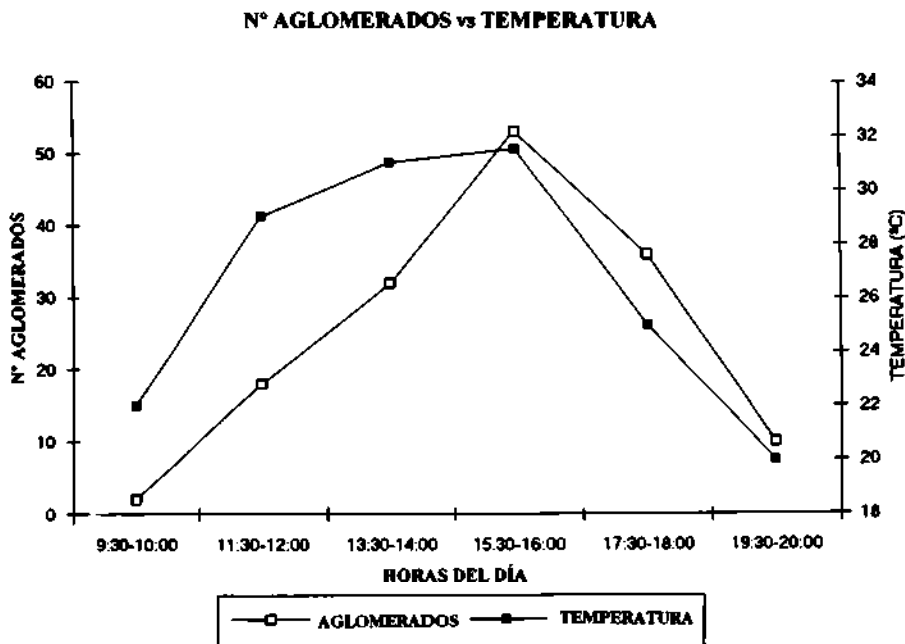


Figura 1: Número de aglomerados a lo largo del día (30 min de observación/2 hrs)

El resultado en estas interacciones no era tan claro respecto a la edad de las participantes. Hubo interacciones con ladronas más viejas que las cazadoras en un 30 %, éstas tenían más edad en un 26,7% y en un 43,3% las edades eran semejantes.

En 32 hembras cleptoparásitas marcadas que fueron observadas durante 2 horas, 50% volvieron a robar inmediatamente y 18,7% reincidieron en una tercera oportunidad, un 25% intentaron hacerlo con menor intensidad, ya que después del primer fracaso finalmente se alejaron. Del 50% que volvió a robar, 12 ladronas tuvieron éxito, ya que consiguieron alejarse con la presa y 4 perdieron ya que la cazadora logró llevarse la langosta. Estas avispas cleptoparásitas marcadas fueron observadas en actividades de robo, con o sin éxito, en los días posteriores.

La persistencia en la conducta de robo fue confirmada en una experiencia aislada en que se quitó, a una cleptoparásita marcada, la langosta robada cuando la dejaba a la entrada de su nido. Las 3 veces en que se retiró la presa fue reemplazada por otra, también robada. Finalmente, intentó robar nuevamente en otras dos oportunidades, pero sin éxito y se alejó sin retornar en ese día.

#### DISCUSION

Los resultados que aquí se presentan apoyan la presencia de dos estrategias de abastecimiento de los nidos en esta especie, donde la relación más directa está en que el intento de cleptoparasitismo está ligado al menor tamaño de las avispas, pero que no es exclusivo de las más pequeñas. Según test de Student, las medias de los ejemplares cazadores y cleptoparásitos son significativamente diferentes, en cuanto a tamaño, a  $p=0,009$  ( $n=30$ ).

La alta frecuencia de cleptoparasitismo en *S. latreillei* se presenta como una estrategia alternativa en poblaciones de alta densidad, probablemente como respuesta a 1) una mayor competencia por el recurso presa puesto que no ha sido observado en áreas de nidificación con escaso número de ejemplares o, 2) por una repetición de una serie de estímulos, tales como la marcha lenta de una hembra transportando una presa, parejas en cópula en el suelo, especialmente si la hembra mantiene la presa entre las patas y otros, de

acuerdo a lo indicado en las observaciones conductuales. Estos estímulos sólo pueden ser repetitivos en condiciones de alta densidad, donde hay muchos ejemplares que los están exhibiendo.

El aprovisionamiento de las langostas necesarias para que las larvas sobrevivan, es un factor estrechamente relacionado con el éxito reproductivo de los individuos. Este éxito no estaría ligado directamente a la eficiencia de la caza de presas, ya que se obtienen los mismos resultados al quitar la presa ya colectada por otra.

Si consideramos que la conducta típica de aprovisionamiento se puede separar en dos fases: paralización y transporte de la presa (Iwata, 1976), podemos suponer que las avispas, cualquiera sea su modalidad de aprovisionamiento, no debieran tener problemas en la primera fase, es decir durante la paralización puesto, que en esta son rápidas y eficientes no importando las características de tamaño o edad. Sin embargo, durante el transporte, éstas características, u otras condiciones no detectadas, debieran ser importantes.

El cleptoparasitismo se desarrolla, probablemente, con menor gasto energético para la que roba lo que, al parecer, haría potencialmente cleptoparásita a cualquier ejemplar de la población. Esta interpretación está de acuerdo a las distintas composiciones de los aglomerados; sin embargo, hay una ligera tendencia a que la ladrona sea más pequeña que la cazadora. Por lo demás, la presa robada puede ser de un tamaño que ella no habría podido conseguir, debido a los siguientes problemas:

- capacidad de sujetar las presas muy grandes y arrastrarlas,
- la dificultad que ocasionan los machos, al intentar entrar en cópula con ellas, lo que puede reducir un buen y oportuno abastecimiento del nido.

Para las cleptoparásitas grandes, por lo menos debiera haber un ahorro energético en la búsqueda y, una reducción en la duración de la fase de transporte, dado el alto número de hembras colectoras que llegan a la zona de nidificación por unidad de tiempo.

En casos de poca oferta ambiental y debido a que *S. latreillei* es relativamente especializada, la existencia de conductas alternativas que se encuentran establecidas dentro de las poblaciones

tiene ventajas adaptativas importantes para la especie por lo que, como ha sido planteado (Dawkins 1980), la selección favorece la evolución de estrategias estables pero condicionales, en las cuales los individuos pueden cambiar las opciones, siguiendo tácticas alternativas dependiendo de las características ambientales. De esta manera, hembras con desventajas competitivas son altamente flexibles, ellas pueden ajustar los métodos de caza, ahorrando energía y tiempo, obteniendo un "fitness" que de otro modo no habrían podido lograr.

Desde otro punto de vista, aunque en muchas especies las hembras son solitarias durante la nidificación, es importante comprobar que distintas estrategias de interacciones intraespecíficas, tanto competitivas como cooperativas, pueden existir en la familia Sphecidae. Lo anterior sugiere estados evolutivos, en que las conductas agonísticas entre los individuos pueden conducir a establecer estrategias de comportamientos distintos entre los grupos.

## REFERENCIAS

- ALCOCK, J. 1975. Social interactions in the solitary wasp *Cerceris simplex* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behavior* 54:142-152.
- ALEXANDER, B. 1986. Alternative methods of nest provisioning in the digger wasp *Clypeadon laticinctus* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59(1):59-63.
- BROCKMAN, H.J. 1980. Diversity in the nesting behavior of muddaubers (*Trypoxylon politum* Say: Sphecidae). *Florida Entomol.* 65:53-64.
- DAWKINS, R. 1980. Good strategy or evolutionary stable strategy? In: *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* Westview Press, Boulder. G.W. Barlow J. Silverberg (Ed.), pp:331-367.
- ELLIOT, N.B. y W.M. ELLIOT. 1987. Nest usurpation by females of *Cerceris cribosa* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 60(3):397-402.
- HASTINGS, J. 1986. Provisioning by female western Cicada killer wasps, *Sphex grandis* (Hymenoptera: Sphecidae): influence of body size and emergence time on individual provisioning success. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 59(2):262-268.
- IWATA, K. 1976. *Evolution of Instinct. Comparative ethology of Hymenoptera.* Smithsonian Institution and the National Science Foundation, Washington, D.C. 535pp.
- MILLER, R.C. Y F.E. KURCZEWSKI. 1973. Intraspecific interactions in aggregations of *Lindeni* (Hymenoptera: Sphecidae, Crabroninae). *Insectes Soc*:20:365-378.
- SHEENAN, W. 1984. Nesting Biology of the sand wasp *Stictia heros* (Hymenoptera: Sphecidae: Nyssoninae) in Costa Rica. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 57(3):377-386.