



003439
24.
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

CICLO DE ANIDACION Y FUNDACION DE LAS
COLONIAS DE UNA AVISPA POLISTINAE:
Mischocyttarus immarginatus RICHARDS
(HYMENOPTERA: VESPIDAE) EN UN BOSQUE
TROPICAL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A :
ALICIA RODRIGUEZ PALAFOX

DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. ENRIQUE GONZALEZ SORIANO

1997

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Con todo cariño a mis Padres
Teodolinda y Leocadio
a quienes agradezco profundamente lo que soy

A *Felipe* con todo mi amor

INDICE

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN.....	ii
INTRODUCCION	1
Ciclo de anidación	5
Antecedentes	9
Objetivos e Hipótesis	15
DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	17
MATERIAL Y METODOS	
1.- Metodología general	19
Marcado de adultos	19
Observaciones del comportamiento	20
Disección de los ovarios	21
Tamaño corporal	22
2.- Metodología particular.....	22
3.- Análisis estadísticos	23
RESULTADOS	
1.- Colonias de la temporada seca	25
2.- Fundación de colonias	27
A) Nidos iniciados por una hembra	28
Comportamiento de la primera generación	30
B) Nidos iniciados por dos o más hembras	31
Frotamiento del abdomen fuera del nido	33
3.- Estrategias durante la fundación	35

4.- Tamaño corporal y condición reproductiva de las hembras fundadoras	38
5.- Comportamiento durante la fundación	41
6.- Supervivencia y productividad de nidos	49
DISCUSION	53
CONCLUSIONES	64
LITERATURA CITADA	66

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi sincero agradecimiento a aquellas personas e insituciones que hicieron posible la realización y conclusión de este trabajo.

Al M. en C. Enrique González Soriano director de esta tesis y a los Dr. Jorge Valenzuela y Dr. Stephen H. Bullock, quienes formaron parte mi comité tutorial y me guiaron desde el inicio de este trabajo.

Al M. en C. Ricardo Ayala, Dr. Atilano Contreras, Dr. Manuel Balcazar y Dr. Santiago Zaragoza, miembros del jurado, quienes con sus sugerencias enriquecieron el manuscrito.

Al Dr. Bill Eberhard por su paciencia y horas dedicadas a ayudarme, y hacer que las cosas difíciles parecieran fáciles.

Al M. en C. Felipe A. Noguera mi reconocimiento por su valioso apoyo, consejos y ayuda durante el desarrollo de esta tesis.

A todos los trabajadores de la Estación por no derribar los nidos, ayuda sin la cual no hubiera sido posible concluir este trabajo.

A la Estación de Biología Chamela por todo el apoyo logístico que siempre recibí.

Al Dr. Alfonso Pescador quien siempre estuvo dispuesto a ayudarme con los problemas estadísticos.

A Tomás Bravo por permitirme usar la ilustración del area de la Estación.

A Biól. Claudia Mayari Estrada por su ayuda en los trámites admistrativos para la presentación de la tesis.

A Lupita, Ricardo, Nora, Enrique, Beatriz y Maru de quienes siempre obtuve su apoyo en los momentos difíciles.

RESUMEN

Se estudiaron las colonias de la avispa polistina *Mischocyttarus immarginatus* Richards durante el momento de la fundación, entre el 23 de mayo y 18 de diciembre de 1990. El trabajo se desarrolló en la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología de la UNAM, ubicada en la costa de Jalisco, México, un área de bosque tropical caducifolio. El estudio consistió en la realización de observaciones directas del comportamiento de los individuos fundadores marcados, su posterior disección de los ovarios y la medición del tamaño corporal.

El ciclo de anidación de las colonias se inició con la época lluviosa, caracterizándose por presentar dos formas de inicio de nidos: por hembras solitarias y por grupos de dos a 13 hembras. Los primeros nidos solamente se registraron al inicio del período lluvioso, del 4 de junio al 9 de julio, los segundos durante el resto de la temporada. En los grupos fundadores predominaron los pequeños de dos a cinco hembras por grupo, no encontrándose diferencias significativas en tamaño entre meses.

Respecto al tamaño corporal, las hembras fundadoras solitarias fueron más grandes que las reinas de los grupos fundadores, no encontrándose diferencias significativas en el tamaño de sus ovarios. Las hembras de los grupos fundadores no mostraron diferencias significativas en el tamaño corporal. Las reinas no obstante, se caracterizaron por tener los ovarios desarrollados, por ovipositar, su mayor agresión y sollicitación de alimento a otras hembras y por no forrajear alimento. Todas las fundadoras solitarias y las reinas de los grupos fundadores presentaron esperma en la espermateca. Se encontró una correlación positiva entre el tamaño de los ovarios y los comportamientos dominantes, en cambio, no se encontró tal correlación con respecto a los comportamientos subordinados.

La productividad de los nidos con respecto a los nidos fundados por hembras solitarias, fue mayor en los nidos fundados por grupos de hembras y en los nidos que sobrevivieron a la sequía y que continuaron en la siguiente temporada de lluvias.

INTRODUCCIÓN

Un tema central en el estudio de la evolución del comportamiento de las avispas eusociales se refiere a cómo se ha desarrollado y mantenido la dominancia reproductiva por una o pocas hembras, así como a los mecanismos que regulan el control de la reina y el número de reinas, elementos clave para entender la evolución de la eusocialidad de las avispas (Spradbery 1991). De acuerdo con este autor, los factores que regulan el número y los mecanismos de control de las reinas se relacionan estrechamente con la evolución de la esterilidad en avispas eusociales.

En las avispas, resulta interesante que todas las hembras tengan la capacidad de reproducirse, sin embargo, algunas sacrifican su propia reproducción y ayudan a otras hembras a reproducirse. Durante el período de fundación de una colonia, las hembras fundadoras compiten directamente para tratar de obtener el control en la reproducción y ser las únicas que puedan reproducirse. Así, cada hembra fundadora intentará llegar a ser la que deposite la mayoría de los huevos y evite la reproducción directa de las otras hembras coespecíficas (Röseler 1991). El dominio de la reina se manifiesta tanto dentro de los grupos de hembras fundadoras como entre fundadoras y progenie, lo cual involucra una serie de mecanismos que regulan el número de reinas y mantienen una casta obrera (Spradbery 1991). De esta manera, cuando un grupo de avispas funda una nueva colonia es interesante saber quién llegará a ser la reina y quién tomará el papel de obrera (Gadagkar 1991).

Aún cuando los mecanismos que determinan la manera en que se funda una colonia son poco conocidos (Ross y Carpenter 1991), los estudios recientes en avispas polísticas (especialmente aquellas que muestran fundación simple y múltiples reinas), han sido importantes para destacar la ventaja de vivir en

grupo. El entender los mecanismos por medio de los cuales las interacciones sociales, son coordinadas y reguladas en las asociaciones de múltiples fundadoras, son la clave para entender como la competencia reproductiva moldea la organización social durante el desarrollo temprano de las colonias (Röseler 1991).

Dentro de los artrópodos, la eusocialidad ha surgido al menos once veces en la historia evolutiva de los himenópteros y solamente una vez en la de las termitas (Anderson 1984; Wilson 1975). En los himenópteros, la eusocialidad está restringida a los Aculeata: avispas, abejas y hormigas, en muchos de los casos ha surgido independientemente (Anderson 1984; Brockmann 1984). Este orden presenta dos características que han sido importantes en la discusión sobre la evolución del comportamiento social: su naturaleza genética haplodiploide y la posesión de castas obreras estériles (Brockmann 1984).

En el sistema haplodiploide los machos provienen de huevos no fecundados y son haploides, mientras que las hembras provienen de huevos fecundados y son diploides. Este mecanismo de determinación del sexo altera el coeficiente de parentesco usual, lo que da lugar a que sea de 0.75 entre hermanas y de tan sólo 0.25 entre hermanas y hermanos. Puesto que el padre es haploide, la mitad de los genes que cada hija recibe de él son todos idénticos, mientras que sólo la mitad de los genes que recibe de su madre diploide, son idénticos. De esta forma, las hermanas comparten un promedio mayor de sus genes (0.75), lo cual hace que estén más estrechamente emparentadas entre sí que con su propia madre. Respecto a los machos, ellos reciben todos los genes de su madre diploide en uno de dos alelos y comparten la mitad de sus genes con sus hermanos, pero solamente un promedio de 0.25 con sus hermanas (Alcock 1984; Matthews y Matthews 1978; Wilson 1975). El inusual alto parentesco entre hermanas en los himenópteros, llevó a

Hamilton (1963, 1964) a sugerir que la haplodiploidía podría favorecer la evolución de castas obreras estériles, ya que las hembras pueden obtener un mayor éxito en la propagación de sus genes a las futuras generaciones ayudando a cuidar a sus hermanas, en lugar de cuidar a sus propias hijas. Este autor propuso la teoría sobre selección de parentesco (*kin selection*) la cual incluye dos componentes: la adecuación clásica de un individuo (adecuación individual) y un componente de parentesco, lo que constituye la llamada adecuación inclusiva (*inclusive fitness*), la cual puede ser definida como la adecuación personal de un individuo y su efecto sobre la adecuación de sus vecinos multiplicado por la respectiva fracción emparentada a ellos.

La teoría de selección de parentesco ha sido ampliamente aceptada como un factor que influye significativamente en la evolución del comportamiento social (Fletcher y Ross 1985; Wade y Breden 1981), aunque como ha sido señalado por Anderson (1984), Fletcher y Ross (1985) y West-Eberhard (1975b), no puede excluirse la contribución de otras teorías propuestas para explicar la evolución de la eusocialidad, como son, la teoría del mutualismo (Lin y Michener 1972) y la de la manipulación parental (Alexander 1974). Esta teoría es la que ha tenido mayor impacto y ha influenciado poderosamente el entendimiento de la evolución de la conducta social (Fletcher y Ross 1985). Por otro lado, se pretende que sea aplicada a la totalidad de los organismos (West-Eberhard 1991).

Las avispas han sido un grupo modelo para probar la teoría de selección de parentesco (Klahn 1979; West-Eberhard 1991), ya que como se mencionó anteriormente, aún cuando las hembras tienen la capacidad de reproducirse, la mayoría sacrifican su reproducción para ayudar a otras. En insectos eusociales sólo las reinas pueden reproducirse (reproducción directa) y el resto de las hembras

ayudan a la reina. Estas hembras contribuyen indirectamente a la reproducción y sólo se benefician de dicho comportamiento si comparten con la reina genes idénticos por descendencia (Hamilton 1964; West-Eberhard 1975b). La competencia por la reproducción directa ocurre ampliamente entre las avispas sociales durante el momento de la fundación (Röseler 1991) y en estos himenópteros es evidente la dinámica entre la cooperación y el conflicto (Nonacs y Reeve 1995).

Desde el punto de vista del modo de fundación de una colonia y de los mecanismos de dominancia reproductiva, los véspidos sociales pueden ubicarse en tres grupos (Jeanne 1980, 1991). En el primero, denominado **Vespinae**, las reinas de la mayoría de las especies fundan solas una colonia y la dominancia reproductiva involucra feromonas; este grupo comprende a la subfamilia Vespinae. En el segundo grupo, la colonia es iniciada por una o varias reinas inseminadas, sin obreras, y la dominancia reproductiva involucra ataques físicos directos por la reina; este grupo es denominado de **fundación independiente** e incluye cinco géneros de Polistinae: *Polistes*, *Mischocyttarus*, *Belonogaster*, *Parapolybia* y *Ropalidia* y las especies de la subfamilia Stenogastrinae. Por último, encontramos el grupo denominado de **fundación en enjambre**, en el cual una colonia es fundada por un pequeño número de reinas acompañadas por un gran número de obreras, en donde la dominancia reproductiva involucra feromonas. Este fenómeno se presenta en la mayoría de los géneros de Polistinae.

En los Polistinae de fundación independiente, muchas de las colonias son iniciadas por un grupo pequeño de fundadoras, que no debe confundirse con un enjambre. Al respecto, Jeanne (1991) distingue tres diferencias: en la fundación independiente, la reina entra en una fase solitaria después de la inseminación, las fundadoras típicamente colonizan gradualmente un sitio de anidación y la reina

fundadora inseminada selecciona el sitio e inicia el nido. En la fundación en enjambre, la reina siempre está acompañada de obreras; las fundadoras se mueven al nuevo sitio de anidación sincrónicamente siguiendo una ruta de feromonas y son las obreras las que eligen el sitio y construyen el nido.

En los Polistinae americanos solamente *Polistes* y *Mischocyttarus* presentan el modo de fundación independiente, el resto (27 géneros) queda incluido dentro del denominado modo de fundación en enjambre (Jeanne 1991). Las especies con fundación independiente muestran dos modos de fundación de nidos, denominados haplometrosis y pleometrosis. La primera se refiere a la fundación de un nido por una sola fundadora y la segunda, a la fundación de un nido por un pequeño grupo de hembras fundadoras (Gadagkar 1991; Reeve 1991).

Ciclo de anidación

El ciclo de anidación de las avispas es definido como el período empleado por una colonia en un nido en particular, iniciando con la fundación y terminando con el abandono (Jeanne 1991). En este ciclo se han definido las siguientes dos fases: la de preemergencia y la de postemergencia, cada una con tres subestados. La fase de preemergencia comprende el período desde la iniciación del nido hasta la emergencia del primer adulto de la progenie, mientras que, la de postemergencia comprende el tiempo desde la emergencia de la primera obrera hasta el abandono del nido. Dependiendo del número de ciclos coloniales que se presenten en un nido, se definen dos ciclos de anidación denominados: **determinado e indeterminado**. El primero, comprende especies en las que un sólo ciclo colonial se lleva a cabo en el mismo nido y el segundo, incluye especies que usan el mismo nido por más de un

ciclo. De esta manera, en las especies con ciclo de anidación determinado el ciclo de la colonia y el ciclo de anidación son equivalentes (Gadagkar 1991; Jeanne 1991).

La mayoría de los estudios en avispas han sido efectuados en especies del género *Polistes* de zonas templadas. De tal forma que Evans (1958), consideró a este taxón un género clave para el entendimiento de la evolución de los insectos eusociales. Sin embargo, en los últimos años se ha incrementado notablemente el interés por estudiar otros Polistinae tropicales de fundación independiente, como los géneros *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia* y *Ropalidia* (Spradbery 1991)

El ciclo de anidación que ha sido considerado como típico de las avispas eusociales es el descrito para las especies de zonas templadas de *Polistes* y se puede resumir como sigue: a finales del verano las hembras inseminadas buscan sitios para hibernar. A principios de la primavera, estas hembras buscan sitios para anidar, ya sea solitariamente o en pequeños grupos e iniciar nuevas colonias. Las primeras crías de estas colonias son, por regla general, hembras que ayudan en las tareas del nido fungiendo como obreras y a partir de este momento la hembra iniciadora (fundadora) se dedica principalmente a la oviposición. Posteriormente, a finales del verano, se producen los machos y una segunda generación de hembras (futuras fundadoras); estos machos y hembras se aparean, los machos mueren y las hembras inseminadas hibernan (Ito 1993).

El inicio de una colonia es el momento más importante y decisivo para los individuos que la fundan, puesto que solamente las reinas pueden reproducirse. En asociaciones con múltiples fundadoras cada hembra trata de llegar a ser reina y prevenir la reproducción de las otras. De esta forma, cuando un grupo de avispas anidan juntas es importante determinar quién llegará a ser la reina y quién tomará el papel de obrera. Esta relación se determina mediante interacciones agresivas que

pueden involucrar peleas, mordidas, piquetes y en algunos casos, hasta la muerte de la contrincante, lo que finalmente lleva al establecimiento de una jerarquía de dominancia. En grupos con pocas fundadoras la estructura de las jerarquías dominantes es lineal. La fundadora dominante es la que deposita la mayoría de los huevos y típicamente no realiza actividades de forrajeo, por lo que permanece la mayor parte de su tiempo en el nido. Los individuos dominantes de algunas especies defienden el nido contra usurpadores, depredadores y parásitos. Otro comportamiento que se ha asociado con la dominancia, es la oscilación abdominal sobre la superficie del nido cuando inspeccionan celdas en general o cuando caminan sobre celdas con larvas. Los individuos dominantes generalmente también solicitan alimento de una subordinada (Röseler 1991).

Una característica general de las avispas eusociales, es que en todas las asociaciones con fundadoras múltiples se presenten interacciones agresivas, fenómeno que ocurre ampliamente en las especies tropicales de Vespidae (Röseler 1991; West-Eberhard 1982a).

Se ha encontrado que en algunas especies de *Polyistes* la fundadora dominante tiene los ovarios más desarrollados y, en general, son de mayor tamaño que las subordinadas (Dropkin y Gamboa 1981; Noonan 1981; Strassmann 1983; Sullivan y Strassmann 1984; Turillazzi y Pardi 1977); aunque en algunos casos no son las avispas más grandes (Strassmann 1983; Turillazzi y Pardi 1977)

En colonias fundadas por una sola hembra, todas las actividades de oviposición, forrajeo, construcción y alimentación de las larvas, son realizadas por ésta hasta que emergen las primeras crías (Gadagkar 1991). En algunos casos también pueden ocurrir conflictos entre fundadoras cuando otras compiten por sitios de anidación o cuando intentan usurpar un nido ya establecido (Röseler 1991).

Según Gadagkar (1991) aún quedan muchas preguntas por resolver, como por ejemplo: ¿Por qué las avispas sociales viven en grupos? ¿Por qué algunos individuos aceptan el papel de obreras estériles? ¿Por qué algunos individuos anidan juntos durante la fundación de una colonia a pesar de que ello signifique poca o ninguna oportunidad para reproducirse? ¿Por qué muchas hembras permanecen con sus madres durante la fase temprana de postemergencia del ciclo de la colonia?.

Las avispas polistinas son sujetos ideales para llevar a cabo estudios sobre la conducta social. Además de presentar varios estados de la evolución de la sociabilidad más claramente que otros grupos de insectos (Evans y West-Eberhard 1970), estas avispas tienen características que facilitan su estudio, como son: ciclos de vida cortos con solapamiento de generaciones y colonias pequeñas con celdas descubiertas, las cuales hacen posible marcar y estudiar en detalle cada avispa adulta. Por otra parte, los nidos de muchas especies son abundantes y con frecuencia son construidos en lugares accesibles (Gadagkar 1991).

El género *Mischocyttarus*, objeto de estudio, es exclusivamente neotropical y es a la vez el grupo más diverso de los Polistinae, con 206 especies (Gadagkar 1991; Richards 1978). Este género pertenece al grupo de insectos primitivamente eusociales, ya que no muestra una diferenciación morfológica entre las castas, posee un mecanismo esencialmente conductual del control de la reina, tiene una considerable flexibilidad en el papel de las avispas adultas y sus colonias son relativamente pequeñas y temporales más que permanentes (Cowan 1991; Gadagkar 1991; Michener y Smith 1987). Por otra parte, el estudio de *Mischocyttarus* resulta interesante porque es considerado el grupo hermano de un taxón de avispas con cerca de 200 especies, caracterizadas como altamente eusociales: tribu Epiponini (Carpenter 1991, 1993)

En opinión de Gadagkar (1991), el estudio de especies como las pertenecientes al género *Mischocyttarus* nos permite ahondar en el origen de la vida social, más que simplemente su mantenimiento. Por esta razón, son necesarios más estudios, que determinen con mayor precisión los mecanismos por medio de los cuales las interacciones sociales son coordinadas y reguladas en asociaciones con múltiples fundadoras (Röseler 1991).

Puesto que la mayor diversidad y riqueza de especies está en las regiones tropicales (Carpenter 1991), varios autores coinciden en señalar la necesidad de realizar estudios detallados con especies en estas regiones (Gadagkar 1991; Ito 1993; Jeanne 1972; Reeve 1991). El estudio de las especies tropicales ayudará a responder algunas incógnitas y a entender mejor la evolución de sociedades de insectos en general. Finalmente, muchos autores coinciden en señalar que las avispas primitivamente eusociales son los organismos clave en el estudio de la sociobiología de insectos (Evans y West-Eberhard 1970; Gadagkar 1991; Ito 1993; Röseler 1991; West-Eberhard 1969).

Antecedentes

Litte en 1981, estimó que de las 700 especies de avispas polistinas, sólo habían sido estudiadas 15 especies (2%) hasta esa fecha y encontró que existían grandes diferencias en la división del trabajo, el tamaño, estructura y forma de inicio de una colonia. Desde entonces se ha señalado la ausencia de estudios en zona tropicales, ya que la mayoría de dichos estudios fueron realizados con especies de zonas templadas. Recientemente se ha incrementado el estudio del comportamiento de avispas en las regiones tropicales y subtropicales (Spradbery 1991).

A pesar de que el género neotropical *Mischocyttarus* es el más diverso de los Polistinae, se conoce muy poco su biología. En este género la mayoría de las colonias son establecidas por una sola hembra. El 98% de las colonias de *M. flavitarsis navajo* en Arizona (Litte 1977), el 78% de las de *M. labiatus* en Colombia (Litte 1981) y el 69% de las de *M. drewseni* en Brasil (Jeanne 1972), fueron iniciadas por una sola hembra. En Florida, el 68% de los nidos de *M. mexicanus* fueron fundados por una hembra durante la primavera, pero hubo múltiples fundadoras durante el otoño (Litte 1977); mientras que 5 de 5 colonias de *M. flavitarsis idahoensis* en Washington, fueron fundadas por una sola hembra (Landolf y Akre 1978). Snelling (1953) reportó para *M. flavitarsis flavitarsis*, en California, la presencia de dos fundadoras. Las colonias de *M. extinctus* son iniciadas por una sola hembra a la cual posteriormente se le asocian otras (Raposo-Filho y Rodrigues 1984). Por el contrario, los estudios de Ito (1984) revelan que 82% y 61%, respectivamente, de las colonias de *M. angulatus* y *M. basimacula* en Panamá, fueron fundadas por varias hembras.

El número de fundadoras encontradas en asociaciones con múltiples fundadoras varió entre especies; para *M. labiatus* el máximo fue de nueve hembras, encontrándose que el número de hembras con ovarios desarrollados varió según el tamaño del grupo (Litte 1981). En *M. flavitarsis navajo* solamente se observaron dos fundadoras como máximo (Litte 1979). En *M. mexicanus* los grupos fundadores estuvieron integrados hasta por seis hembras durante el invierno y primavera, aunque el número promedio de hembras fundadoras fue variable durante este intervalo; sin embargo, durante el otoño los grupos fueron más grandes, siendo hasta de 20 fundadoras (Litte 1977).

En *Mischocyttarus* se han registrado diferencias en la naturaleza de la división reproductiva. En colonias con dos fundadoras (*M. mexicanus* y *M. labiatus*)

una sola hembra fundadora depositó todos los huevos, ya que la hembra acompañante (cofundadora) en estos casos, nunca tuvo ovarios desarrollados y por lo tanto nunca ovipositó (Litte 1977, 1979). En colonias de *M. labiatus* fundadas por más de dos hembras, la reina depositó la mayoría de los huevos aunque también las cofundadoras ovipositaron; en estos casos los huevos fueron comidos por la reina. Estas cofundadoras fueron los individuos que le siguieron en dominancia a la reina y fueron las que más solicitaron alimento, mordieron a sus compañeras, tuvieron ovarios desarrollados y estuvieron también inseminadas. Por otro lado, las cofundadoras subordinadas tuvieron ovarios poco desarrollados, forrajearon activamente y raramente mordieron o solicitaron alimento a sus compañeras (Litte 1981). En el caso de *M. flavitarsis navajo*, la cofundadora fue una hembra reproductiva y también una forrajera activa (Litte 1979). En las colonias de *M. cassununga*, *M. cerberus* y *M. labiatus* las reinas fueron las de mayor tamaño (Litte 1981; Poltronieri y Rodrigues 1976), pero en *M. rotundicollis* este no fue el caso (Poltronieri y Rodrigues 1976). En las asociaciones de *M. angulatus* y *M. basimacula* se encontró más de una hembra con ovarios desarrollados aunque no se observaron comportamientos dominantes entre ellas (Ito 1984).

En *Mischocyttarus mexicanus* se ha reportado también, que el número de reinas en una colonia varió con el tamaño del grupo fundador y con el período del año; en esta especie se presentó una reina en los nidos de invierno-primavera y varias en la mayoría de los nidos de otoño, encontrándose que las fundadoras establecían jerarquías de dominancia paralelas definidas en términos de agresividad (frecuencia de mordidas), desarrollo de los ovarios y frecuencia de forrajeo (Litte 1977). También se ha estimado que la sobrevivencia de los adultos y la productividad de los nidos es más alta en colonias fundadas por grupos de hembras que aquellos

fundados por una sola hembra.

En *M. labiatus* una de las mayores causas que impidió el éxito reproductivo de las nuevas colonias fue el abandono del nido por parte de las hembras fundadoras, siendo más frecuente en aquellos fundados por una sola hembra (Litte 1981). En *M. angulatus* y *M. basimacula* ninguno de los nidos fundados por una sola hembra sobrevivieron (Ito 1984).

En colonias pequeñas, durante la fase de pre-emergencia o de emergencia, se ha registrado la usurpación del nido por una hembra distinta de la fundadora. Este fenómeno se presenta cuando los nidos son atractivos para otras hembras que buscan sitio para anidar, ya que para la hembra usurpadora ofrecen la posibilidad de utilizar la primera generación de hembras como obreras que le ayuden a cuidar de su cría (Röseler 1991). Se ha registrado que en *M. flavitarsis navajo* el 21% de las colonias fueron usurpadas y en varios nidos se detectaron usurpaciones múltiples, ocurriendo dos, tres y hasta seis veces en una misma colonia (Litte 1979). Lo anterior, se observó en una ocasión en *M. labiatus*, pero la usurpadora tomó el papel de la reina y la fundadora original permaneció en el nido como cofundadora (Litte 1981). La usurpación de nidos no fue observada en *M. mexicanus* ni en *M. drewseni* (Jeanne 1972; Litte 1977).

Litte (1981) observó por primera vez en *Mischocyttarus*, que las reinas de *M. labiatus* frotaban su abdomen fuera del nido sobre hojas y tallos que se encontraban entre el viejo y el nuevo nido, ocurriendo lo anterior cuando el primero fue destruido y se mudaban a uno nuevo. Por otra parte, Snelling (1953) encontró a hembras de *M. flavitarsis flavitarsis* hibernando en California. En Arizona, se registró que las hembras de *M. flavitarsis navajo*, se asociaron para hibernar con otros individuos no emparentados (Litte 1979). Sin embargo, en especies con distribución

neotropical no se ha reportado.

Mischocyttarus immarginatus fue estudiada anteriormente por Rodríguez-Palafox (1989) en la Estación de Biología Chamela, Jalisco y la siguiente descripción sobre su biología se basa en dicho trabajo. Esta es una de las especies más abundantes de Vespidae en el área de Chamela y construye sus nidos preferentemente sobre construcciones humanas. Cada nido presenta en promedio 406 celdas y el máximo registrado es de 1094 ($n=13$, rango de 124 a 1094 celdas). Los nidos presentan celdas descubiertas, tienen forma horizontal, un pedicelo excéntrico muy corto y ancho y son de color pardo. Algunas de las colonias se establecen en la vecindad de nidos de *Polybia occidentalis* (Olivier) (Vespidae).

Los individuos se alimentan de néctar de flores, residuos azucarados de cóccidos y otros insectos. En la colonia, el alimento es consumido principalmente por los adultos, los que a su vez lo proporcionan a las larvas. En cuanto a su ciclo de vida, presenta un tiempo promedio de 9.7 días para los huevecillos (d.s.=3.47, $n=1553$), 14.6 para las larvas (d.s.=4.58, $n=1084$) y 13.3 días para las pupas (d.s.=2.94, $n=1225$), aunque se encontraron diferencias en el tiempo promedio de desarrollo de cada estado entre la época lluviosa y la de secas y diferencias en el caso de los estadios larvales en diferentes tiempos dentro de una colonia. El tiempo promedio de desarrollo desde huevo hasta que emergió como adulto fue de 37.6 días. Los adultos tuvieron un promedio de vida de 28.3 días para las hembras ($n=46$) y de 14 para los machos ($n=8$).

Aunque los registros de parasitismo y depredación son escasos, entre sus enemigos naturales destacan una especie no determinada de Ichneumonidae y diferentes especies de arañas.

Se encontraron diferencias morfológicas significativas entre el tamaño

de las hembras, así como también diferencias de tamaño entre machos y hembras, siendo mayores las diferencias encontradas entre las primeras las cuales no tienen relación con su posición jerárquica.

El ciclo anual de las colonias tiene una duración aproximada de 5 meses de crecimiento y desarrollo durante la temporada lluviosa y 7 meses de mantenimiento en algunas colonias durante la sequía; en este último período su actividad es muy baja. Con el inicio de la temporada de lluvias, comienza también el período de crecimiento y reproducción de las colonias, aunque su actividad también puede incrementarse con las lluvias extemporáneas en otro ciclo de anidación. Al inicio del período de lluvias los nidos fueron iniciados por hembras solitarias y posteriormente, por grupos de dos a seis hembras. No se registró un período de estivación en las hembras.

Aparte de la información anterior, varios autores han aportado también datos sobre algunos otros aspectos de *M. immarginatus*. Estudios recientes realizados por Queller *et al.* (1992) y Strassmann *et al.* (1989), mostraron por medio de electroforesis de proteínas, que en nidos de esta especie colectadas en Yucatán, los individuos dentro de la colonia presentaron un alto grado de parentesco (de 0.76). Este valor se ajusta casi perfectamente al grado de parentesco entre hermanas en himenópteros y a lo esperado en nidos fundados por grupos de hermanas, de acuerdo a la teoría de selección de parentesco de Hamilton (1964)

Por otra parte, Rau (1940), como resultado de sus observaciones realizadas en México reportó 15 nidos en su fase de preemergencia, de los cuales seis fueron fundados por una reina y nueve por dos a 10 hembras. En un reporte sin fecha, D. Windsor dio a conocer el resultado de sus estudios con avispas polísticas en selvas bajas tropicales de Costa Rica, registrando patrones similares de fundación en

las colonias de *M. immarginatus*. En dicho sitio, al igual que en Chamela, la primera lluvia que marca el fin de la sequía parece ser la señal para el inicio de un nuevo período de anidación, pero a diferencia de Chamela sólo 80% de los nidos fueron establecidos por hembras solitarias. Después de la etapa inicial, los nidos fueron fundados por grupos de hembras y en menor proporción por una sola. En Guanacaste se observaron hembras que frotaban su abdomen sobre la superficie de hojas al momento de salir del nido durante el inicio de una colonia (O'Donnell 1992).

Por último, otros estudios también realizados en Costa Rica (Gorton 1978; Starr 1988; Windsor 1972), reportan que la mayoría de los nidos de *M. immarginatus* fueron construidos en la vecindad de las colonias de *Polybia occidentalis*. En contraste, en el área de Chamela sólo algunas colonias de *M. immarginatus* se establecieron cerca de colonias de esas avispas (Rodríguez-Palafox 1989). Rau (1940, 1943), en sus estudios sobre las avispas en México, no encontró asociación alguna entre estas dos especies.

Objetivos e Hipótesis

El presente trabajo tiene como objetivo contribuir al conocimiento del comportamiento de anidación de las avispas primitivamente eusociales, mediante el estudio de una especie del género *Mischocyttarus*. El estudio se enfoca principalmente a investigar cómo se lleva a cabo la fundación de las colonias de *M. immarginatus* Richards, en un sitio tropical estacional.

En particular se intentó responder a las siguientes preguntas:

1.- ¿Son las hembras que permanecen en las colonias de la época seca las mismas que fundarán las colonias al inicio de la temporada de lluvias?

2.- Una vez establecidas las primeras colonias al inicio de la temporada lluviosa ¿Son las hembras de la primera progenie de estas colonias las que integran los grupos de hembras que fundarán colonias posteriores?

3.- ¿Existen diferencias conductuales, de condición reproductiva y/o morfológicas entre las hembras de los grupos fundadores?

Con base en las preguntas que fueron planteadas, las hipótesis a probar son la siguientes:

1.- Las hembras que establecen colonias al inicio de la temporada lluviosa son hembras que provienen de los nidos que permanecen "activos" durante la temporada seca.

2.- Los grupos de hembras fundadoras están conformados por individuos de la primera generación de los nidos fundados al inicio de la temporada lluviosa.

3.- Las hembras que conforman un grupo fundador, muestran diferencias conductuales, diferencias en su condición reproductiva y también presentan diferencias morfológicas entre ellas.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El sitio de estudio se localiza en los terrenos de la Estación de Biología Chamela, del Instituto de Biología de la UNAM y que actualmente forma parte de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. La Estación se encuentra ubicada en la costa suroeste del estado de Jalisco y comprende un área de 1600 hectáreas; sus coordenadas geográficas son: 19°30' N y 105°03' O. Presenta una altitud que oscila entre 10 y 580 m, aunque la mayor parte no sobrepasa los 150 m (Bullock 1988; Figura 1).

Clima.- El clima de la región corresponde al más seco de los cálido-subhúmedos, con lluvias en verano (Bullock 1986) y es influenciado por la ocurrencia de ciclones tropicales que provocan una gran variación en la precipitación anual (García-Oliva *et al.* 1991). La precipitación promedio anual fue de 707 mm (1977-1988), con cerca de 53 días de lluvia por año. Durante dicho período, 84% de la precipitación total anual estuvo concentrada entre principios de julio y los primeros días de noviembre, con alrededor de cuatro meses de lluvias. Esta dinámica en la precipitación provoca dos épocas muy marcadas: la de lluvias de julio a noviembre, y la de secas de diciembre a junio (Bullock 1986). La temperatura fluctúa poco a lo largo del año con un promedio anual de 24.9°C y una temperatura mínima y máxima promedio mensual de 15.9° y 32.2°C, respectivamente. La mayor variación la presenta la temperatura mínima, de manera que ésta define mejor la estacionalidad (Bullock 1986, 1988).

Vegetación.- El tipo de vegetación dominante de Chamela lo constituye la selva baja caducifolia o bosque tropical caducifolio, encontrándose también manchones de selva mediana subperennifolia (Lott 1985, 1993). La selva baja se localiza en los lomeríos con suelos más someros, mientras que la selva mediana a lo

largo de los arroyos y en lugares protegidos sobre suelos profundos (Lott *et al.* 1987). La selva baja es marcadamente estacional y muy seca, caracterizándose por la pérdida total de follaje durante la época de sequía. En esta época queda solamente con follaje la vegetación de las cañadas y arroyos, que son los lugares más húmedos y con selva mediana. La riqueza florística de Chamela es alta. Se conocen alrededor de 779 especies (107 familias) de plantas vasculares (Lott 1985) en la Estación, que se incrementan a 1120 (124 familias) al incluirse áreas circunvecinas (Lott 1993). Las familias más diversas son Leguminosae y Euphorbiaceae, seguidas por Asteraceae, Convolvulaceae, Rubiaceae, Bromeliaceae, Malvaceae y Acanthaceae.

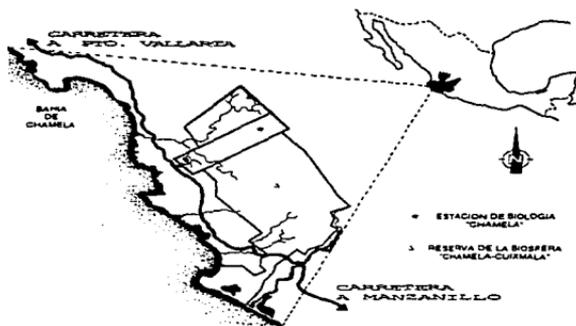


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó en su totalidad dentro del área de las instalaciones de la Estación. Ahí se localiza uno de los sitios más grandes de anidación de *M. immarginatus* de la región (Rodríguez-Palafox 1989), del cual se tiene información biológica básica. El trabajo de campo comprendió el período del 23 de mayo al 18 de diciembre de 1990.

Para tratar de responder a las preguntas formuladas fue necesario seguir una metodología particular en cada caso. Sin embargo, las tres preguntas implicaron el desarrollo de técnicas comunes. Dado lo anterior, la explicación de la metodología fue dividida en dos partes para hacerla más sucinta y clara. La primera incluye la descripción de las técnicas comunes (metodología general) y la segunda, la metodología particular seguida para cada pregunta (metodología particular).

1.- Metodología general

Marcado de adultos

El marcado fue realizado al atardecer (18:00-21:00 hrs.) o muy temprano (06:30-08:30 hrs.) por la mañana, porque en ese momento las avispas están inactivas y la mayoría se encuentran en el nido. Es importante mencionar que no se utilizó ningún agente anestésico durante la manipulación de las avispas adultas, procurando con ello, no afectar su comportamiento posterior.

El marcado se realizó de la siguiente manera:

- a) Se colocó una bolsa de plástico sobre el nido y se extrajeron todos los individuos presentes.
- b) Cada individuo fue colocado en una "camilla" de hule espuma y se sujetó con

un hilo elástico de la parte media, entre el tórax y el abdomen de tal manera que quedaron inmobilizados y con el mesonoto expuesto.

c) El tórax fue pintado con corrector líquido blanco no soluble en agua.

d) Sobre el área pintada de blanco se marcó un número con un plumón indeleble de punto fino. Se utilizaron diferentes colores y una numeración progresiva para una fácil y rápida identificación individual. En la numeración se omitió el número 7 con el fin de evitar confundirlo con el número 1 o con el 3, dado su parecido y tamaño tan pequeño.

e) Una vez marcados, los individuos fueron devueltos a la bolsa de plástico hasta terminar con todos los individuos de la colonia. Posteriormente, la bolsa que contenía a los individuos era nuevamente colocada sobre el nido hasta que todas las avispas regresaban a él.

Se utilizó este tipo de marcado porque las pruebas previas mostraron que las marcas eran seguras (Rodríguez-Palafox 1989), además de que este método permitía marcar a un número grande de individuos. Se ensayaron otras técnicas de marcado de insectos (Walker y Wineriter 1980) como la colocación de una etiqueta o la utilización de pintura para aeromodelismo. La primera, presentó el problema de que algunas de las etiquetas eran demasiado grandes para las avispas y les impedía volar; la segunda, no tenía buena adhesión sobre el tórax de las avispas, además de que éstas la removían fácilmente con sus patas y no era posible una identificación rápida e individual.

Observaciones del comportamiento

El comportamiento mostrado por los integrantes del nido fue seguido de manera individual. Los individuos fueron observados hasta conocer la posición de

dominancia de cada hembra en la colonia, registrando los comportamientos mediante una grabadora magnetofónica. Se hizo énfasis en aquellos comportamientos involucrados con conductas dominantes como la agresividad, sollicitación de alimento, oviposición y permanencia en el nido, así como en aquellos involucrados con conductas subordinadas como la sumisión ante una agresión, el proporcionar alimento, salir del nido y forrajear por fibra y alimento. Para inducir la oviposición se romovieron algunos huevos dejando la celda vacía. Con los resultados obtenidos, se construyó un etograma y se registró la frecuencia de cada comportamiento por individuo. Por último, se correlacionó el comportamiento mostrado por cada individuo con el tamaño de sus ovarios y el tamaño corporal.

Disección de los ovarios

Para este proceso las avispas fueron colectadas y sacrificadas en una cámara letal con acetato de etilo. En el laboratorio, a cada avispa se le cortó la parte inferior y lateral de su abdomen con la ayuda de unas tijeras finas de disección, dejando al descubierto sus órganos internos según el método de West-Eberhard (1975a). Éstos fueron extraídos y colocados en una caja de Petri con fondo de parafina negro que contenía una solución salina, con el fin de limpiarlos y dejar expuestos los ovarios. Posteriormente, se procedió a contar el número de huevos por ovario, se midieron los 3 huevos de mayor tamaño y se observó el contenido de la espermateca. En esta última se constató el contenido de esperma por la presencia de una "perla" brillante en su interior; cuando esta "perla" no se apreciaba muy brillante y había dudas del contenido de esperma viable, se constató el contenido de esperma en el microscopio compuesto.

Se observaron también el color y la cantidad del contenido graso en la

cavidad abdominal y se registró el tamaño y el color de la banda basal del segundo terguito abdominal, lo anterior con el propósito de tener alguna referencia sobre la edad de los individuos.

Las disecciones y mediciones se realizaron con ayuda de un microscopio estereoscópico con reglilla. En algunos casos se corroboró el contenido de esperma disectando la espermateca, colocándola entre un portaobjetos y un cubreobjetos con una gota de solución salina y observándola bajo el microscopio compuesto.

Medición del tamaño corporal

Este parámetro se estimó con la longitud del ala derecha de todos los individuos estudiados. La longitud alar es un buen indicador del tamaño general (West-Eberhard 1975a), ya que está altamente correlacionada con otras medidas somáticas como la longitud corporal total (Haggard y Gamboa 1980).

2.- Metodología particular

Para conocer si las hembras que fueron encontradas durante la época seca son las mismas que fundan las colonias al inicio de la época lluviosa, se marcaron y registraron todos los nidos que se encontraban activos al final de la época de sequía en las instalaciones de la Estación. Todos los individuos presentes en los nidos localizados en actividad en las instalaciones de la Estación fueron marcados. Para determinar indirectamente la condición reproductiva de las hembras activas durante dicho período, se localizaron y realizaron observaciones del comportamiento de los individuos de 10 colonias localizadas fuera del área de las instalaciones. Posteriormente, fueron colectados, sus ovarios fueron disectados y se midió su tamaño corporal. Se revisaron todos los nuevos nidos fundados al inicio de la época

de lluvias en busca de individuos marcados que fueran de colonias de la temporada de sequía anterior. Todos los individuos que se encontraron fundando nuevas colonias al inicio de la temporada de lluvias fueron marcados. Además, se colectaron las hembras de 10 de estas nuevas colonias y se disectaron obteniendo su tamaño corporal.

Para saber si la primera progenie de las hembras que se establecen al inicio de la temporada lluviosa son las mismas que fundan las colonias posteriores, se realizó un marcado intenso de los individuos que emergieron en la primera generación de estas colonias. En tres de estas colonias se registró el comportamiento de los individuos que emergieron en la primera generación, esperando encontrar posibles hembras fundadoras que mostraran comportamientos relacionados con dominancia. Finalmente, se realizó la búsqueda de individuos marcados de la primera generación, en las nuevas fundaciones de nidos conformadas por grupos de hembras.

Con la finalidad de conocer si existían diferencias conductuales, de condición reproductiva o morfológicas dentro de los grupos de hembras fundadoras, se marcaron los individuos que se encontraron conformando ocho grupos fundadores. Así mismo, se hicieron observaciones del comportamiento de los adultos de dichos grupos fundadores y una vez registrado su comportamiento, se colectaron los individuos, se disectaron sus ovarios y se determinó su tamaño corporal.

3.- Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos empleados fueron realizados con el programa StatView 4.0 en una computadora Macintosh IIsx y se realizaron las siguientes pruebas:

a) Mediante una prueba de X^2 de heterogeneidad, fue comparado el tamaño de los grupos fundadores en diferentes meses del año, con el objeto de conocer si existían diferencias en el tamaño de los grupos respecto al tiempo.

b) Utilizando una prueba t-student, fue comparado el tamaño de los ovarios entre las hembras fundadoras solitarias y las reinas que integraron los grupos fundadores.

c) Con una prueba t-student, fue determinado si existían diferencias en el tamaño de los ovarios y el tamaño corporal entre las hembras de los grupos fundadores.

d) Aplicando la prueba de Kruskal-Wallis análoga a SNK (Newman-Keuls) (Zar 1974), se hicieron comparaciones múltiples del tamaño corporal entre individuos de diferentes épocas del año. Se utilizaron cuatro grupos de hembras. Las hembras que fundaron solas al inicio de las lluvias (fundadoras solitarias), las reinas de los grupos fundadores (fundadoras en grupos), los individuos potencialmente reproductivos de las colonias "activas" de la temporada seca (fundadoras potenciales presentes durante sequía) y las hembras provenientes de las colonias del ciclo anterior y producidas al final del mismo, cuando son producidos los reproductores (reproductores de septiembre).

e) Mediante un análisis de correlación de rangos de Spearman, se correlacionaron cada uno los comportamientos mostrados por las hembras que conformaron un grupo fundador, con el desarrollo de sus ovarios. Además, con este mismo análisis fue correlacionado el tamaño de la banda del segundo terguito abdominal con la edad de las avispa adultas.

RESULTADOS

Durante el período de observaciones fueron estudiados un total de 278 nidos. De éstos, 98 correspondieron a colonias de la temporada de anidación anterior entre los cuales se encontraban 35 colonias activas y 63 abandonadas; 146 correspondieron a los registros de nuevas fundaciones y el resto a colonias que fueron utilizadas con diversos propósitos.

De un total de 3718 individuos marcados, 2996 fueron hembras y 722 fueron machos.

1.- Colonias de la temporada seca

Se registraron 25 colonias que se encontraron activas en el área de las instalaciones de la Estación durante la temporada seca (23 de mayo a 4 de junio) de las que se marcó un total de 51 individuos.

De 10 colonias localizadas fuera del área de las instalaciones, se colectaron y disectaron los ovarios de 37 hembras. 25 presentaron ovarios con cierto grado de desarrollo, encontrándose en todos ellos de 3 a 4 oocitos maduros con el tamaño suficiente para ser ovipositados (el tamaño de oocitos en los ovarios fue de $\bar{x}=1.72$, d.s.=0.384, n=26 y el de huevos ovipositados, $\bar{x}=1.61$, d.s.=0.159, n=31). Sin embargo, en estos casos los ovarios se apreciaban muy frágiles y deteriorados: los oocitos presentaron una apariencia como de estar desmoronándose o estaban opacos con algunas partes amarillentas. En todos los casos se observaron cuerpos grasos amarillos entre los oocitos y particularmente en la base de los ovarios. En 17 (46%) de las hembras se encontró esperma en su espermateca, en 11 no se observó ninguna perla y en 9 no se encontró la espermateca. En los 17 casos donde se

encontró esperma, éste se apreciaba como una perla ligeramente opaca y poco densa. En cambio, el contenido graso de la cavidad abdominal de las hembras con ovarios más desarrollados (probables reinas) fue abundante y amarillento

La apariencia de la banda de la base del segundo terguito abdominal fue variable, algunas la presentaban gruesa y oscura, otras delgada oscura, gruesa no muy oscura, etc. y dado que no estaba bien definida, no fue posible medirla para tener un parámetro más preciso que nos permitiera hacer inferencias sobre la edad. El tamaño promedio del ala derecha de 37 hembras fue de 10.67 mm (d.s.=1.24, e.s.=0.203).

El comportamiento estudiado en una colonia (Figura 2), mostró que solamente una hembra (19) ejecutó la mayor parte (65.3%) de los comportamientos agresivos, las hembras que mostraron el segundo (14), tercero (15) y cuarto (16) lugar sólo ejecutaron el 9.3, 8 y 6.7% respectivamente de las agresiones.

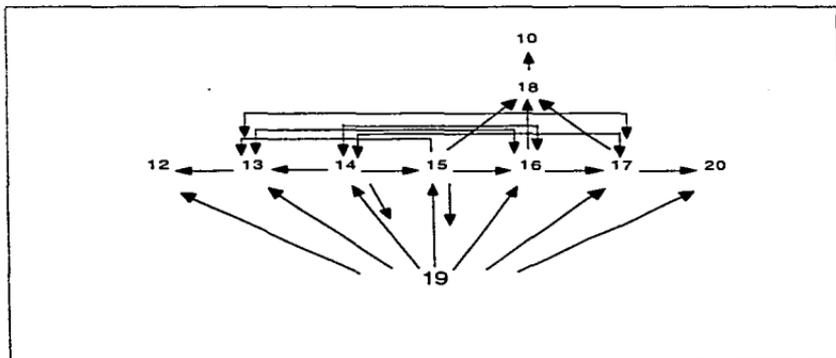


Figura 2. Esquema de las interacciones agresivas entre las hembras de una colonia durante la temporada seca. La dirección de las flechas indica hacia quién es dirigida la agresión.

El tamaño de los ovarios de las hembras 19, 15 y 17 estuvieron más desarrollados, presentando 4 oocitos maduros, en el resto, estuvieron también desarrollados, pero con sólo 3 oocitos maduros. En las hembras 17, 12 y 10 se encontró esperma en su espermateca; en la hembra 19 no se pudo encontrar la espermateca y en el resto de las hembras no se observó esperma.

Estos resultados indican que las colonias que permanecieron durante la sequía contenían hembras con capacidad reproductiva y entre éstas se encontraron diferentes niveles jerárquicos. Estos hallazgos mostraron que durante ese tiempo había hembras capaces de reproducirse y por lo tanto con posibilidades de fundar una nueva colonia al inicio de la temporada lluviosa.

De los individuos marcados durante la temporada de sequía, ninguno fue encontrado fundando alguna colonia durante el inicio de la temporada de lluvias. Sin embargo, 6 de éstas colonias lograron llegar a la siguiente temporada de lluvias y continuaron e incrementaron su crecimiento.

2.- Fundación de colonias

Durante el ciclo de anidación se registró el establecimiento de 146 colonias, todas ellas localizadas sobre los edificios de la Estación y ninguno asociado con *Polybia occidentalis*. El período de fundación de las colonias de *M. immarginatus* en la región de Chamela aparentemente estuvo estrechamente ligado con la precipitación. Un día después de que ocurrió la primera tormenta, se observaron hembras posadas sobre las paredes en busca de sitios propicios para anidar. Posteriormente, se registró el inicio de la construcción de nidos.

La fundación de las colonias se caracterizó por presentar dos formas de inicio de los nidos:

A) Nidos iniciados por una hembra

B) Nidos iniciados por dos o más hembras

A) Nidos iniciados por una hembra

Todas las fundaciones iniciadas por una sola hembra ($n=76$) fueron registradas entre el 4 de junio al 9 de julio; en ningún otro momento del ciclo de anidación se registró este tipo de fundación. El inicio de las primeras colonias fue observado un día después de que ocurriera la primera llovizna, la que sucedió la noche del tres de junio y que no alcanzó a registrarse en el pluviómetro. Esta llovizna parece que actuó como una señal que indicó a las avispas el tiempo propicio para iniciar la construcción de nuevos nidos. Posteriormente, se registró un milímetro de precipitación el día 9 y después hasta el día 11 se registraron 32.2 mm de precipitación. A partir de este momento, cuando ocurrió una lluvia de mayor magnitud fue cuando se registró la mayor cantidad de colonias fundadas por hembras solitarias. Este tipo de fundación constituyó el primer período dentro del ciclo y como se observa en la figura 3, coincidió con el inicio de la temporada de lluvias.

Un análisis detallado de este período (Figura 3) muestra que en la primer quincena del mes de junio ocurrió la primera lluvia y durante ese tiempo se registró el inicio de 19 nidos. En la segunda quincena de junio ocurrió el valor máximo en la precipitación y también la mayor cantidad de fundaciones, registrándose 41. Para la primer quincena de julio la precipitación bajó considerablemente y sólo se registraron 16 fundaciones.

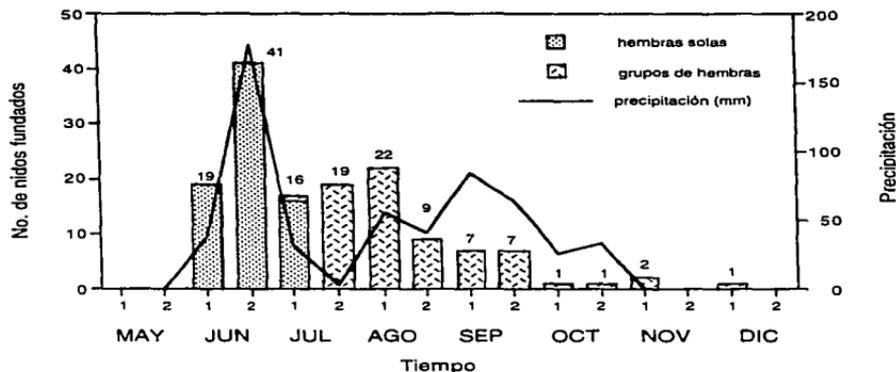


Figura 3. Frecuencia de nidos fundados por hembras solas y por grupos de hembras durante el periodo de anidación.

En la figura 3 se puede observar que de la primer quincena de julio a la primera de agosto, la precipitación fue casi nula. Este fenómeno conocido como canícula, no siempre se presenta en la región de Chamela (Bullock 1986). Durante este lapso, fue cuando terminaron las fundaciones por hembras solitarias y se dio inicio a las fundaciones múltiples. Como podemos observar, únicamente al inicio de la época de lluvias se registraron las fundaciones de colonias por hembras solitarias.

Durante la fase de preemergencia, siempre se observó en estas colonias a una sola hembra, es decir, desde el inicio del nido hasta la emergencia de los primeros adultos (tiempo estimado 31 días). No siempre se constató que fuera la misma hembra la que inicialmente fundó el nido. De las 76 colonias iniciadas por

hembras solitarias, durante la fase de pre-emergencia se encontró que en 13.2% (10) de los casos, había desaparecido la hembra que inició el nido y se encontró en su lugar a otra hembra distinta, lo cual sugiere que la hembra fundadora fue desplazada por otra hembra.

El período de anidación por hembras solitarias parece estar muy ligado a la canícula, ya que éstas finalizaron al inicio de este fenómeno y por otro lado se marcó el comienzo de las fundaciones de colonias por grupos de hembras.

Comportamiento de la primera generación

La emergencia de la primera generación de las colonias fundadas por hembras solitarias ocurrió entre el 5 y el 23 de julio. En 51 de estas colonias, se marcó un total de 238 individuos que emergieron en la primera generación, de ellos, 207 fueron hembras y 31 machos, estos últimos provinieron de solamente 18 colonias. El número promedio de individuos que emergió por colonia fue de 4.7. Ninguno de estos individuos fue encontrado fundando otro nido, ya fuera sólo o asociado con algún otro grupo fundador. Se estudio el comportamiento de los individuos que emergieron de tres colonias y se encontró que presentaron una conducta típica de obrera, ya que realizaron las actividades de forrajeo, alimentación de la cría y fueron los individuos sumisos ante las agresiones de la fundadora, estableciéndose una jerarquía lineal entre ellos. La hembra fundadora desempeñó el papel de reina y fue la única que llevó a cabo toda la actividad reproductiva durante la etapa del desarrollo del nido; además fue la única que frotó su abdomen sobre la superficie inferior de las celdas. Por otro lado, fue la hembra que mostró entre 60 y 70% de los comportamientos involucrados con dominancia: agresión, solicitud de alimento y la que no llevó a cabo actividades de forrajeo por alimento. El porcentaje restante se distribuyó entre

las demás hembras, siendo mayor en la que ocupó el segundo lugar en la jerarquía después de la fundadora y así sucesivamente hasta la cuarta hembra. Estos comportamientos fueron agresivos y dirigidos hacia las hembras del siguiente rango, la segunda a la tercera y la tercera a las siguientes. Estas hembras, que de acuerdo al comportamiento mostrado fueron situadas en segunda y tercera posición de la jerarquía, fueron las que más frecuentemente salieron y forrajearon, ejecutando 45% y 39% de los viajes respectivamente. El resto de las hembras ejecutaron escasos comportamientos y éstos estuvieron involucrados principalmente con el forrajeo o la construcción de celdas. Las hembras que ocuparon la segunda y tercera posición en la jerarquía fueron las primeras que emergieron, la cuarta en el rango emergió después y finalmente las de más bajo rango fueron las más jóvenes.

B) Nidos iniciados por dos o más hembras.

Se registraron 70 colonias iniciadas por grupos de dos o más hembras. Los nidos fundados por más de una hembra fueron registrados después de aquellos fundados por hembras solas entre el 10 julio y 6 de diciembre.

El tamaño del grupo fundador varió de 2 a 13 hembras por cada asociación, observándose una tendencia hacia tamaño de grupo reducidos, conforme el tamaño del grupo incrementa el número de fundaciones disminuye, como se observa en la figura 4. El modo más frecuente fue de 2 y 3 hembras por cada grupo y representó el 39%, en segundo término encontramos los de 4 y 5 hembras con 26% y en tercero los de 6 y 7 con 17%; asociaciones con mayor número de hembras representaron en conjunto apenas 19%, los de 8 y 9 hembras 10%, de 10 y 11, 6% y finalmente de 12 y 13, 3%.

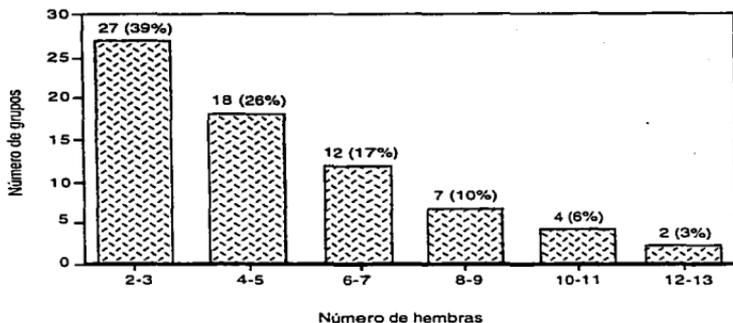


Figura 4. Frecuencia y porcentaje del tamaño de los grupos fundadores.

Se encontró que no existen diferencias significativas entre el tamaño de los grupos fundadores en los meses de julio, agosto y septiembre ($\chi^2=4.168$, $P=0.6540$, $g.l.=6$).

En el caso de las asociaciones con mayor número de hembras, se observó que la mayoría de ellos se fisieron un poco después de haberse iniciado la colonia, lo que en realidad resultó al final en un grupo fundador con pocas hembras. Lo anterior, ocurrió generalmente cuando hubo más de una hembra en el grupo fundador con una posición de dominancia en la jerarquía más alta. Esto dio como resultado disputas muy fuertes entre estas hembras y la fisión del grupo, quedando cada hembra con un grupo de hembras cofundadoras.

Frotamiento del abdomen fuera del nido

Durante las fundaciones múltiples, se observó que algunas avispas frotaban su abdomen sobre la superficie superior de hojas de plantas vecinas al sitio del establecimiento de la nueva colonia. Estas hojas estaban situadas en las ramas externas terminales y más altas de las plantas. Este comportamiento es similar al descrito para otras especies de avispas (Naumann 1975; Litte 1981; O'Donnell 1992). Durante este comportamiento, las avispas se posaban sobre las hojas, presionaban la parte ventral de su abdomen contra la superficie y lo frotaban por unos segundos moviéndolo vigorosamente de un lado a otro. Se observaron cuatro modalidades de este comportamiento: 1) la avispa volaba del nido a la hoja, frotándola y regresando inmediatamente al nido, 2) la hembra volaba del nido a la hoja, continuaba frotando otras hojas, pero sin regresar al nido 3) la avispa volaba del nido a la hoja, regresaba al nido, volvía a la misma hoja a frotar su abdomen y luego regresaba al nido otra vez y por último, 4) durante su regreso al nido y antes de llegar éste frotaba la hoja, esto último fue observado solamente en una ocasión.

El día 12 de septiembre, se registró la fundación 210 y se marcaron dos avispas (173 y 174). El día 13 en la fundación 209 se marcaron 6 avispas (172, 184, 185, 186, 187 y 188). Al día siguiente una más (195) en la fundación 209 y se observó que tres de las hembras de esa fundación y marcadas el día anterior (172, 187 y 188) se habían separado y se encontraban fundando un nuevo nido, el 212 a las que se unieron 4 hembras más (189, 191, 192 y 193). El día 15 se observó que la avispa 186 se encontraba fundando el nido 213. Todas estas fundaciones eran vecinas y se presentaron en un área de alrededor de cinco metros. El día 14 se observó que cinco sitios fuera del nido fueron frotados por las avispas, aunque este dato no fue cuantificado.

El día 15 se realizaron observaciones entre las 09:39 y las 14:02 hrs. (4.23 hrs.) y se obtuvo lo siguiente. Solamente las hembras 173, 184 y 188 frotaron su abdomen. La hembra 173 ejecutó en sólo dos ocasiones la modalidad 1. El individuo 184 realizó este comportamiento en 10 ocasiones y mostró las modalidades 1, 2 y 3, siendo la modalidad 2 la más frecuente (70%), frotando hasta 6 sitios en una salida y solamente la hembra 188 ejecutó en 8 ocasiones las cuatro modalidades, teniendo la misma frecuencia (40%) la modalidad 2 y 3. Un dato relevante es que la hembra 173 sólo frotó 2 sitios, la 184 visitó 8 y el individuo 188 cinco, siendo en total 15 sitios frotados, cuatro de ellos fueron exclusivos de 184 y uno de 173; 188 y 184 frotaron el mismo sitio en cuatro ocasiones, mientras que los individuos 188 y 173 en sólo una. Una sola hembra marcada en la fundación 210, se posó y tocó con las antenas los sitios frotados por las hembras 184 y 173, sin frotar su abdomen.

Todas las plantas estaban situadas enfrente de los sitios de anidación registrados y ocuparon un área de 20 m² aproximadamente y una altura de hasta 5 m.

Analizando el comportamiento en el nido, encontramos que las hembras 173, 184 y 188 fueron los individuos caracterizados como reinas ya que fueron las únicas que ovipositaron, que más agredieron y solicitaron y frotaron su abdomen sobre la superficie del nido.

En otras colonias, se observó también durante la fase de post-emergencia, que algunas avispas salieron del nido y visitaron y frotaron varios sitios hasta llegar a fundar un nuevo nido a unos 8 m de distancia del nido original; durante ese momento estuvieron haciendo visitas entre su nido original y el nuevo. Esto también fue observado en colonias con conflictos internos en donde podía observarse un gran movimiento de sus individuos que incluían peleas con la consecuente migración de un grupo y el establecimiento de una nueva colonia.

Este fenómeno también ocurrió cuando una colonia fue atacada por la hormiga *Eciton burchelli*. En el momento del ataque los adultos salieron del nido y las hormigas depredaron toda las crías dejando el nido con las celdas completamente vacías. Después del ataque y de que las hormigas se retiraron, la mayoría de las avispas regresaron, efectuándose entonces muchas peleas entre ellas. Posteriormente, se dividió la colonia y se formaron pequeños grupos que buscaron nuevos sitios para restablecer otra colonia. Cuando las avispas salían del nido se detenían sobre la vegetación circundante y frotaban su abdomen en diferentes sitios hasta llegar al lugar donde establecerían su nueva colonia. Los nuevos nidos generalmente se establecieron en la vecindad del primero. Estas avispas realizaron visitas entre su nido original y el nuevo nido y cada vez que lo hicieron tocaron con sus antenas y frotaron su abdomen en los mismos lugares donde lo habían hecho antes, siguiendo la ruta marcada. Se localizaron siete fundaciones, una de ellas hasta aproximadamente 20 m de distancia, pero muchas de las avispas que pertenecían a esta colonia, no fueron encontradas.

3.- Estrategias durante la fundación

Esta especie presentó diversas estrategias que le permitieron el establecimiento de una colonia.

En primer término y en el caso de los nidos establecidos por hembras solas, encontramos que una de las estrategias A) fue la de desplazar a la hembra fundadora, usurpando un nido ya establecido previo a la emergencia de la primera generación, con lo cual la hembra que "robó" obtuvo un nido con cría.

En el caso de las colonias iniciadas por grupos de hembras, encontramos diversas estrategias durante el momento de la fundación, las cuales involucraron

movimientos o flujo de los individuos que conformaron un grupo, entre los que podemos mencionar las siguientes (Figura 5):

B) Fisión del grupo fundador: del grupo fundador inicial se separó un grupo de hembras y estableció una nueva fundación.

C) Abandono del nido y fusión con otros grupos ya establecidos: cada grupo que se separó se unió a otro grupo; el nido original fue reocupado por un nuevo grupo fundador.

D) Hembras que provinieron de una colonia y realizaron visitas entre su nido original y su fundación. No hubo abandono de hembras del grupo fundador inicial.

E) Adición de hembras no marcadas a la fundación ya establecida, sin salida de individuos del grupo inicial.

Por último, la estrategia presentada al final de la temporada de lluvias, consistió en que, F) algunas colonias durante la época de sequía se mantuvieran. Sólo algunas de estas colonias lograron llegar a la siguiente temporada y continuar su crecimiento y reproducción. Esta última estrategia parece estar muy ligada a las condiciones ambientales es decir, si la temporada de secas es muy larga, entonces es probable que muy pocas colonias logren pasar la sequía; en cambio si la temporada de lluvias se prolonga o es muy buena, entonces habrá recursos disponibles y quizás mayor número de colonias logren sobrevivir hasta la siguiente temporada.

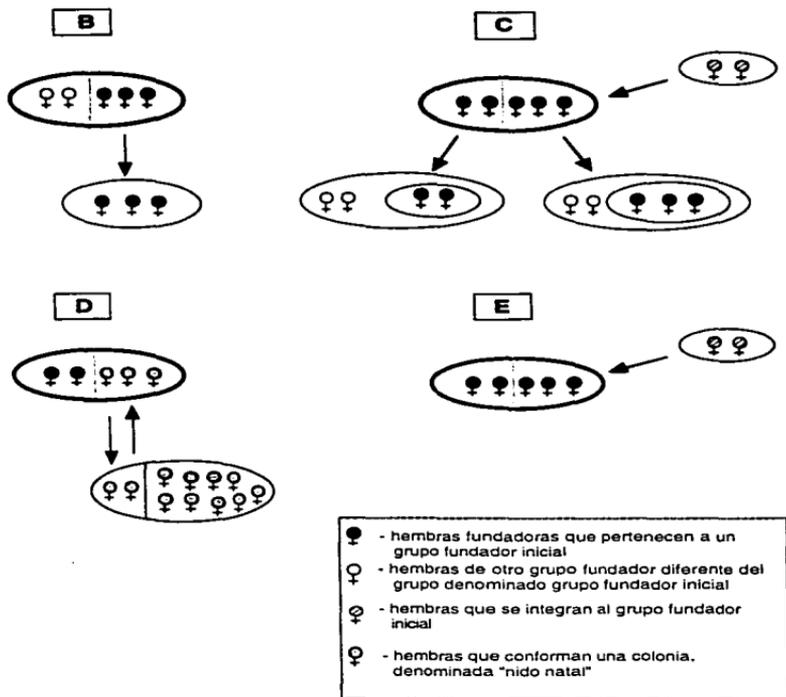


Figura 5. Estrategias B, C, D y E registradas durante la fundación de nidos por grupos de hembras.

4.- Tamaño corporal y condición reproductiva de las hembras fundadoras.

No se encontraron diferencias significativas (t pareada=0.274, g.l.=7, $P=0.792$) en el tamaño corporal (longitud de ala) entre las hembras que formaron un grupo y fundaron un nido, lo cual indica que no es posible identificar a las hembras de diferentes jerarquías dentro de un grupo fundador utilizando sólo este parámetro (Figura 6).

De manera comparativa, al realizar la disección de los ovarios de cada uno de los individuos que integraron el grupo fundador, encontramos que en conjunto, fue posible separar claramente dos grupos de hembras: un grupo formado por unas pocas hembras con ovarios bien desarrollados y otro, con la mayoría de ellas con ovarios poco desarrollados. El análisis estadístico mostró diferencias significativas (t pareada=9.7, g.l.=7, $P<0.0001$). El grupo de hembras con ovarios bien desarrollados correspondió a hembras dominantes que funcionan como reinas y que llevaban a cabo las actividades reproductivas; el resto de las hembras correspondieron a individuos con diversas jerarquías que involucraron principalmente comportamientos de obrera. En estos grupos, se puede observar que cada una de las hembras que presentaron ovarios desarrollados, correspondió a un sólo individuo en cada grupo fundador, lo que significa que para cada grupo se encontró una sola reina (Figura 6), con excepción de la fundación 190 donde se encontraron dos hembras con el mismo tamaño de los ovarios y puede suponerse que una de estas dos hembras abandonaría el nido posteriormente, como se ha mostrado en la figura 5.

Por otra parte, se realizó una comparación múltiple del tamaño corporal (longitud del ala) (Kruskal-Wallis, análoga a SNK) entre las hembras de diferentes épocas: fundadoras solitarias, fundadoras en grupos, fundadoras potenciales

presentes durante la sequía y reproductores de septiembre. Esta prueba ($H=18.649$, $P=0.0003$) mostró que existen diferencias altamente significativas respecto al tamaño de las hembras. Al realizar comparaciones múltiples se encontró que existen diferencias significativas ($P=0.05$) entre las hembras fundadoras solitarias y los reproductores producidos en septiembre, éstas últimas fueron diferentes respecto a las fundadoras potenciales de sequía y a las fundadoras de los grupos, entre las que tampoco se encontraron diferencias significativas (Figura 7).

Respecto al tamaño de los ovarios, se encontró que tanto las hembras que fundan solas como las reinas de los grupos, presentaron el mismo tamaño o desarrollo en sus ovarios ($t=0.489$, $g.l.=18$, $P=0.632$). Sin embargo, las hembras que fundaron solas presentaron ovarios más frágiles, con cuerpos grasos amarillos y pocas células nutritivas; el contenido de esperma se observó como una perla opaca y débil, pero su observación con el microscopio compuesto mostró espermatozoides viables. Las reinas de los grupos fundadores mostraron ovarios en buenas condiciones, con pocos cuerpos grasos, ligeramente amarillentos y con una perla en la espermateca brillante, densa y blanca; los huevos eran blanquecinos y densos y los ovarios presentaron gran cantidad de células nutritivas.

El tamaño y color de la banda de la base del segundo terguito abdominal, de todas las hembras fundadoras fue variable, lo cual no permitió conocer su procedencia de acuerdo a su edad. Para corroborarlo, se midió la banda abdominal de 15 hembras de edad conocida, con un rango de edad que varió desde recién emergida hasta 57 días. El análisis de correlación de rangos de Spearman, no mostró correspondencia alguna entre la edad y la anchura de la banda ($P=0.1479$). (Figura 8).

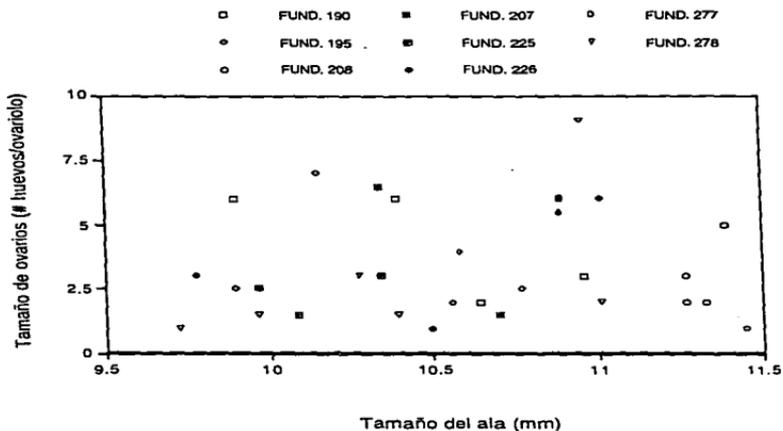


Figura 6. Tamaño corporal y desarrollo ovárico de hembras en 8 grupos fundadores

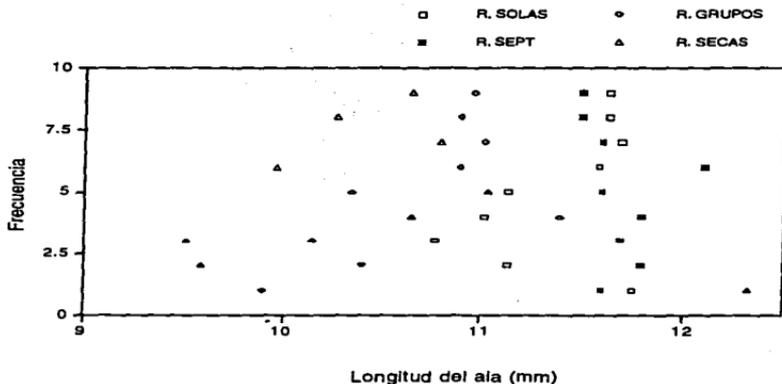


Figura 7. Tamaño de las reinas en diferentes épocas del año.

5.- Comportamiento durante la fundación

El comportamiento de las hembras que integraron tres de los grupos fundadores, registrado durante la fundación se esquematiza en las figuras 9, 10 y 11; cada figura corresponde a una fundación dada y dentro de las figuras, cada gráfica corresponde a un individuo. Las gráficas están ordenadas en orden descendente, tomando como

referencia para su ordenamiento, el tamaño de los ovarios. La hembra que tuvo los ovarios mejor desarrollados se ubicó en la primer sitio, aquella que tenía el siguiente tamaño de los ovarios se ubicó en la segunda posición y así sucesivamente. Para graficar estos datos, los ovarios más desarrollados se tomaron como el 100% de desarrollo y los siguientes son una proporción de éste; esta medida relativa es indicada en la primera barra de cada gráfica (A) y se indica con asterisco cuando se encontró esperma en la espermateca. En segundo lugar, observamos los comportamientos involucrados con dominancia: oviposición (B), agresión (C), sollicitación de alimento (D) y golpeteo de abdomen (E) y por último, los comportamientos involucrados con la conducta subordinada o de obreras: salida del nido (F) y forrajeo por alimento (G, H) y fibra (I). El número en cada gráfica, corresponde al número asignado a cada avispa y está enmarcado con un rectángulo cuando no fue posible coleccionar ese individuo. En la figura 12, están representadas las interacciones agresivas, en donde la dirección y el tamaño de la flecha indican la dirección de la agresión y en que proporción respectivamente.

En general, en todas las figuras solamente una hembra correspondiente a la representada en la primera gráfica, presentó el máximo desarrollo de los ovarios con esperma en su espermateca. Ésta fue la única hembra que ovipositó y fue la que mostró, casi únicamente, comportamientos involucrados con la dominancia, como la agresión y el golpeteo del abdomen. La segunda gráfica, representa a la hembra en segundo orden de acuerdo al tamaño de ovarios, también en todos los casos se encontró esperma en su espermateca y fue la segunda hembra en términos de mayor frecuencia de comportamientos de agresión y sollicitación. Por el contrario, las últimas gráficas corresponden a hembras que presentaron ovarios menos desarrollados y solamente en un caso se encontró que estaba inseminada.

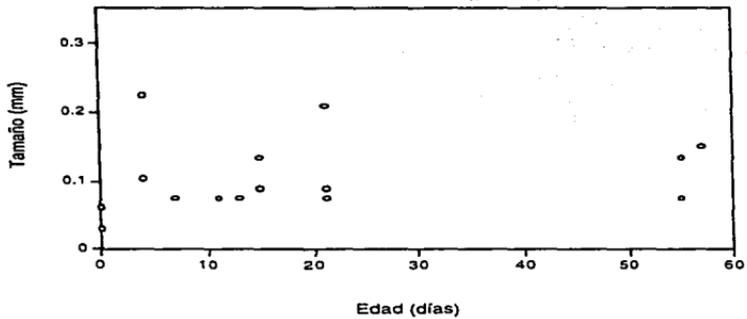
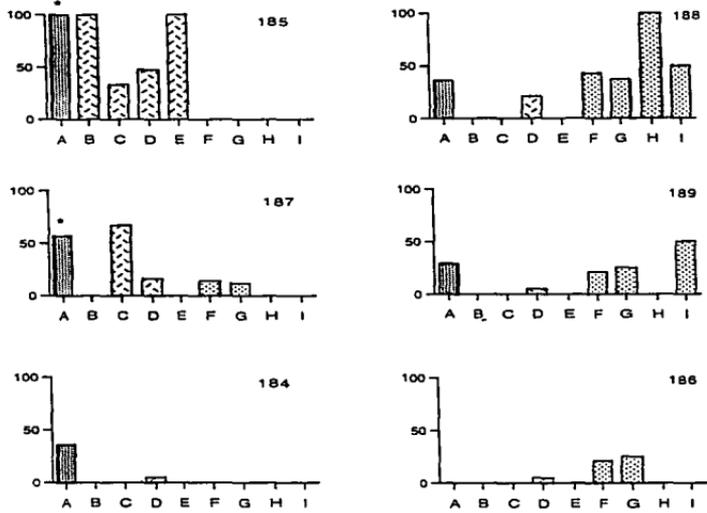


Figura 8. Tamaño de la banda del esternito de hembras de edad conocida.

Fundación 195



Comportamientos estudiados

Tamaño de ovarios
 Comp. dominantes
 Comp. subordinados

Figura 9. Comportamientos mostrados por las hembras de la fundación 195. A) tamaño relativo de los ovarios, B) oviposición, C) agresión, D) sollicitación, E) golpeteo del abdomen, F) salida, G) forrajeo por líquido, H) forrajeo por presas, I) forrajeo por fibra. *) presencia de esperma en la espermateca.

Fundación 208

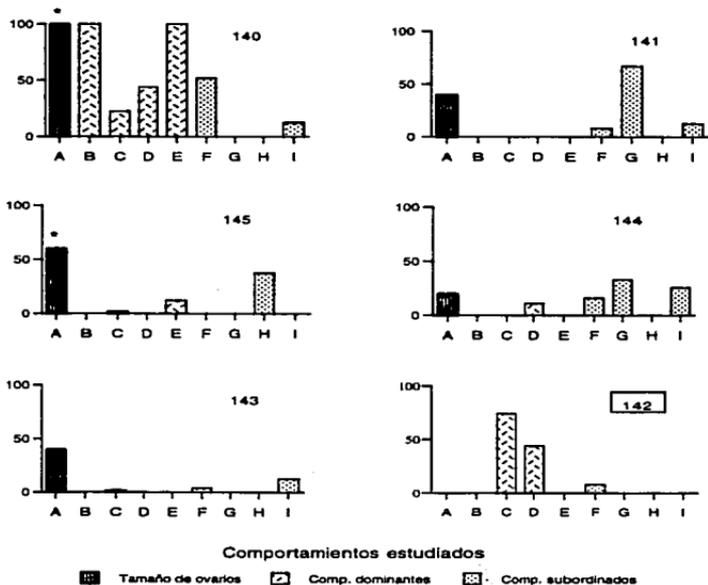


Figura 10. Comportamientos mostrados por las hembras de la fundación 208. A) tamaño relativo de los ovarios, B) oviposición, C) agresión, D) sollicitación, E) golpeteo del abdomen, F) salida, G) forrajeo por líquido, H) forrajeo por presas, I) forrajeo por fibra. *) presencia de espermataca.

Fundación 225

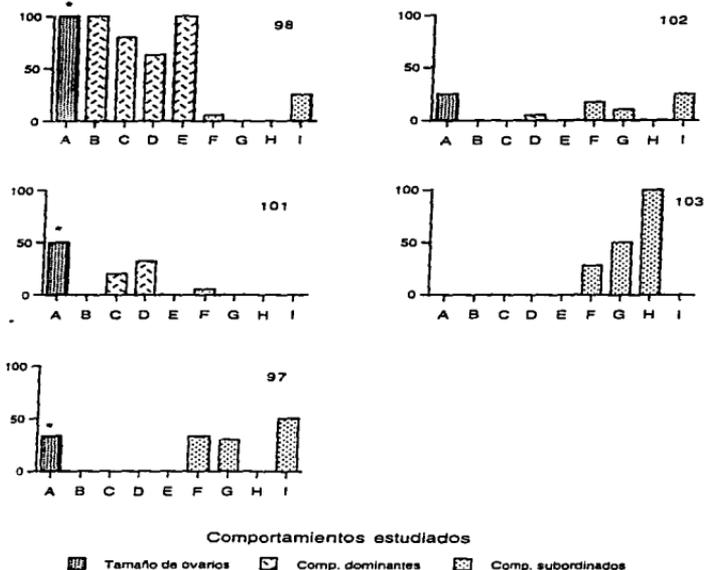
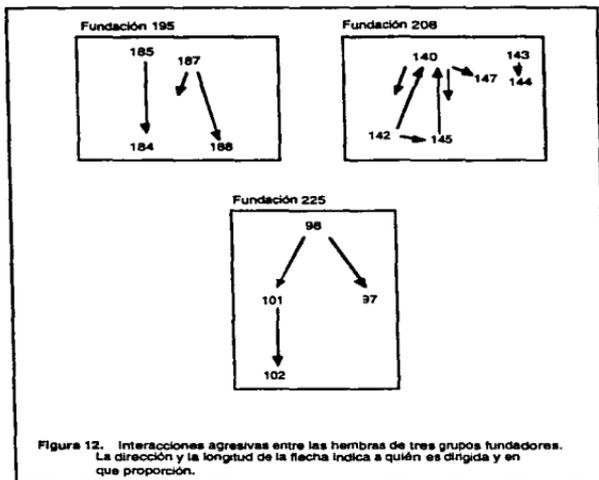


Figura 11. Comportamientos mostrados por las hembras de la fundación 225. A) tamaño relativo de los ovarios, B) oviposición, C) agresión, D) sollicitación, E) golpeteo del abdomen, F) salida, G) forrajeo por líquido, H) forrajeo por presas, I) forrajeo por fibra. *) presencia de esperma en la espermateca.



Como podemos observar, fueron las hembras que ejecutaron los comportamientos típicos de obrera con mayor frecuencia de salidas y forrajeo principalmente por líquido y fibra.

En cuanto a las interacciones agresivas (Figura 12), la tendencia fue que la hembra más agresiva recibió a su vez un número menor de agresiones. Además, se encontró una relación lineal y unidireccional en las agresiones. Por ejemplo, en el

caso de la fundación 195, integrada por las hembras identificadas con los números: 184, 185, 186, 187, 188 y 189, la hembra 185, ubicada en la primera posición de acuerdo al tamaño de los ovarios y a los comportamientos registrados (Figura 9), no recibió ninguna agresión y dirigió toda su agresión hacia la hembra 184, ubicada en tercera posición en la misma figura. La hembra 187, ubicada en la segunda posición por los comportamientos mostrados, fue también una hembra agresiva, sin embargo, su agresión fue dirigida a hembras con un rango inferior, las hembras 184 y 188 ubicadas en la tercera y cuarta posición respectivamente (Figura 9). En la fundación 225, integrada por las hembras identificadas con los números 97, 98, 101, 102 y 103; ocurrió algo similar. Pero en la fundación 208, integrada por hembras identificadas con los números: 140, 142, 143, 144, 145 y 147; observamos que hubo conflictos entre las fundadoras y en este caso, la hembra más agresiva 142, es decir, aquella que ejecutó en mayor proporción comportamientos dominantes (Figura 10), dirigió en mayor proporción su agresión hacia la hembra 140. Esta última hembra, fue la que más agredió a las otras hembras fundadoras y aunque fue agredida también por la hembra 145, esta agresión fue mínima (Figura 10). Sin embargo, la hembra 142 no fue capturada, lo que hace suponer que esta hembra se separó para fundar otro nido y por los comportamientos mostrados, se puede inferir que tenía la misma condición reproductiva que la hembra 140. Así, en segundo término tenemos a 140, dándose la mayoría de las interacciones entre ésta y la hembra 145, la cual ocupó el segundo rango en las jerarquías dominantes (Figura 10). La hembra 143 solamente agredió a 144, sin recibir agresión de ninguna de las otras hembras, aunque por el tamaño de sus ovarios ocupó la tercera posición en las jerarquías (Figura 10). La hembra 147 tampoco fue capturada y solo recibió agresión sin mostrar ningún comportamiento, por tal razón no fue considerada en la figura 10.

Estas observaciones indican que existe una jerarquía lineal, que está muy relacionada con el tamaño de los ovarios y que, como anteriormente se mencionó, no necesariamente son aquellos individuos más grandes. Esto es apoyado por el hecho de que se encontró una correlación positiva (Spearman rank) entre el desarrollo de los ovarios y los comportamientos dominantes de las hembras que formaron un grupo fundador, considerando en su conjunto ocho grupos fundadores. Las hembras que presentaron ovarios más desarrollados también fueron las que mostraron los comportamientos involucrados con conductas dominantes: dar agresión ($r=0.819$, $P<0.0001$), solicitud ($r=0.785$, $P<0.0001$) y golpeteo del abdomen ($r=0.646$, $P=0.003$) (Figura 13). Sin embargo, no fue tan claro para los comportamientos involucrados con la conducta de obrera como son: recibir agresión ($P=0.9625$), forrajear por líquido ($P=0.1397$), forrajear por presas ($P=0.7213$) y forrajear por material ($P=0.4189$) (Figura 14).

6.- Supervivencia y productividad de nidos

Respecto a la supervivencia de las colonias, es posible hacer algunas inferencias sobre los nidos fundados por una sola fundadora. De las 76 colonias fundadas por una hembra, se conoce que 51 (76%) lograron llegar a la fase de emergencia y que al menos produjeron la primera generación de adultos. De las 25 colonias restantes, 3 fracasaron, ya que fueron abandonadas en la fase de preemergencia y se desconoce el destino de las otras 22.

La productividad de los nidos medida como el número de pupas y larvas producidos un mes después de su fundación, fue mayor para los nidos fundados por hembras múltiples ($\bar{x}=36$, $n=3$) que para los nidos fundados por hembras solas ($\bar{x}=23$,

n=6). Para el caso de los nidos que continuaron durante la sequía y lograron pasar a la siguiente temporada fue aún mayor ($\bar{x} = 70$, n=2)

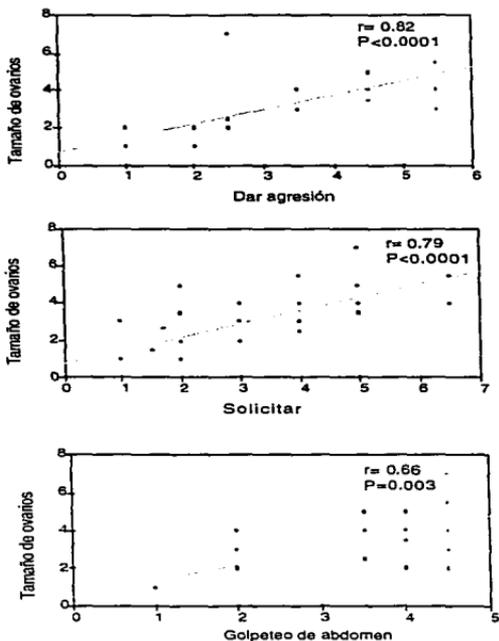


Figura 13. Correlaciones de los comportamientos dominantes mostrados por las hembras en los grupos fundadores.

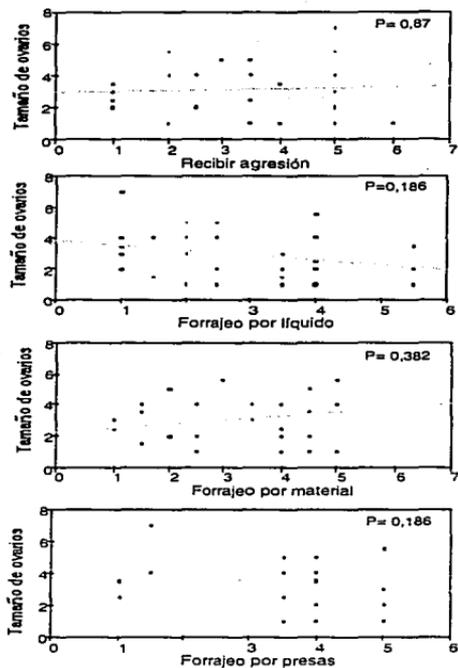


Figura 14. Correlaciones de los comportamientos subordinados mostrados por las hembras en los grupos fundadores.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos permiten responder parcialmente a las preguntas planteadas y ayudan a entender la dinámica del ciclo de anidación de las colonias de *M. immarginatus* en el área de Chamela.

En primer lugar, ya que ninguna de las hembras presentes en la temporada de secas fue encontrada fundando nidos al inicio del período lluvioso, sería posible rechazar la primera hipótesis de trabajo, la cual planteaba que las fundadoras solitarias provienen de nidos que permanecen "activos" durante la sequía. Sin embargo, dado que se pudieron haber presentado algunos problemas durante el desarrollo del estudio, ésto no puede ser conclusivo. Los resultados podrían estar sesgados debido a posibles deficiencias del muestreo, como son la probabilidad de que existiera una mayor cantidad de nidos que no fueron encontrados, con la consecuente mayor cantidad de adultos que no hubieran sido marcados (si bien esto es probable, es muy poco posible; al tratarse de una comunidad muy estacional, todas las plantas pierden sus hojas durante la sequía y por lo tanto, los sitios de anidación preferidos por este grupo de avispas prácticamente desaparecen en el campo, quedando sólo las construcciones humanas). O bien, la probabilidad de que individuos activos en la sequía pudieran haber fundado nidos en sitios distantes u ocultos al inicio de las lluvias y no fueran encontrados.

No obstante los problemas mencionados anteriormente, existen otros elementos que apoyan la hipótesis alternativa, de que las hembras fundadoras al inicio de las lluvias provienen del ciclo de anidación anterior. Aunque no se han observado hembras estivando, hay indicios que nos hacen suponer que las hembras

que fundan solas, son hembras que pudieran haber pasado la sequía de esa forma y que cuando se inicia el período de lluvias y las condiciones son favorables (p. ej. abundancia de recursos), dejan sus sitios de estivación para fundar nidos. Los siguientes elementos apoyan esta idea.

Las fundadoras solitarias fueron significativamente de mayor tamaño que los individuos reproductores potenciales de los nidos que se mantuvieron "activos" durante la época de sequía, lo que parece indicarnos que esas hembras no pudieron haber provenido de dichos nidos. Además, las fundadoras solitarias fueron más parecidas a los individuos producidos en septiembre del ciclo anterior, que a los individuos de la época de sequía y de los grupos fundadores. De hecho, aunque las primeras fueron significativamente diferentes con los tres grupos (individuos activos en secas, grupos fundadores e individuos producidos en septiembre), el nivel de significancia entre las de septiembre y las fundadoras solitarias fue muy bajo y se observó una clara tendencia a que con un tamaño de muestra mayor, éstas diferencias no hubieran existido. Por lo tanto, parece muy posible que las fundadoras solitarias hayan sido producidas en septiembre, en el momento de máxima actividad de la colonia y durante el cual se producen gran cantidad de hembras y machos.

Por otra parte, las fundadoras solitarias tenían los ovarios bien desarrollados pero deteriorados (frágiles, con cuerpos grasos amarillos, pocas células nutritivas y espermateca con perla opaca y débil), lo que indica que se trataba de hembras viejas. Lo anterior reforzaría la hipótesis de que las fundadoras solitarias provienen del ciclo de anidación anterior y que han pasado un largo período de estivación, sobre todo si éstas fueron producidas en septiembre como se hipotetizó arriba.

Finalmente, el número de individuos registrados durante la sequía fue

bajo (51) y probablemente algunos de ellos dado su posición de obrera, hayan sufrido una regresión ovárica irreversible. Dado lo anterior, el número de individuos reproductores potenciales hubiera sido insuficiente para la cantidad de nidos fundados al inicio de las lluvias (76), lo que parece reafirmar la hipótesis de que las fundadoras solitarias son individuos procreados en el ciclo de anidación anterior.

El fenómeno de estivación y la producción de reproductores a mediados del ciclo de las colonias se ha observado también en otras avispas. En especies de *Polistes* (Fletcher y Ross 1985; Haggard y Gamboa 1980) y en *M. flavitarsis* (Litte 1977), se ha registrado que las hembras que nacen a mediados del ciclo de la colonia son las de mayor tamaño, puesto que durante esa etapa hay una gran cantidad de adultos atendiendo el nido y el alimento proporcionado a las larvas es, además de abundante, de buena calidad. En *Polistes*, las futuras reinas son producidas al final del ciclo de la colonia (Strassmann 1989), éstas tienen más habilidad de sobrevivencia que las obreras (Strassmann *et al.* 1984) y un gran contenido de cuerpos grasos, por lo menos en especies de zonas templadas donde tienen que pasar por un invierno (Haggard y Gamboa 1980; Strassmann *et al.* 1984; Turillazzi *et al.* 1982). En este género sólo las fundadoras potenciales son capaces de hibernar e iniciar nidos nuevos el siguiente período (Röseler 1991). Macevicz y Oster (1976, en Strassmann 1989) demostraron que para las colonias de insectos sociales, la mejor estrategia reproductiva es producir todas las obreras antes que cualquier reproductor y éstos últimos deben ser producidos en una generación antes del final del ciclo de la colonia, de tal forma que dispondrán de muchas obreras para cuidar a los individuos reproductores. En *M. flavitarsis*, las futuras fundadoras se agregan en grupos grandes de individuos presumiblemente sin parentesco para pasar el invierno, posteriormente se dispersan en la primavera y las fundadoras buscan sitios

para anidar (Litte 1979).

En cuanto a la segunda hipótesis, el hecho de que ninguna de las hembras emergidas en la primera generación fueran encontradas fundando nidos, podría permitirnos rechazar la hipótesis de que las hembras que fundan en grupos, provienen de la primera generación de los nidos fundados por hembras solas. Sin embargo, además de las mismas posibles deficiencias de nuestro que en el caso anterior (nidos e individuos no registrados), hay algunos resultados en este caso, que apoyan más la posibilidad de aceptarla. Las reinas de los grupos fundadores fueron significativamente diferentes que las hembras de septiembre y que las fundadoras solitarias, quienes fueron de mayor tamaño. Por lo tanto, las hembras fundadoras no podrían corresponder a estos dos grupos, ni serían hembras que provinieran del año anterior. En este sentido, las reinas de los grupos fundadores tuvieron los ovarios del mismo tamaño que el resto de las reinas, con la diferencia de que mostraron ovarios en buenas condiciones, pocos cuerpos grasos, gran cantidad de células nutritivas y una espermateca brillante con una perla densa y blanca definida claramente, lo que indica que eran hembras producidas recientemente.

De esta manera, si estas hembras no provienen del ciclo anterior, posiblemente sí sean individuos de la primera generación de los nidos fundados durante ese período o de los nidos que permanecieron durante la sequía y que lograron continuar en la siguiente temporada. En observaciones personales durante el transcurso de un estudio previo en el mismo lugar (Rodríguez-Palafox 1989), se registró un caso en el que individuos de la primera generación de un nido fundado por una hembra, dejaron su nido natal y fundaron otro y también la desaparición completa de la primera generación en otros nidos, aunque en este caso, no se observó que pasó con ellos. Estas dos observaciones parecen apoyar esta idea.

Esta estrategia implicaría que en esta primera generación tendrían que haberse producido machos, quienes se encargarán de fecundar a las hembras de los grupos fundadores (tanto las reinas como las hembras que ocuparon la segunda posición de jerarquía en los grupos fundadores, mostraron esperma en la espermateca). Como se indicó en los resultados, el 35% de las colonias donde se registró a la primera generación produjeron machos y de un valor promedio de 5.8 individuos en esta generación, 1.7 fueron machos. Esto indirectamente soporta la hipótesis anterior, dado que si a pesar de ser más ventajoso producir sólo hembras obreras que ayuden en la sobrevivencia y productividad de la colonia, se producen machos, ésto nos indica que su aparición es necesaria y que forma parte de una estrategia adaptativa para asegurar una mejor sobrevivencia.

En cuatro especies de *Mischocyttarus* estudiadas previamente, se registraron tanto colonias fundadas por una hembra, como por grupos de hembras y aún cuando se registró que la sobrevivencia y productividad de nidos fundados por grupos de hembras es mayor en todos los casos, la proporción de nidos fundados por una hembra fue más alta. Se han propuesto dos explicaciones para este fenómeno en las que se combina la relación entre estivación y la tasa de depredación, con la frecuencia de anidación solitaria y en grupos. Cuando hay una tasa alta de depredación, sin estivación de los individuos, se favorece la proporción de nidos fundados en grupos, y cuando la tasa de depredación es baja con estivación de los individuos, aumenta la frecuencia de nidos fundados solitariamente y disminuyen las fundaciones en grupos (Litte 1979).

En este estudio, el 48 % de los nidos fueron fundados por grupos de hembras, siendo este el valor más alto registrado en las especies de *Mischocyttarus* estudiadas hasta la fecha. Considerando las explicaciones propuestas arriba,

tendríamos que asumir que la tasa de depredación en la región de Chamela es más alta que en los otros sitios o que las hembras fundadoras no pasan por un período de estivación, lo cual, no parece ocurrir en este caso. Dos de las especies, *M. drewseni* y *M. labiatus*, fueron estudiadas en comunidades tropicales húmedas cercanas al Ecuador (Amazonas en Brasil y Colombia, respectivamente), donde debe de haber una mayor riqueza de hormigas que en el bosque tropical seco de Chamela. Siendo así, la tasa de depredación sería más alta y por lo tanto, se esperaría que su proporción de nidos fundados por grupos, fuera mayor que la de *M. immarginatus* en Chamela, lo que no es así. Por lo tanto, este factor no parece ser tan determinante como lo es para *M. drewseni* y *M. labiatus*. En lo que respecta a la fundación de nidos por hembras que pasan por un período de estivación, ya fue mencionado arriba que en *M. immarginatus* todos los nidos del inicio de la época de lluvias, fueron fundados por hembras solas y que éstas probablemente habían pasado por un período de estivación (esto último concuerda claramente con la teoría de selección de parentesco, dado que la probabilidad de que las hembras que estivan encuentren hembras hermanas con las cuales fundar nuevos nidos, es muy baja, lo que las obliga a fundar solas, o podrían tener una adecuación cero o está sería muy baja si no estuvieran estrechamente emparentadas).

Considerando que la proporción en el tamaño de los grupos fundadores de *M. immarginatus* no parece estar determinada por los factores mencionados arriba, y que el comportamiento de cada especie en este sentido, está relacionado a su contexto ecológico particular (Litte 1979). La estrategia en la fundación de nidos de *M. immarginatus* en Chamela parece estar fuertemente influenciado por la estacionalidad. El área de Chamela es caracterizada por un período de sequía prolongado, de aproximadamente siete meses, durante el cual disminuye

drásticamente la cantidad de recursos disponibles (hojas como sitios de anidación naturales y alimento). Bajo este contexto, el número probable de colonias que pudieran mantenerse durante ese período sería muy bajo (como lo demuestran los datos obtenidos), y por lo tanto, también el número de individuos que pudieran llegar a la siguiente etapa de crecimiento, lo que disminuiría enormemente las probabilidades de éxito de esta especie en la región. Entonces, su estrategia en este caso, sería producir reproductores al final de la época de lluvias y que éstos pasen el período de secas estivando.

La estivación como una estrategia adaptativa, les permitiría soportar un largo período sin recursos disponibles, al mismo tiempo que las hembras tendrían la oportunidad de empezar a anidar de inmediato, una vez que la época favorable empieza (sobretudo considerando que ya están inseminadas). De hecho, las hembras fundadoras solitarias que se registraron fueron muy sensibles a la precipitación, ya que inmediatamente después de la primera llovizna iniciaron los primeros nidos.

Por otra parte, esta misma estacionalidad hace que los recursos estén disponibles por un período corto de tiempo, por lo cual, una estrategia adaptativa adecuada sería aumentar rápidamente la productividad de las colonias. Ha sido demostrado que los nidos fundados por grupos tienen una mayor productividad y sobrevivencia que los nidos fundados por hembras solas (Gamboa 1980; Noonan 1981; Queller y Strassmann 1988; Röseler 1991). Por lo tanto, la estrategia de *M. immarginatus* sería que desde la primera generación se produzcan grupos fundadores que formen nuevas colonias, las cuales al estar conformadas por grupos tendrían una mayor productividad y sobrevivencia. Aparentemente, esta estrategia es complementada disminuyendo el tiempo promedio de desarrollo de huevo a adulto a

finales del ciclo de las colonias, como fue demostrado en un estudio previo (Rodríguez-Palafox 1989), siendo éste menor y significativamente diferente que el tiempo promedio al inicio de las colonias . Además, este tiempo promedio es menor al registrado en *M. drewseni* y *M. labiatus*, que viven en comunidades tropicales húmedas en donde hay mayores recursos disponibles todo el año.

Relacionado con lo anterior, el mantenimiento de nidos "activos" durante la sequía, parece ser una estrategia alternativa y oportunista para aprovechar más eficientemente los recursos disponibles en la época de lluvias. Dado que estas colonias tienen una reina y cierta cantidad de hembras de jerarquías inferiores al inicio de las lluvias, pueden crecer más rápidamente que los nidos fundados por hembras solas, ya que tienen la ayuda de las obreras, lo que se traduciría en un mayor aporte de reproductores, tanto en la formación de grupos de hembras fundadoras, como en los que estuvieran.

Por otra parte, el frotamiento del abdomen que las hembras dominantes de los grupos fundadores, realizaron durante el inicio de los nuevos nidos, parece ser una estrategia para que el comportamiento altruista de las cofundadoras, les permita aumentar su adecuación. Se ha postulado, que el comportamiento altruista se ve favorecido, cuando la relación de parentesco entre los individuos implicados, es más cercano (Strassmann *et al.* 1989). Por lo tanto, si la hembra dominante marca rutas que puedan seguir sus hermanas, será más factible contar con su colaboración en la formación del nuevo nido, dado que su parentesco con ellas sería muy cercano y la adecuación inclusiva de ellas se incrementaría. Este comportamiento fue realizado de manera similar al descrito para la mayoría de los Epiponini (Jeanne 1975; Naumann 1975), *M. labiatus* (Litte 1981) y *M. immarginatus* (O'Donnell 1992) cuando marcan una ruta de migración entre el viejo y el nuevo sitio de anidación. En el caso de *M.*

labiatus ocurrió cuando el nido fue destruido. Naumann (1975) sugirió la funcionalidad de este mecanismo en el movimiento direccional y cohesivo de la colonia. En *M. immarginatus*, tanto como en *M. labiatus*, fueron las reinas quienes marcaron sitios, aparentemente tratando de captar hembras que se les asociaran. La suposición de que este comportamiento puede funcionar como un atrayente y orientador de potenciales cofundadoras también fue propuesto por O'Donnell (1992). Tanto en este estudio, como en el de dicho autor, el frotamiento solamente fue observado en el momento preciso de la iniciación del movimiento de los individuos hacia el nuevo sitio de anidación. Se presume que en el establecimiento del camino marcado se utilizan feromonas derivadas de glándulas esternales, como la de Richards, localizada en el quinto esternito abdominal; y se propone que un medio de comunicación semejante y rudimentario en avispas como *Mischocyttarus* (las cuales no forman un verdadero enjambre), es un estado intermedio en la evolución del enjambramiento en avispas (West-Eberhard 1982b).

En *M. labiatus* y *M. mexicanus* se ha observado que los grupos de fundadoras están conformados por hermanas o por individuos que tienen un parentesco cercano (Jeanne 1972; Litte 1977), ocurriendo lo mismo en *Polistes* (Strassmann 1983, 1989; West-Eberhard 1969).

Por otro lado, aún cuando se logra un alto rendimiento al ser fundados los nidos por grupos de hembras, el máximo se obtiene aparentemente cuando las asociaciones son de dos a cuatro fundadoras con una sola ponedora de huevos (Röseler 1991). Se ha hipotetizado que en general los animales que forman grupos, obtienen la adecuación más alta posible cuando el tamaño de grupo es de cuatro (Segar 1993). En *M. immarginatus* vemos que el tamaño de los grupos tuvo una tendencia a ser pequeños y que 65% de los grupos estuvieron conformados por 2 a 5

fundadoras, no encontrándose diferencias respecto al tiempo. El estudio del comportamiento de los grupos mostró solamente una reina en cada uno. Así pues, los hallazgos en esta especie indican que el tamaño de grupo se ajusta al modelo de máxima adecuación propuesto por Seger (1993).

Por último y respecto a la hipótesis de que las hembras que conforman un grupo fundador muestran diferencias conductuales, diferencias en su condición reproductiva y/o diferencias morfológicas entre ellas, ésta se cumple en sus dos primeros componentes. Respecto al primero, las hembras que conformaron un grupo fundador mostraron diferentes comportamientos, por medio de los cuales pueden ser claramente distinguidas las avispas dominantes (reinas) del resto de las hembras, observándose una jerarquía lineal entre ellas. El segundo componente, que se refiere a la condición reproductiva, fue evidenciado muy claramente (Figura 6) encontrándose diferencias significativas entre el desarrollo de los ovarios de las hembras que conformaron un grupo fundador: por cada grupo fundador un individuo se separa por tener sus ovarios más desarrollados, el resto de los individuos aunque presentaron cierto grado de desarrollo se agrupan en una categoría inferior. Además, se encontró una correlación positiva entre estos dos componentes, los comportamientos dominantes y el tamaño de sus ovarios, las hembras dominantes teniendo el máximo desarrollo de sus ovarios. En el caso del tercer componente éste no se cumple, ya que no se encontraron diferencias significativas entre el tamaño del ala de las hembras que se asociaron para fundar un nido (Figura 6).

De estos resultados se desprende además, que por cada asociación hubo una sola reina. Estos resultados también son consistentes con estudios previos realizados en *Polistes*, en donde se establece que la fundadora dominante tiene los ovarios mejor desarrollados y es también la que deposita la mayoría de los huevos,

estableciéndose una estructura jerárquica lineal entre los individuos (Röseler 1991).

CONCLUSIONES

Las conclusiones que pueden ser obtenidas como resultado de este trabajo, son las siguientes:

1. Se registraron dos períodos de anidación. El primero al inicio de la época de lluvias, entre junio y julio, durante el cual todos los nidos fundados fueron haplométróticos. El segundo se presentó entre julio y principios de noviembre y durante éste, todos los nidos fueron pleométróticos.

2. Las hembras fundadoras solitarias del primer período de anidación, provinieron muy probablemente de finales del ciclo de anidación anterior (septiembre) y pasaron por un período de estivación prolongado.

3. Las hembras de los grupos fundadores muy probablemente pertenecen a la primera generación de las colonias fundadas en el primer período de anidación o de los nidos que permanecieron "activos" durante la época de sequía.

4. Los dos períodos de anidación son una estrategia adaptativa, que se da como respuesta a la fuerte estacionalidad existente en la región de Chamela. El largo período de sequía, con su baja disponibilidad de recursos, provoca la producción de hembras al final de la época de lluvias, quienes pasaran las secas estivando, en espera de condiciones ambientales adecuadas. Por otra parte, lo reducido de la temporada de lluvias obliga a la generación de grupos fundadores, quienes podrán tener una mayor sobrevivencia y productividad, al aprovechar más eficientemente los recursos existentes en la época de lluvias.

5. Los grupos fundadoras fueron monogínicos.

6. Las hembras dominantes de los grupos fundadores aparentemente marcan rutas hacia los nuevos nidos que fundarán, con el fin de que estas puedan ser

seguidas por su hermanas. Esto lo hacen mediante el frotado de su abdomen sobre la superficie de objetos que están en esa ruta. Dicho comportamiento puede asegurar a las cofundadoras que aumentarán su adecuación inclusiva.

7. Dentro de los grupos fundadores, no hubo diferencias en el tamaño corporal de las hembras, pero si se presentaron diferencias en su comportamiento y estado reproductivo.

8. La dominancia entre las hembras de una colonia está determinada por interacciones agresivas y está correlacionada positivamente con la condición reproductiva.

9. Las conductas características de las hembras dominantes fueron: oviposición, mayor agresividad, solicitud de alimento de otras hembras, permanencia en el nido y no forrajeo por alimento.

LITERATURA CITADA

- Alexander, R.D. 1974. The evolution of social behaviour. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:325-383.
- Anderson, M. 1984. The evolution of eusociality. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:165-181.
- Alcock, J. 1984. *Animal behaviour and evolutionary approach*. 3ra. Ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. USA.
- Brockmann, H.J. 1984. The evolution of social behaviour. pp. 340-361. *En: J.R. Krebs and N.B. Davies (Eds.) Behavioural Ecology*. 2a. Ed. Sinauer Associates, USA.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the South Coastal Region of Mexico. *Arch. Met. Geogh. Biol.* Ser. B 36:297-316.
- Bullock, S.H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomol. Mex.* 77:5-17.
- Carpenter, J.M. 1991. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. pp.7-32. *En: K.G. Ross and R.W. Matthews (Eds.), The social biology of wasps*. Cornell University Press. Ithaca, New York, USA.
- Carpenter, J.M. 1993. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two views of Africa and South America. pp. 139-155 *En: P. Goldblatt (Ed.). Biological relationships between Africa and South America*. Yale University press, New Haven and London.
- Cowan, D.P. 1991. The solitary and presocial Vespidae. pp. 33-73 *En: K.G. Ross and R.W. Matthews (Eds.), The social biology of wasps*. Cornell University Press. Ithaca, New York. USA.
- Dropkin, J.A. and G.J. Gamboa. 1981. Physical comparisons of foundresses of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). *Can. Entomol.* 113(6):457-461.
- Evans, E.H. 1958. The evolution of social life in wasps. *Proc. Inter. Congr. Entomol.*, 10th, Montreal 1956, 2:449-457.
- Evans, E. H. and M.J. West-Eberhard 1970. *The wasps*. University of Michigan Press, Ann Arbor. Michigan, USA.
- Fletcher, D.J.C. and G.R. Ross. 1985. Regulation of reproduction in eusocial

- Hymenoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 30:319-343.
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and Independent-founding *Ropalidia*. pp. 149-190 *En*: K.G. Ross and R.W. Matthews (Eds.), *The social biology of wasps*. Cornell University Press. Ithaca, New York, USA.
- Garboia, G.J. 1980. Comparative timing of brood development between multiple- and single-foundress colonies of the paper wasp, *Polistes metricus*. *Ecol. Entomol.* 5:221-225.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra and L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geogr. Ann.* 73 A(3-4):179-186.
- Gorton, E.T. Jr. 1978. Observation on the nesting behavior of *Mischocyttarus immarginatus* (Rich.) (Vespidae: Hymenoptera) in a dry forest in Costa Rica. *Insect. Soc.* 25(3):197-204.
- Haggard, C.M. and G.J. Garboia. 1980. Seasonal variation in body size and reproductive condition of a paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). *Can. Entomol.* 112:239-248.
- Hamilton, W.D. 1963. The evolution of altruistic behavior. *Am. Natur.* 97:354-356.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical theory of social behaviour, I and II. *J. Theor. Biol.* 7:1-52.
- Ito, Y. 1984. Social behaviour and social structure of neotropical paper wasps, *Mischocyttarus angulatus* Richards and *M. basimacula* (Cameron). *J. Ethol.* 2:17-29.
- Ito, Y. 1993. *Behaviour and social evolution of wasps. The communal aggregation hypothesis*. Oxford University Press Inc., New York, USA.
- Jeanne, R.L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* 144(3):63-150.
- Jeanne, R.L. 1975. Behavior during swarm movement in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche* 82:259-264.
- Jeanne, R.L. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Ann. Rev. Entomol.* 25:371-396.
- Jeanne, R.L. 1991. The swarm-founding Polistinae. pp. 191-231 *En*: K.G. Ross and R.W. Matthews (Eds.), *The social biology of wasps*. Cornell University Press.

Ithaca, New York, USA.

- Klahn, J.E. 1979. Philopatric and nonphilopatric foundress associations in the social wasp *Polistes fuscatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5:471-424.
- Landolf, P.J. and R.D. Akre. 1978. Biology of the social wasp, *Mischocyttarus flavitarsis* (Hymenoptera: Vespidae: Polybiini). *Proc. Wash. Entom. Soc.* 40:534-537.
- Lin, N. and C.D. Michener. 1972. Evolution of eusociality in insects. *Q. Rev. Biol.* 47:131-159.
- Litte, M.I. 1977. Behavioral ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus*. *Behav. Ecol. Soc.* 2(3):229-246.
- Litte, M.I. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: Social and nesting biology of a polistine wasp. *Z. Tierpsychol.* 50:282-312.
- Litte, M.I. 1981. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: Survival in a Colombian rain forest. *Smith. Contrib. Zool.* 327:1-27
- Lott, E.J. 1985. Listados florísticos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco, México. *Instituto de Biología, UNAM, México.*
- Lott, E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco, Mexico. *Occasional papers of the California Academy of Sciences*, 148:1-60.
- Lott, E.J., S.H. Bullock and J.A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica* 19(3):228-235.
- Matthew, R.W. and J. R. Matthews. 1978. *Insect Behavior*. John Wiley and Sons, Inc. USA.
- Michener, C.D. and B.H. Smith. 1987. Kin recognition in primitively eusocial insects. pp. 209-242 *En: D.J.C. Fletcher and C.D. Michener (Eds.), Kin recognition in animals*. Wiley, New York, USA.
- Naumann, M.G. 1975. Swarming behavior: Evidence for communication in social wasps. *Science* 189:642-644.
- Nonacs, P. and H.K. Reeve. 1995. The ecology of cooperation in wasps: causes and consequences of alternative reproductive decisions. *Ecology* 76(3):953-967.
- Noonan, K.M. 1981. Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus* foundresses. pp. 18-44 *En: R.D. Alexander and D.W. Tinkle (Eds.),*

- Natural selection and social behavior: Recent research and new theory.* Chiron Press, New York, USA.
- O'Donnell, S. 1992. Off-nest rubbing observed in *Mischocyttarus immarginatus* (Hymenoptera: Vespidae) in Costa Rica. *Sphecos* 23:5.
- Poltronieri, E.S. and V.M. Rodrigues. 1976. Vespídeos sociais: Estudo de algumas espécies de *Mischocyttarus* Saussure, 1853. (Hymenoptera, Vespidae-Polistinae). *Dusenya* 9(3):99-105.
- Queller, D.C. and J.E. Strassmann. 1988. Reproductive success and group nesting in the paper wasp, *Polistes annularis*. pp. 76-96 *En:* T.H. Clutton-Brock (Ed.), *Reproductive success: Studies of individual variation in contrasting breeding systems.* University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Queller, D.C., J.E. Strassmann and C.R. Hughes. 1992. Genetic relatedness and population structure in primitively eusocial wasps in the genus *Mischocyttarus* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Hym. Res.* 1(1):81-89.
- Raposo-Filho, J.R. and V.M. Rodrigues. 1984. Vespídeos sociais: Condicao dos ovaríolos durante o ciclo de desenvolvimento das colonias de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *extinctus* Zikan, 1935 (Vespidae, Polistinae, Polybiini). *Rev. bras. Ent.* 28(3):295-300.
- Rau, P. 1940. The nesting habits of several species of mexican social wasps. *Ann. Ent. Soc. Am.* 33(1):81-90.
- Rau, P. 1943. The nesting habits of mexican social and solitary wasps of the family Vespidae. *Ann. Ent. Soc. Am.* 36:515-536.
- Reeve, H.K. 1991. *Polistes*. pp. 99-148 *En:* K.G. Ross and R.W. Matthews (Eds.), *The social biology of wasps.* Cornell University Press. Ithaca, New York, USA.
- Richards, O.W. 1978. *The social wasps of the Americas, excluding the Vespinae.* British Museum (Natural History), London.
- Rodríguez-Palafox, A. 1989. Observaciones sobre la biología de la avispa social *Mischocyttarus immarginatus* Richards (Hymenoptera: Vespidae). Tesis, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
- Röseler, P. 1991. Reproductive competition during colony establishment. pp. 309-335. *En:* K.G. Ross and R.W. Matthews (Eds.), *The social biology of wasps.* Cornell

- University Press. Ithaca, New York, USA.
- Ross, K.G. and J.M. Carpenter. 1991. Population genetic structure, relatedness, and breeding systems. pp. 451-479 *En*: K.G. Ross and R.W. Matthews (Eds.), *The social biology of wasps*. Cornell University Press. Ithaca, New York, USA.
- Seger 1993. Opportunities and pitfall in co-operative reproduction. pp.1-15 *En*: L. Keller (Ed.) *Queen number and sociality in insects*. Oxford University Press. New York, USA.
- Snelling R. R. 1953. Notes on the hibernation and nestings of the wasp *Mischocyttarus flavitarsis* (de Saussure) (Hymenoptera, Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 26(4):143-145.
- Spradbery, J.P. 1991. Evolution of queen number and queen control. pp. 336-387. *En*: K.G. Ross and R.W. Matthews (Eds.), *The social biology of wasps*. Cornell University Press. Ithaca, New York, USA.
- Starr, C.K. 1988. The nesting association of the social wasps *Mischocyttarus immarginatus* and *Polybia* spp. in Costa Rica. *Biotropica* 20(2):171-173.
- Strassmann, J.E. 1983. Nest fidelity and group size among foundresses of *Polistes annularis* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 56(4):621-634.
- Strassmann, J.E. 1989. Early termination of brood rearing in the social wasps, *Polistes annularis* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 62(3):353-362.
- Strassmann, J.E., R.E. Lee, R.R. Rojas and J.G. Baust. 1984. Caste and sex differences in cold-hardiness in the social wasps *Polistes annularis* and *P. exclamans* (Hymenoptera: Vespidae). *Insect. Soc.* 31:291-301.
- Strassmann, J.E., C.R. Hughes, D.C. Queller, S. Turillazzi, R. Cervo, S.K. Davis, and K.F. Goodnight. 1989. Genetic relatedness in primitively eusocial wasps. *Nature* 342:268-269.
- Sullivan, J.D. and J.E. Strassmann. 1984. Physical variability among nest foundresses in the polygynous social wasp, *Polistes annularis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15:249-256.
- Turillazzi, S. and L. Pardi. 1977. Body size and hierarchy in polygynic nests of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 11:101-112.
- Turillazzi, S., M.T. Marino-Piccioli, L. Hervatin. and L. Pardi. 1982. Reproductive

- capacity of single foundress and associated foundress females of *Polistes gallicus* (L.). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 16:75-88.
- Wade, M.J. and F. Breden. 1981. Effect of inbreeding on the evolution of altruistic behavior by kin selection. *Evolution* 35(5):844-858.
- Walker, T.J. and S.A. Wineriter. 1980. Marking techniques for recognizing individual insects. *Fla. Entomol.* 64(1):18-29.
- West-Eberhard, M.J. 1969. The social biology of the polistine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 140:1-101.
- West-Eberhard, M.J. 1975a. Estudios de las avispas sociales (Hymenoptera: Vespidae) del Valle del Cauca. I. Objetivos, métodos y notas para facilitar la identificación de especies comunes. *Cespedesia* 4:245-267.
- West-Eberhard, M.J. 1975b. The evolution of social behavior by kin selection. *Q. Rev. Biol.* 50:1-33.
- West-Eberhard, M.J. 1982a. Communication in social wasps: Predicted and observed patterns, with a note on the significance of behavioral and ontogenetic flexibility for theories of worker "altruism". *Colloq. Int. UIEIS Sect. Fr.*, pp.13-36. Barcelona, Spain.
- West-Eberhard, M.J. 1982b. The nature and evolution of swarming in tropical social wasps (Vespidae, Polistinae, Polybiini). pp. 97-128. *En: P. Jaisson (Ed.). Social insects in the tropics*, Vol. 1. Presses de L'Univ. Paris. XIII, Paris, France.
- West-Eberhard, M.J. 1991. Introduction. pp. 1-6 *En: K.G. Ross and R.W. Matthews (Eds.), The social biology of wasps*. Cornell University Press. Ithaca, New York, USA.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology. The new synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press. USA.
- Windsor, D.M. (sin fecha). *Seasonality and the nesting cycles of tropical polistine wasps*. Folleto: Smithsonian Tropical Research Institute, Panama.
- Windsor, D.M. 1972. Nesting association between two neotropical wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Biotropica* 4:1-3.
- Zar, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. N.J., USA.