

REINAS TEMPORALES EN LAS AVISPAS *METAPOLYBIA*: ¿AUXILIARES NO REPRODUCTORAS SIN ALTRUISMO?

Mary Jane West Eberhard

Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia y Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Zona del Canal.

Diciembre 14, 1976; revisado, agosto 23, 1977.
Science, Vol. 200, No. 4340, abril 28, 1978.

RESUMEN: En las avispas *Metapolybia aztecoides*, algunas hembras apareadas producen sólo obreras, y resultan derrotadas en la competencia con otras ponedoras de huevos semejantes, antes de que puedan producir machos o reinas. La producción de obreras por estas avispas que, en últimas, son hembras no reproductoras, podría beneficiar, por casualidad, a otras, sin disminuir la aptitud individual (sin "altruismo"). Esto podría ser un subproducto del mutualismo, más que la selección de parentesco, ni de la manipulación materna.

Los insectos sociales son de particular interés para los teóricos de la evolución, debido a que viven en grupos que contienen individuos no reproductores (obreras) que ayudan a criar a los descendientes de otras (reinas). Las colonias jóvenes de la avispa social neotropical, *Metapolybia aztecoides* (1), observada en cercanías de Cali, Colombia (4° N, elevación 915 m), tienen una clase adicional de auxiliares: ponedoras de huevos apareadas que producen obreras, pero que con el tiempo, son obligadas a abandonar la colonia, o a convertirse en obreras antes de que produzcan machos o reinas. Estas reinas temporales semejan obreras, por cuanto no hacen aportes directos a la composición genética de las generaciones posteriores, y ayudan (con producción de obreras) a mantener una colonia que otras hembras utilizan para producir descendientes sexuales. En este informe, describo las circunstancias que dan origen a las reinas temporales que producen obreras en *Metapolybia* y discuto su posible base evolutiva.

El ciclo de la colonia y el comportamiento en el nido, de *M. aztecoides*, se observaron en una colonia no perturbada y en dos de sus colonias hijas, durante un período de 18 meses (entre el 23 de febrero de 1974 y el 1° de septiembre de 1975), que cubrió su desarrollo desde que se fundó, hasta que fue abandonada. El desarrollo de las crías se estudió mediante registros periódicos del contenido de las celdas, en mapas del panal; se marcaron 905 hembras con esmalte de secado rápido, para reconocer a los individuos. Estas tres co-

lonias se observaron durante 260 horas, prestándole atención especial al papel funcional de los individuos marcados. La representatividad de los datos se verificó por medio de la observación, y de la disección de otras 20 colonias de la misma especie.

No existen medios morfológicos para distinguir la casta de las hembras vivas en las *M. aztecoides*, aunque el abdomen de las reinas mayores, en general, se encuentra abultado por los huevos que tienen en los ovarios; éste (aun en las ponedoras jóvenes) se amplía, y no muestra inclinación ventral durante la locomoción. Sin embargo, las ponedoras de huevos se reconocen porque (i) ejecutan un "despliegue curvado" agresivo, que les es característico; (ii) es usual que se reúnan sobre uno de los bordes del panal; y (iii) las obreras ejecutan una "danza vibrante" distintiva hacia las ponedoras, al movilizarse por el panal. Estos patrones de comportamiento distinguen inequívocamente a las reinas (ponedoras) de las obreras (hembras no ponedoras, que se observaron mientras construían o forrajearon).

Las colonias jóvenes de *M. aztecoides* alternan entre fases de reinas múltiples (poliginias) y de una sola reina (monoginias) (2) (Figura 1A). Como en la mayoría de las demás avispas sociales del trópico, los nidos se forman con enjambres que contienen numerosas obreras y, en general, varias ponedoras. El número inicial de ponedoras disminuye gradualmente; algunas reinas se van en enjambres; otras, suspenden la postura de huevos y se convierten en obreras, si éstas esca-

sean; otras, son expulsadas del nido por obreras y reinas agresivas (2), y no regresan. En ocasiones, hay una sola ponedora durante varios meses (Figura 1A). Si esta única reproductora desaparece, varias hembras jóvenes comienzan de inmediato (en pocas horas) a provocar la danza de las obreras. Estos ciclos alternos de poliginia y monoginia pueden repetirse, al parecer, en forma indefinida, hasta que, en las colonias extensas, que producen machos y hembras, la poliginia se vuelve permanente (3). En este informe trato sólo colonias de tamaño reducido, poliginias o monoginias temporales, en las cuales no se observó producción de machos.

La casta funcional inicial de una hembra *M. aztecoides* joven, depende, en gran medida, de las condiciones de la colonia cuando emerge como adulta. Si hay una sola reina, o un grupo de reinas, es probable que se convierta en obrera; si no, es probable que se aparee y, al menos por un tiempo, se convierta en reina. De las 840 hembras marcadas, descendientes de los nidos bajo observación prologada, sólo se supo que 82 pusieron huevos; todas éstas se habían marcado entre el 17 de febrero y el 30 de marzo; estaban recién emergidas cuando la única reina, de los seis meses anteriores, desapareció el 18 de marzo (Figura 1). De las 96 hembras recién emergidas que fueron marcadas durante este período crítico, 78 (81%) fueron reconocidas por su comportamiento como reinas. En contraste, no se observó que alguna de las más de 700 crías hembras de estos nidos, que fueron marcadas en otras épocas, pusieran huevos, o provocaran danzas, ni en el nido madre, ni en los nidos hijos, fundados por enjambres (éstos últimos, se observaron posteriormente durante cerca de 50 horas). Este período crítico de determinación de la casta podría coincidir con el período de desarrollo de los ovarios que, se sabe, ocurre con frecuencia en las hembras *Metapolybia* jóvenes, aún no apareadas, y en otras avispas sociales, poco después de que emergen (4,5). Las hembras que se encuentran en esta fase cuando la colonia queda sin reina son, evidentemente, las que comienzan a poner huevos (4,5).

En la colonia de la Figura 1, todas las nuevas reinas, luego de la desaparición de la única reina, eran, probablemente, hermanas, ya que la antigua reina fue, casi con absoluta seguridad, la única hembra del nido que puso huevos desde el 3 de enero, hasta el 13 de febrero, cuando los huevos que produjeron estas hembras habían sido puestos (6). Así que, si la monogamia periódica perdura, para que todas las ponedoras repuestas sean crías de la única reina, se mantiene un alto grado de parentesco genético dentro de la colonia (2).

Las obreras y las reinas actúan para excluir a algunas reinas de la reproducción. La danza que las obreras ejecutan hacia las reinas, se ejecuta con mayor intensidad durante los episodios de eliminación de reinas y parece operar como prueba del dominio de la reina; si la reina a la cual le danzan se agacha y asume la postura de subordinación, u ofrece líquido regurgitado (gesto de subordinación), la obrera la ataca; si actúa en forma dominante (solicita líquido, o evade a la obrera, o si sólo mantiene su postura) no la atacan. En ocasiones, las reinas desalojan a las avispas atacadas de los grupos que se encuentran en reposo y las expulsan de la colmena. Si las reinas son atacadas en forma repetida, es frecuente que no regresen al nido, o que cambien de casta (se convierten en obreras) y son excluidas de la reproducción. Al parecer, las reinas excluidas son subordinadas, comparadas con las reinas que perduran. Por tanto, es posible que sean hembras de capacidad reproductora inferior, puesto que se sabe que el grado de dominio y de desarrollo ovárico se relaciona en las avispas sociales (7). Si la eliminación de algunas reinas fuese conveniente (para aumentar la cantidad de obreras, o para reducir la competencia inútil entre ponedoras), podría ser ventajoso para las obreras eliminar aquellas que pudieran ser inferiores (7). También es posible que las obreras que ejecutan la danza, puedan distinguir a sus madres, o a sus tías (o a otras parientas periféricas), que quizás pongan huevos en el nido, debido a la recompensa genética superior de criar a los descendientes de la madre (hermanas) (8).

La producción de obreras, o de hembras destinadas a perder en la reproducción (al ser eliminadas como ponedoras antes de producir crías que resulten en adultos sexuales), podría aumentar el valor reproductivo incluso de aquellos individuos, si aportara suficiente al éxito reproductor de sus hermanas, cuyas descendientes hembras (sobrinas) tienen casi tanto valor genético como las hijas (9). También es posible que la selección de reinas perdurables pudiera favorecer la producción de una mezcla de obreras, reinas temporales y reinas perdurables entre las descendientes, que facilite mayor éxito reproductor individual (10).

Una explicación más convencional, respecto del éxito reproductor individual de las reinas temporales, también parece apropiado: la producción cooperativa de las obreras (postura de huevos continuada y tolerancia de otras ponedoras del nido), en las etapas iniciales del ciclo de la colonia, podría ser esencial para la conservación de un recurso (el nido establecido y el

conjunto de obreras) absolutamente necesario para la futura reproducción de la reina en potencia (el anidamiento de una sola hembra, sin obreras, no se ha reportado en las *Metapolybia*). La capacidad de postura de una reina joven puede ser demasiado reducida al comienzo, para producir suficientes obreras con rapidez, para mantener la colonia. Sus compañeras subordinadas también pueden servir como fuerza de trabajo de reserva, cuando la población de obreras se acerca a la extinción antes de que las primeras crías obreras emerjan: en la colonia de la Figura 1, la última obrera del enjambre desapareció once días antes de iniciarse el forrajeo de las crías obreras y la colonia se sostuvo con las obreras que habían sido reinas. Es posible que las crisis laborales, previas a la emergencia, sean frecuentes en las colonias recién fundadas, puesto que el tiempo medio necesario, para producir una obrera forrajera (55 días), es superior a su expectativa de vida (28 días) (11). La escasa producción de machos en las colonias de tamaño reducido (3) podría, también, reflejar la escasez de obreras al comienzo del ciclo de la colonia (los machos no trabajan). Poner huevos en forma continua y no esperar, como parásitos, a que otras produzcan obreras, también podría contribuir a la oportunidad de que, con el tiempo, una hembra pueda convertirse en dominante, puesto que, en las avispas sociales, la postura constante, en general, conduce al desarrollo de los ovarios, a la mayor capacidad de postura y al dominio (la falta de postura resulta en la contracción de los ovarios y en subordinación) (5,12).

Más adelante, cuando la producción de las obreras ha comenzado y los ovarios de cada reina están más desarrollados [como lo evidencia el abultamiento, cada vez más grande, del abdomen de las reinas], la competencia entre las reinas (curvado agresivo y consumo de huevos ajenos) aumenta, hasta que sólo queda una. En esa etapa, la única reina duradera puede producir obreras a una tasa que iguala, o supera, la de un grupo de reinas jóvenes (Figura 1) y, al menos en un nido de tamaño reducido, puede inhibir la reproducción de sus semejantes del nido (13).

La reina dominante conquista una colonia construida y mantenida, en gran parte, por descendientes de otras: en el caso de la reina única de la Figura 1, un 89% estimado (14) de las obreras que emergieron antes y durante, su reinado, eran descendientes de otras hembras del enjambre fundador, que no produjeron ni ponedoras ni machos en ese nido. Algunas de las derrotadas (las que se van con los enjambres) tienen oportunidad de reproducirse en un nuevo nido. Es pro-

bable que las que han sido desterradas sin enjambres, así como las que se convierten en obreras, si acaso, tendrán pocas oportunidades de reproducirse (no se observó a ninguna poner huevos posteriormente). Estas resultan efectivamente esterilizadas en la competencia con sus semejantes del nido.

Esta hipótesis de "perdedora mutualista" (la sugerencia de que la mayor competencia entre los miembros de un grupo de cooperación temporal podría imponerles fertilidad reducida a algunos individuos) resuelve el enigma de cómo una sociedad mutualista, que implica actividades que benefician a otros sin reducir el éxito reproductivo (aptitud reproductiva), podría provocar una drástica reducción de la aptitud reproductiva de algunas auxiliares sin manipulación por parte de los progenitores, ni beneficios para los parientes; en el pasado, este problema ha constituido una

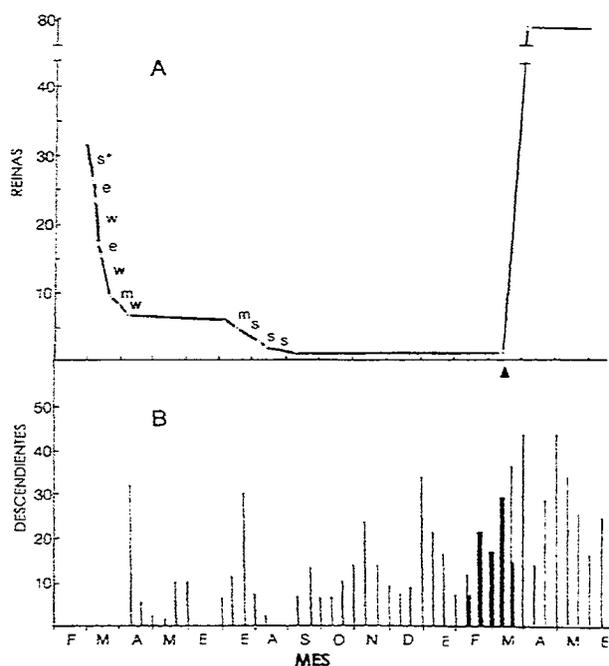


Figura 1. Cambios en el número de reinas presentes en una colonia de *Metapolybia aztecoides*, luego de la observación del comportamiento previo al enjambre (s), comportamiento de conversión en obrera (w), y desalojo del nido en seguida de los ataques (e). Algunas reinas desaparecieron (m) por razones desconocidas. El triángulo oscuro muestra la hora de desaparición de la monoginia; S* fue un enjambre prematuro, debido al recalentamiento del nido. (B) Descendientes adultos producidos (número de celdas de pupas a término, vaciadas durante los 10 días anteriores). Las barras oscuras muestran el período de producción de reinas. Este nido fue abandonado en junio.

parte importante de la objeción a las teorías mutualistas de evolución de auxiliares (10,15).

En general, las auxiliares estériles pueden mantenerse en una población mediante el mutualismo, si el tamaño medio de la nidada reproductora de mutualistas activos (auxiliares que viven en grupo), incluyendo los esterilizados en la competencia, es mayor que el de los individuos solitarios, o que el de los miembros inactivos del grupo (16). Todas las condiciones necesarias (16) para la producción de obreras por reinas temporales en colonias jóvenes de *M. aztecoides*, parecen darse. No obstante, el mutualismo podría no ser la causa de la ejecución de tareas de obrera por algunas reinas anteriores, puesto que éstas podrían no estar capacitadas para reproducirse después de ayudar, como lo exige esta hipótesis (16). En un caso de egoísmo total (el mutualismo puro, sin oportunidad de recompensas indirectas mediante beneficios para los parientes), se esperaría que las ponedoras subordinadas lucharan a muerte por tomarse la colonia, a menos que la mínima oportunidad de reproducirse, o el exilio, fuera mayor para una obrera, que para una luchadora (17,18).

Es probable que las reinas temporales que producen obreras aparezcan en otras especies temporalmente poliginias, en que la colonia atraviesa por una etapa de monoginia antes de producir descendientes sexuales (19). En las colonias recién fundadas de *Polistes fuscatus*, las hembras apareadas que, en últimas, no resultan reproductivas, en ocasiones ponen huevos que producen obreras, en una situación comparable con la situación de las colonias jóvenes de *Metapolybia*: las fundadoras de nidos solitarias son escasas, una vez que se inicia la construcción del nido en la primavera; las auxiliares ponedoras están subordinadas a las auxiliadas y con frecuencia son derrotadas (resultan esterilizadas) en la competencia; las ponedoras subordinadas conservan su capacidad de poner huevos (son reproductoras aspirantes) durante períodos prolongados (18). Tal como en *M. aztecoides*, las cofundadoras de *P. fuscatus* son parientas cercanas, y es probable que con frecuencia, sean hermanas (18, 20); así, su comportamiento también podría explicarse en términos de selección de parentesco, o manipulación materna, y también con la hipótesis de mutualismo que aquí se propone. La dificultad para distinguir cuál de estas tres hipótesis es aplicable en la naturaleza, se complica por el hecho de que todas las tres modalidades de selección podrían operar en forma simultánea, para producir comportamientos de ayuda entre parientes.

REFERENCIAS Y NOTAS

1. Los especímenes fueron determinados por O. W. Richards y depositados en el British Museum of Natural History, en Londres. Otros especímenes de garantía se encuentran en la Universidad del Valle, en Cali.
2. M. J. West-Eberhard, en "Proceedings of the 7th International Congress of the International Union for Study of Social Insects", London (1973), pág. 396.
3. Hasta donde se observó, todos los nidos de esta especie, que presentan machos recién emergidos, han sido de tamaño relativamente grande (900 celdas o más) y poliginios. Todas las diez colonias monoginias observadas carecían de machos, y ocupaban nidos de tamaño relativamente reducido. Todas las colonias de gran tamaño eran poliginias. Se observó lo mismo, en una población grande de esta especie, observada en Costa Rica, aunque una colonia de tamaño reducido produjo machos (A. Forsythe, comunicación personal).
4. El desarrollo temporal de los ovarios en las obreras, se ha encontrado en *Polistes gallicus* (5), y en disecciones que he efectuado en *M. aztecoides*, *Protopolybia scutellaris*, *Polybia ignobilis*, *Polybia scrobalis* y *Pseudochartergus* sp.; en *M. aztecoides*, siete nuevas reinas (sustitutas) disecadas 3 días después de la eliminación experimental de la reina, eran hembras jóvenes no apareadas, de leve desarrollo ovárico [el abultamiento ovárico medio (oocitos, más racimos de células nodriza) por ovario fue de sólo 3.8, comparado con 23, en la reina eliminada; el oocito más grande que se encontró fue de 0.23 mm, comparado con 80, en la reina eliminada] [Véanse en M. J. West-Eberhard, *Cespedesia* 4, 245 (1975), métodos para determinar la edad relativa y el desarrollo ovárico]. Es evidente que las reinas sustitutas salen del nido para aparearse: las que se disecaron un mes después de la eliminación de la reina de *M. docilis*, presentaron espermateca llena. Las de la colonia en observación prolongada (Figura 1), pusieron huevos (fertilizados) que produjeron hembras, aunque nunca se observaron machos en ese nido.
5. L. Pardi, *Physiol. Zool.* 21, 1 (1948).
6. Esta fue la única hembra que se observó poner huevos, ejecutar la inclinación agresiva, o provocar la danza de las obreras, durante ese período. Las disecciones efectuadas en hembras de otras colonias monoginias, demuestran que la reina única es la única hembra presente que tiene oocitos maduros, o casi maduros.
7. M. J. West-Eberhard, (1967, y referencias)
8. R. D. Alexander, comunicación personal. El parentesco fraccionado promedio (por, descendencia) entre una obrera y sus hermanas, es de ?, cuatro veces mayor que aquel con sus primas (3/16).
9. El parentesco genético fraccionado, por descendencia (r), de una sobrina es 3/8, y el de las hijas, ?. Véase discusión de valor reproductivo inclusivo y selección de parentesco en M. J. West-Eberhard, *Q. Rev. Biol.* 50, 1, (1975) y referencias.
10. Una discusión sobre comportamiento de ayuda impuesto por los progenitores aparece en R. D. Alexander, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3, 193, (1974).
11. El tiempo necesario para producir una obrera forrajera, es igual al tiempo de desarrollo, desde la etapa de huevo has-

- ta la de adulto (45 días), más el promedio de edad en que se observó forrajeo (10 días), o sea, 55 días. El tiempo promedio del ciclo de vida estimado para una obrera, basado en las historias de vida completas de las primeras 15 descendientes de una colonia recién fundada (Figura 1), durante un período en que ninguna obrera partió con los enjambres, varió entre 7 y 52 días. Por tanto, es probable que aun las obreras relativamente longevas del enjambre fundador desaparezcán antes de la emergencia de las primeras descendientes obreras.
12. S. Flanders, en *Proceedings of the 8th International Congress of the International Union for the Study of Insects Bern* (1969), pág. 47 (1969).
 13. M. J. West-Eberhard [en *Proceedings of the 61^h International Congress of the International Union for the Study of Social Insects*, Wageningen (1977)] trata la conservación del dominio reproductor en las avispas sociales.
 14. Con base en los datos de la Figura 1, y en la suposición de que todas las reinas habían aportado por igual a la producción de huevos que produjeron obreras, puestos durante el tiempo en que las reinas se encontraban en el nido.
 15. W. D. Hamilton. *J. Theor. Biol.* 7, 17 (1964); *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3, 193, (1972); N. Lin y C. D. Michener [*Q. Rev. Biol.* 47, 131 (1972)], bosquejan una teoría mutualista de la sociabilidad de los insectos.
 16. Esto requiere que (i) la vida en grupo pueda resultar más ventajosa que la reproducción solitaria; (ii) que ayudar sea más ventajoso que no ayudar (en términos del éxito reproductor futuro); (iii) que las auxiliares permanezcan aptas para reproducirse si tienen la oportunidad de hacerlo; y (iv) que algunos miembros del grupo resulten derrotados (con el tiempo resultan estériles) en la competencia con otros.
 17. No he observado reinas luchando abiertamente, en *M. aztecoides*, pero ocurre en *M. cingulata* [A. Forsythe, *Psyche* 82, 299 (1975)]. En *Polistes*, puede causar graves lesiones (observación inédita) y estancamiento del desarrollo de la colonia.
 18. M. J. West-Eberhard, *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 140, 1 (1969).
 19. En ciertas hormigas, por ejemplo, *Lasius flavus* y *Solenopsis saevissima* [E. O. Wilson, Wilson, *The Insect Societies* (Belknap, Cambridge, Mass, 1971)], las colonias son fundadas por varias reinas que luchan al emerger la nidada, hasta que la colonia queda monoginia. Muchas avispas sociales, tropicales (Polybiini) presentan etapas poliginias y monoginias (3), pero la duración y la época, se desconocen.
 20. R. Metcalf, Tesis, Harvard University (1975).
 21. Agradezco a R. D. Alexander, M. Breed, W.G. Eberhard, A. Forsythe, E. Leigh, C. D. Michener, K. Noonan, J. Pickering, N. Smith, E. Wilson y a D. Windsor, por la crítica de una versión anterior de este manuscrito. A los Drs. Alexander, Eberhard, Leigh y Michener, por sus útiles comentarios en el curso de diversas etapas. Las discusiones con M. Litte me ayudaron a aclarar algunos puntos particulares.