**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

FACULTAD DE BIOLOGÍA

**Departamento de Biología Animal,
Parasitología, Ecología, Edafología y
Química Agrícola**

(Área de Zoología)

**Forrajeo, establecimiento de nidos y química del
parasitismo en avispa excavadoras (Hymenoptera:
Crabronidae: *Bembix*, *Stizus*)**

*Memoria presentada por Yolanda Ballesteros Álvarez para optar al título de Doctor en
Ciencias Biológicas, dirigida por los doctores Josep Daniel Asís Pardo, Josep Tormos
Ferrando, Laura Baños Picón y Carlo Polidori.*

Salamanca, 2013

La doctoranda,

Yolanda Ballesteros Álvarez

Este trabajo ha sido financiado a través de los proyectos SA094A09 y SA010A06 (Junta de Castilla y León) y CGL2010-16730 (MICINN), y por una beca de investigación Universidad de Salamanca-Banco Santander.

Los Doctores D. Josep Daniel Asís Pardo, D. José Tormos Ferrando y Dña. Laura Baños Picón, del Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca; y el Doctor D. Carlo Polidori, del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC),

AUTORIZAN:

La presentación, para su lectura, de la Tesis Doctoral titulada “**Forrajeo, establecimiento de nidos y química del parasitismo en avispas excavadoras (Hymenoptera: Crabronidae: *Bembix*, *Stizus*)**”, realizada por Dña. Yolanda Ballesteros Álvarez, bajo su dirección, en la Universidad de Salamanca.

Fdo. Josep Daniel Asís Pardo

Fdo. José Tormos Ferrando

Fdo. Laura Baños Picón

Fdo. Carlo Polidori

Salamanca, a 1 de octubre de 2013

***A mis padres y a mi hermana, porque
todo va y todo viene, menos los que le
vieron a uno crecer.***

“...*Cannot the kingdom of salvation take me home?*”

Cliff Burton

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero dar las gracias a mi familia, por su apoyo moral, así como económico. Por haberme dado la oportunidad de llevar a cabo esta tesis, por la ayuda prestada y su solícita anticipación a las necesidades que pudiera tener en cualquier momento. Por ser los que se preocupaban de decirme “ya no trabajes más hoy”, “si tú quieres, haz una tesis aunque no te den ninguna beca, que nosotros te ayudamos”. Sonia, eres muy buena gente, espero que las cosas te salgan todo lo bien que te mereces.

Quiero también dar las gracias a mis directores, Josep Daniel Asís, Laura Baños, Carlo Polidori y Josep Tormos. Hemos compartido el trabajo de campo, el trabajo de laboratorio, los congresos... Vuestras aportaciones, sugerencias y correcciones han sido cruciales para elaborar un trabajo de una calidad adecuada a lo que una tesis doctoral debe ser. Gracias por el tiempo (abundante) que me habéis dedicado a pesar de estar “hasta arriba de tarea”.

A todos los compañeros del laboratorio (algunos de ellos, mis propios directores) que han participado en la recogida de datos en el campo, prestando desinteresadamente su ayuda. Gracias, Pepe, Josep Daniel, Laura, Marina y Natalia.

Debo, también, agradecer al Prof. Thomas Schmitt la oportunidad de unirme temporalmente a su laboratorio de la Universidad de Friburgo (Alemania). Gracias por introducirme en el mundo fascinante de la química de los insectos. Asimismo, gracias por resolver mis dudas de principiante, por tratarme como a un miembro más del laboratorio a pesar de no entender ni de química ni de alemán, y por los ratos de esparcimiento en la azotea. Gracias a Mareike Wurdack por su tiempo tanto dentro como fuera del laboratorio.

Gracias a mis amigos, que han vivido el día a día de esta tesis, y que han evitado que perdiera el sentido del humor en el intento, sobre todo en las etapas finales, cuando el estrés y el cansancio afectaban a mi estado de ánimo. Muchos ratos, me han ayudado a olvidarme y a descansar del abundante y duro trabajo que ha supuesto esta tesis.

Por último, expresar mi gratitud a las personas que han ayudado con la identificación de los diferentes grupos de insectos: a M. Portillo por su ayuda con las determinaciones de los dípteros capturados durante las sucesivas temporadas de campo;

a S. F. Gayubo, por su contribución en la determinación de los parásitos; a J. J. Presa y a M. D. García por su ayuda con las determinaciones de los ortópteros.

ÍNDICE

CAPÍTULO INTRODUCTORIO

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Las avispas de la arena: aspectos generales de su biología	1
1.1.1. El género <i>Bembix</i>	4
1.1.2. El género <i>Stizus</i>	7
1.2. Enemigos naturales	7
1.3. Las avispas de la arena como modelos en ecología comportamental	10
1.4. La Teoría del Forrajeo Óptimo (<i>Optimal Diet Theory, ODT</i>)	14
1.5. El concepto de Especialización Individual	16
1.6. Nidificación en agregados y patrones espaciales	17
1.7. Los CHCs, compuestos cuticulares de importancia significativa	19
2. METODOLOGÍA GENERAL	21
2.1. Área de estudio	21
2.2. Toma de datos	23
2.2.1. Establecimiento de un sistema de coordenadas (x, y)	23
2.2.2. Marcaje de las avispas y medición de parámetros biométricos	25
2.2.3. Marcaje y posicionamiento de los nidos	25
2.2.4. Obtención de presas y medición de parámetros biométricos	26
2.2.5. Análisis de datos y metodología específica	28
3. REFERENCIAS	28
OBJETIVOS	43

CAPÍTULO 1

¿Son las avispas solitarias con aprovisionamiento de tipo progresivo forrajeadores óptimos?

Un estudio con la avispa excavadora *Bembix merceti* (Hymenoptera: Crabronidae)

RESUMEN	45
INTRODUCCIÓN	46
MATERIALES Y MÉTODOS	50
RESULTADOS	54
DISCUSIÓN	61

CONCLUSIONES.....	71
REFERENCIAS	71

CAPÍTULO 2

¿Se encuentra influida la selección individual de presas, en las avispas excavadoras del género *Bembix*, por la morfología relacionada con las habilidades para el vuelo de sus presas?

RESUMEN	77
INTRODUCCIÓN.....	78
MATERIALES Y MÉTODOS	82
RESULTADOS.....	87
DISCUSIÓN	95
CONCLUSIONES.....	102
REFERENCIAS	104

CAPÍTULO 3

La distancia morfológica y la distancia entre nidos, dos factores que explican el solapamiento intraespecífico de las presas

RESUMEN	111
INTRODUCCIÓN.....	112
MATERIALES Y MÉTODOS	115
RESULTADOS.....	122
DISCUSIÓN	130
CONCLUSIONES.....	136
REFERENCIAS	137

CAPÍTULO 4

Patrones de variación interindividual en la dieta de *Bembix merceti* (Hymenoptera: Crabronidae): una aproximación basada en las teorías de redes

RESUMEN	143
INTRODUCCIÓN.....	144
MATERIALES Y MÉTODOS	149
RESULTADOS.....	158
DISCUSIÓN	163
CONCLUSIONES.....	172

REFERENCIAS	173
-------------------	-----

CAPÍTULO 5

Las avispas excavadoras del género *Bembix* confían en la localización de los conespecíficos, y no en la experiencia previa o en la presencia de heteroespecíficos, durante la toma de decisiones para el asentamiento del nido

RESUMEN	183
INTRODUCCIÓN.....	184
MATERIALES Y MÉTODOS	187
RESULTADOS.....	193
DISCUSIÓN	202
CONCLUSIONES.....	206
REFERENCIAS	206

CAPÍTULO 6

Comunicación química entre la avispa cuco *Parnopes grandior* (Hymenoptera: Chrysididae) y sus hospedadores, avispas excavadoras del género *Bembix* (Hymenoptera: Crabronidae)

RESUMEN	213
INTRODUCCIÓN.....	214
MATERIALES Y MÉTODOS	218
RESULTADOS.....	224
DISCUSIÓN	233
CONCLUSIONES.....	242
REFERENCIAS	244

CONCLUSIONES.....	251
-------------------	-----

CAPÍTULO INTRODUCTORIO

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Las avispas de la arena: aspectos generales de su biología

Los Bembicinae (Hymenoptera, Crabronidae), comúnmente conocidos como “avispa de la arena”, son una subfamilia compuesta por unas 1.700 especies de himenópteros solitarios (Pulawski, 2012). Esta subfamilia se encuentra distribuida por todo el mundo, aunque es un grupo especialmente diverso en las zonas desérticas del suroeste de los Estados Unidos, sur de África y Australia (Evans y O’Neill, 2007). Se trata de avispas solitarias, cuyas hembras aprovisionan sus nidos con presas paralizadas (con la excepción del género *Microbembex* Patton, 1979, que aporta presas muertas o impedidas, Evans y O’Neill, 2007), aunque las de unos pocos géneros (por ejemplo, los pertenecientes a la tribu Nyssonini, *Nysson* Latreille, 1802, *Zanysson* Rohwer, 1921 y *Acanthostethus* Smith, 1869, así como el Stizini *Stizoides* Guérin-Méneville, 1844) se alimentan (como parasitoides) a expensas de otras avispas (Evans, 1966a). Las hembras excavan nidos exclusivamente en el suelo (O’Neill, 2001), utilizando para ello las mandíbulas y las patas delanteras. Dichos nidos están constituidos por un túnel, al final del cual se encuentran una o varias celdas (Fig. 1-a), en cada una de las cuales la hembra propietaria del nido deposita un huevo, así como las presas necesarias para que la futura larva complete su desarrollo (Evans y O’Neill, 2007).

Los nidos se establecen en superficies arenosas de dureza variable, disponiéndose frecuentemente en agregaciones más o menos densas, dentro de parches arenosos (Evans y O’Neill, 2007). Además, en ocasiones se ha observado el

establecimiento de *falsos nidos* (Figs. 1-a, 1-b), túneles superficiales y ciegos contruidos en la inmediata proximidad de los nidos reales, que contribuyen, presumiblemente, a confundir a los parásitos durante su búsqueda de nidos (Evans, 1966b; O'Neill, 2001). Este tipo de estructuras ocurren ocasionalmente en *Stizus* Latreille, 1802 y frecuentemente en *Bembix* Fabricius, 1775 (Evans y O'Neill, 2007).

Figura 1. a. Esquema general de un nido idealizado de Bembicinae en vista lateral. En función de la especie, el número de celdas puede variar; asimismo, los cierres externos, internos, montículos y falsos nidos pueden encontrarse, o no, presentes. **b.** Montículo de un nido idealizado, en vista superior, con los posibles falsos nidos en posición lateral, y la entrada al nido activo en el centro. Figuras tomadas de Evans y O'Neill (2007) y Evans y O'Neill (1988), respectivamente.

Aunque en algunas especies la arena procedente de la excavación de los nidos es dispersada (Evans, 1957; Evans y O'Neill, 2007), en la mayor parte de los Bembicinae se acumula, formando montículos conspicuos (Evans, 1966a), visibles a la entrada de los nidos (Figs. 1-a, 1-b).

Las presas son paralizadas mediante la administración de veneno a través del aguijón y, en el caso de los Stizini y Bembicini, transportadas en vuelo hasta el nido, de manera que, como ocurre comúnmente en avispa solitarias, el aprovisionamiento implica una inversión energética considerable (Field, 1989; Strohm y Linsenmair, 1999;

Strohm y Marliani, 2002). En general, sus patrones de aprovisionamiento se corresponden con la estrategia de los *central-place foragers* (es decir, forrajeadores con lugar central), que se desplazan desde su nido hasta diferentes lugares para adquirir alimento, regresando al nido con una única presa cada vez (Stephens y Krebs, 1986). En muchas especies se ha registrado la presencia de cierres temporales (mediante tapones de arena) internos y/o externos (Fig. 1-a), durante la ausencia de la hembra, o cuando ésta se dispone a pernoctar en el interior del nido (Evans y O'Neill, 2007).

Existen dos modelos básicos mediante los que las avispas solitarias pueden aportar presas a sus larvas, si bien entre ambos extremos se ha observado una gran variedad de estrategias intermedias. Por un lado, en el modelo *progresivo*, la actividad de aprovisionamiento se solapa sustancialmente en el tiempo con el estado larvario de la descendencia, y la hembra cierra el nido poco antes de que la larva comience a construir su capullo (Evans, 1966a); de esta manera, la hembra puede llevar a cabo un seguimiento de su larva y aportarle presas en función de sus necesidades diarias. En el modelo *masivo*, por otro lado, todas las presas son aportadas antes de la eclosión del huevo, de manera que no existe contacto entre la hembra y la larva (Evans y O'Neill, 2007).

Cuando se ha completado el aprovisionamiento, la hembra cierra la celda (rellenando el acceso a la galería principal con arena, dando lugar a cierres permanentes internos, Fig. 1-a), y también la propia galería de forma definitiva, en el caso de que el nido sea unicelular. Por su parte, la larva empezará a tejer su capullo cuando haya consumido las provisiones, a partir de seda y granos de arena, entrando a continuación en la fase de prepupa (Evans y O'Neill, 2007). Únicamente un nido es aprovisionado al mismo tiempo por cada hembra.

El comportamiento exhibido por los machos es, en general, menos complejo que el de las hembras. Patrullan en busca de hembras vírgenes, a través de la llamada *scramble competition* (o “competencia por desplazamiento”, Evans y O’Neill, 2007), o defienden pequeños territorios en el área de de emersión. Dado que las hembras se aparean una única vez y son receptivas inmediatamente después de su emersión, las especies del grupo son proterándricas, produciéndose el pico de máxima actividad de los machos cuando tiene lugar la emersión de las hembras; posteriormente, la abundancia de machos decrece en un plazo de unas 2 ó 3 semanas, pudiendo encontrarse ausentes en momentos más avanzados de la estación de vuelo (Evans, 1966a). En general, los machos de *Bembix* compiten por las hembras a través de la competencia por desplazamiento (aunque existen algunas excepciones, ver Dodson y Yeates, 1989; Larsson y Larsson, 1989), mientras que se ha observado territorialidad en el caso de *Stizus continuus* (Klug, 1835) (Asís *et al.*, 1988, 2006). En esta última especie, así como en algunas del género *Bembix*, la competencia por las hembras puede llegar a ser tan extrema que los machos excavan en los puntos en los que detectan hembras a punto de emerger, guiados probablemente por pistas químicas o vibracionales (Schöne y Tengö, 1981; Larsen *et al.*, 1986), constituyéndose en algunas ocasiones unas características “bolas reproductivas”, formadas por numerosos machos que se agolpan alrededor de una hembra recién emergida (Evans, 1957; Asís *et al.*, 1988).

1.1.1. El género *Bembix*

El género *Bembix* (Fig. 2) incluye casi 350 especies (Pulawski, 2012), siendo el más amplio de los géneros de Bembicini. Se trata de un género cosmopolita, con especies distribuidas por todas las regiones zoogeográficas, habiéndose citado 50 de la Región Paleártica (Bohart y Menke, 1976).

Las hembras de todas las especies europeas de *Bembix* capturan presas del orden Diptera para alimentar a sus larvas (Evans y O'Neill, 2007; Ballesteros *et al.*, 2012), aunque en especies africanas o australianas se han citado presas de otros grupos, tales como lepidópteros, odonatos, neurópteros o himenópteros (Evans, 1957; Evans y Matthews, 1973). Tras el cierre del nido, la larva termina de desarrollarse en un plazo de uno o dos días (Evans, 1957), momento en el cual comienza a confeccionar el capullo.

El género incluye especies tanto multivoltinas como univoltinas. En las primeras, la larva pasa únicamente un mes dentro del capullo (alrededor de medio mes como prepupa y otro medio como pupa); sin embargo, en las especies univoltinas (así como en la última generación anual de las multivoltinas), la larva permanece en forma de prepupa hasta la primavera siguiente, momento en el cual se produce la pupación, seguida de la emersión, probablemente en respuesta a cambios de temperatura (Evans, 1957).

Bembix merceti Parker, 1929 es una especie endémica de la Península Ibérica, que nidifica en agregaciones dispersas establecidas en zonas arenosas. Los nidos son unicelulares, con la celda situada a 7,5-11 cm de profundidad; el aprovisionamiento es progresivo, y la entrada al nido permanece oculta mediante cierres internos y externos. La hembra tarda 5-6 días en completar un nido (Asís *et al.*, 1992, 2004), habiéndose citado diferentes especies de las familias Sarcophagidae, Tachinidae, Muscidae, Bombyliidae, Stratiomyidae, Calliphoridae, Syrphidae y Tabanidae como presas de esta especie (Asís *et al.*, 1992, 2004; Ballesteros *et al.*, 2012).

Bembix zonata Klug, 1835 es una especie distribuida por el sur de Europa. Las hembras excavan nidos unicelulares en zonas arenosas (estableciendo la celda a 8-11,5 cm de profundidad), y llevan a cabo un aprovisionamiento de tipo progresivo (Asís *et al.*, 2004). Para esta especie, se han citado presas pertenecientes a las familias

Syrphidae, Anthomyiidae, Bombyliidae, Calliphoridae, Muscidae, Tabanidae, Asilidae y Therevidae (Bernard, 1934, 1935; Asís *et al.*, 2004; Ballesteros *et al.*, 2012).

Figura 2. Hembra marcada de *Bembix sinuata* a la entrada del nido, con la presa (Diptera) debajo del cuerpo, sujeta con el segundo par de patas. Autor de la fotografía: J. D. Asís.

Figura 3. Hembra marcada de *Stizus continuus* a la entrada del nido, con su presa (Orthoptera) sujeta con el segundo par de patas. Autor de la fotografía: D. Santoro.

Las hembras de *Bembix sinuata* Panzer, 1804, especie distribuida por el sur de Europa y el noroeste de África, construyen nidos unicelulares (con celdas a 7-22 cm de

profundidad) en suelos arenosos, manteniendo cierres internos y externos en los nidos y realizando un aprovisionamiento de tipo progresivo. Para esta especie, se ha observado el aporte de presas pertenecientes a las familias Calliphoridae, Muscidae, Syrphidae y Tachinidae (Asís *et al.*, 1992).

1.1.2. El género *Stizus*

Stizus es un género que contiene algo más de 100 especies (Pulawski, 2012), ampliamente distribuido en regiones templadas y tropicales, aunque no se ha citado de Sudamérica, Australia o el sudeste asiático (Evans y O'Neill, 2007).

Stizus continuus (Fig. 3) es una especie de distribución paleártica que desarrolla ciclos de vida bivoltinos en el sur de Europa (Asís *et al.*, 2006; Polidori *et al.*, 2008, 2009, 2010a), construyendo nidos pluricelulares (de 3-8 celdas, situadas a 8-18 cm de profundidad), en los que se ha documentado la existencia de falsos nidos asociados (Asís *et al.*, 1988). Nidifica formando grandes agregaciones en saladares costeros, y las hembras capturan ninfas o adultos pertenecientes a diferentes familias de ortópteros, entre las cuales se han citado Acrididae, Pyrgomorphidae y Tettigoniidae (Asís *et al.*, 1988; Polidori *et al.*, 2009). Aunque el tipo de aprovisionamiento es masivo en la mayor parte de especies del género, Asís *et al.* (1988) observaron que algunas hembras de *S. continuus* aportaban presas a celdas en las que el huevo ya había eclosionado, siendo éste un tipo particular de aprovisionamiento masivo, llamado *aprovisionamiento masivo ralentizado* (Genise, 1982). La hembra practica cierres temporales durante su ausencia, o cuando se encierra en el interior del nido para pasar la noche.

1.2. Enemigos naturales

En general, las avispas solitarias son atacadas por diversos tipos de enemigos naturales (O'Neill, 2001), que pueden emplear estrategias variadas.

Las hembras de los cleptoparásitos depositan sus huevos o larvas en nidos ajenos, de manera que éstas consumen las provisiones almacenadas para el hospedador. Esta sería la estrategia utilizada por diferentes especies de himenópteros de las familias Chrysididae, Pompilidae y Sapygidae, o del grupo de los esfeciformes, así como por algunos dípteros pertenecientes a la familia Sarcophagidae (O'Neill, 2001).

Las larvas de los parasitoides, por otro lado, se desarrollarían a expensas de la larva o la prepupa del hospedador (Godfray, 1994), siendo éste el tipo de estrategia empleada por los himenópteros de la familia Mutillidae y por algunas especies de Chrysididae, así como por los dípteros de la familia Bombyliidae.

Existen también los “ladrones” de presas, que sustraen las provisiones almacenadas en nidos ajenos, transportándolas a otros lugares para utilizarlas como propias. En esta categoría se incluyen hembras conespecíficas y otras especies de avispas solitarias, así como diversas especies de hormigas (Evans y O'Neill, 2007).

De especial relevancia en el presente trabajo de investigación son los enemigos naturales pertenecientes a la familia Chrysididae, así como a un grupo de dípteros incluidos en la familia Sarcophagidae.

Se han descrito alrededor de 3.000 especies de crisídidos (Hymenoptera: Chrysididae) (Kimsey y Bohart, 1990), de las cuales 170 aparecen en la Península Ibérica (Mingo, 1994). Se trata de insectos de coloración metalizada (con una amplia gama de colores) y cutícula fuertemente esclerotizada, siendo la mayor parte de ellos capaces de adoptar una postura protectora en forma de bola cuando se encuentran amenazados. Son conocidos como “avispa cuco”, debido al tipo de estrategia que emplean para criar a su descendencia: las hembras adultas, tras haber sido fecundadas, buscan el nido de un hospedador adecuado, vigilan constantemente la actividad

nidificadora de la hembra hospedadora y aprovechan su ausencia para acceder al nido y depositar su huevo (Enslin, 1929; Clausen, 1940; Danks, 1970; Polidori *et al.*, 2010b).

La subfamilia Chrysidinae, a la que pertenece el género *Parnopes* Latreille, 1796 (uno de los géneros citado como enemigo natural de algunas especies de *Bembix*), alberga especies que actúan como cleptoparásitas y otras que son parasitoides, atacando a himenópteros aculeados (Gauld y Bolton, 1988). En el caso de las especies parasitoides, las larvas del crisídido se alimentarían a partir de la larva madura o de la pupa del hospedador. Entre los Chrysidinae existen dos estrategias de ovoposición, en función del estado de desarrollo del hospedador: puede llevarse a cabo durante o tras el aprovisionamiento de la celda, de manera que el huevo del crisídido eclosiona y la larva permanece en su primer estado hasta que la larva del hospedador se desarrolla por completo; o bien, la hembra del parasitoide ovoposita cuando el hospedador se encuentra ya en fase de pupa. Aunque se sabe que *Parnopes* se comporta como parasitoide, el tipo de estrategia de ovoposición que éste emplea permanece aún desconocido.

Entre las avispas excavadoras es común el parasitismo de los estados preimaginales por Chrysididae (Evans y O'Neill, 2007), habiéndose observado algunas especies de Chrysidinae como parásitas del género *Bembix* (Asís *et al.*, 1992; Tormos *et al.*, 2009). *Parnopes grandior* (Pallas, 1771), el único representante ibérico del género (Mingo, 1994), ha sido citado como enemigo natural de la descendencia de *Bembix sinuata* y *B. zonata* (Asís *et al.*, 1992) así como de otras *Bembix* (Abeille, 1878; Grandi, 1930, 1934; Semenov y Nikolskaya, 1954).

Las moscas satélite (Diptera: Sarcophagidae: Miltogramminae), por su parte, pueden actuar como cleptoparásitas de avispas esfeciformes (Linsley y MacSwain, 1956; Ristich, 1956; Evans, 1966a; Evans y Hook, 1986). Las hembras adultas de las

moscas satélite patrullan frecuentemente las áreas de nidificación de sus hospedadores, buscan las entradas de los nidos, o esperan posadas a que aparezca una hembra hospedadora que vaya cargada con una presa, larvipositando en los nidos, sobre el hospedador o sobre las provisiones que están siendo transportadas al nido (Newcomer, 1930; Ristich, 1956; Evans y O'Neill, 1988; Spofford y Kurczewski, 1990; Alcock, 2001).

Las larvas de las moscas satélite consumen rápidamente el material pedotrófico almacenado en las celdas para el hospedador, de manera que la larva hospedadora muere por inanición (O'Neill, 2001), si bien en algunas especies de *Bembix* se ha observado que tanto las larvas del hospedador como las de las moscas se encontraban presentes en las celdas (Asís *et al.*, 1992). Ello puede deberse al tipo de aprovisionamiento (progresivo) llevado a cabo por *Bembix*, que permite ajustar la cantidad de alimento aportado al nido según las necesidades de la larva, compensando así la mayor tasa de consumo de presas en el caso de las celdas parasitadas por miltograminos.

1.3. Las avispas de la arena como modelos en ecología comportamental

Las avispas solitarias han sido uno de los objetos de estudio preferidos por naturalistas y etólogos desde hace más de un siglo. Comenzando con Fabre y sus *Souvenirs Entomologiques* (1879), en los que el autor estudiaba aspectos como el *homing* (la orientación para la localización del nido) o los comportamientos innatos en las avispas solitarias; y con Ferton, que contribuyó enormemente al estudio de la biología de los esfeciformes en sus numerosos trabajos (1894, 1895, 1899, 1901, 1902, 1905, 1908, 1909, 1910, 1911, 1912, 1914, 1920), toda una serie de investigaciones han demostrado que las avispas solitarias son sujetos apropiados para llevar a cabo estudios comportamentales en el campo. Así, etólogos clásicos utilizaron diversos géneros de

esfeciformes, tales como *Philanthus* Fabricius, 1790 (Tinbergen, 1932, 1935), *Ammophila* Kirby, 1798 (Baerends, 1941) o *Bembix* (van Iersal, 1952) como modelos etológicos para llevar a cabo estudios relacionados con el *homing* y comportamiento cazador, con el comportamiento nidificador, y con el *homing*, respectivamente. Más recientemente, Grandi (1961) ha aportado datos sobre el comportamiento nidificador de multitud de especies terrícolas, y Evans (1957, 1959, 1966a) y Alcock (1975a, b, c) han abordado estudios de ecología comportamental empleando especies de avispas esfeciformes como modelos.

Por lo tanto, tradicionalmente las avispas solitarias han ofrecido a los ecólogos comportamentales y a los biólogos evolutivos modelos para el estudio de la evolución del forrajeo y de las estrategias parentales, así como de otros aspectos relacionados con los sistemas de apareamiento, la termorregulación y la eusociabilidad (O'Neill, 2001).

En cualquier organismo (incluidas las avispas solitarias), la adquisición de energía es un requerimiento esencial para la supervivencia y el correcto funcionamiento de los procesos vitales, motivo por el cual la identificación de los factores que modelan el nicho trófico ha ocupado, desde hace décadas, un lugar primordial en los estudios de la ecología de las especies animales (Stephens y Krebs, 1986; Werner y Sherry, 1987; Smith, 1990; Araújo y Gonzaga, 2007; Araújo *et al.*, 2010). Los ecólogos coinciden en que la dieta de un organismo es un aspecto fundamental de su nicho ecológico, cuyo estudio y cuantificación son primordiales para conocer la ecología básica de una especie (Sih y Christensen, 2001). Si bien los estudios descriptivos (a nivel de especie o población) acerca de los tipos de presas que son capturadas por las avispas de la arena son abundantes (Evans y O'Neill, 2007), este grupo tiene, adicionalmente, un enorme potencial para llevar a cabo estudios más precisos en relación con la captura de presas, desde perspectivas más novedosas y realistas. En particular, estas avispas poseen

cualidades apropiadas para estudiar aspectos relacionados con la partición de recursos a nivel intraespecífico o intrapoblacional, así como para evaluar si llevan a cabo una captura óptima de presas (a través de la *ODT*, ver más abajo). Su idoneidad para este tipo de estudios reside, por un lado, en su comportamiento como *central-place foragers*, de manera que es sencillo monitorizar su actividad individual (lo cual permite atribuir tipos determinados de presas a hembras concretas), así como obtener varias presas por nido (Polidori *et al.*, 2005, 2010c; Santoro *et al.*, 2011), haciendo más fiables las observaciones; por otro lado, la variación del tamaño corporal es suficientemente grande dentro de las poblaciones de avispas de la arena como para poder detectar diferencias de eficiencia potencialmente relacionadas con el tamaño de la avispa (incluidas las diferencias de eficiencia en el aprovisionamiento) (O'Neill, 2001; Evans y O'Neill, 2007; Coelho, 2011).

Si la adquisición de alimento es fundamental para la subsistencia de los organismos, las relaciones entre enemigos naturales y hospedadores se encuentran entre las relaciones bióticas más importantes (Strohm *et al.*, 2008). En particular, los nidos de aquellas avispas y abejas que ejercen cuidados parentales (como por ejemplo *Bembix* y *Stizus*) son objetivos especialmente interesantes para los parásitos (Wilson, 1971; Jacob-Remacle, 1986; Evans y O'Neill, 1988), debido a la gran cantidad de recursos nutritivos almacenados en ellos. Los intereses de enemigos naturales y hospedadores son altamente divergentes, en tanto que los primeros deben desarrollar estrategias que les permitan evadir la detección por parte de los hospedadores, mientras que los segundos deben perfeccionar mecanismos para proteger a su descendencia, incluyendo métodos que les permitan llevar a cabo un reconocimiento precoz de sus enemigos naturales (Tengö y Bergstrom, 1977; Rosenheim, 1988; Quicke, 1997; Strohm *et al.*, 2001, 2008), originándose así una “carrera de armamentos” entre ambos (Dawkins y Krebs, 1979;

Davies *et al.*, 1989; Foitzik *et al.*, 2003; Lyon, 2004; Brandt *et al.*, 2005). Al basarse los insectos en pistas en gran medida químicas para obtener información de su entorno (Jackson y Morgan, 1993; Godfray, 1994; Herzner *et al.*, 2005), es razonable que estas carreras de armamentos tengan, al menos, un componente de naturaleza química, siendo particularmente importantes para las funciones de reconocimiento los compuestos hidrocarbonados cuticulares (CHCs) (Blomquist y Bagnères, 2010). Los CHCs son lípidos no polares, que recubren totalmente la cutícula de los insectos, y que cumplen, principalmente, una función de anti-deseccación (Lockey, 1988); sin embargo, llevan a cabo la importante función secundaria de actuar como semioquímicos para el reconocimiento entre dos o más individuos (Howard y Blomquist, 2005; Blomquist, 2010). El estudio de los CHCs ha demostrado ser útil para explicar las relaciones de parasitismo en multitud de insectos (Bagnères y Lorenzi, 2010), y se pretende aplicar aquí al estudio del parasitismo por parte de algunas avispas cuco hacia varias especies de avispas de la arena.

Por otra parte, se han propuesto ciertos tipos de parasitismo como factores que, bajo determinadas circunstancias (Wcislo, 1986; Evans y O'Neill, 1988), podrían determinar la tendencia a la agregación de los nidos observada en numerosas avispas de la arena (Evans y O'Neill, 2007), si bien no son las únicas causas que pueden producir dicha agregación. Otros factores, tales como los relacionados con la *selfish herd hypothesis* (Wcislo, 1984; Larsson, 1986) o la escasez de zonas apropiadas para la nidificación (Brockmann, 1979), así como los procesos de filopatria (Yanega, 1990) y la atracción hembra-hembra (Polidori *et al.*, 2008), han sido sugeridos como posibles causas que pueden originar estas agregaciones.

1.4. La Teoría del Forrajeo Óptimo (*Optimal Diet Theory, ODT*)

El desplazamiento hasta el lugar de forrajeo, así como la localización y captura de las presas, consumen una gran cantidad de energía que, como ya se ha mencionado, es particularmente elevada en el caso de las avispas solitarias. La *ODT*, propuesta por Emlen (1966) y MacArthur y Pianka (1966), constituye un buen punto de partida para estudiar si un individuo seleccionará sus presas intentando optimizar su inversión energética, bajo la hipótesis de que los depredadores forrajean de manera óptima.

La *ODT* ha sido empleada para intentar explicar el tipo de dieta de una gran variedad de animales, tanto vertebrados como invertebrados, y en consumidores tanto de materia animal como vegetal (Sih y Christensen, 2001). De acuerdo con esta teoría, en los *central-place foragers*, como es el caso de las avispas de la arena, existe una regla de mínimos aceptables: intentar capturar una presa y regresar al lugar central siempre y cuando el valor de la presa compense la energía invertida en el desplazamiento y la búsqueda. Debido a que en el medio natural las presas están distribuidas en parches, y dado que estos parches pueden encontrarse a diferentes distancias del “lugar central”, los costes energéticos involucrados en la captura de presas dependerán, entre otros factores, de la distancia del parche al lugar central. Por ello, el umbral del valor energético de las presas aceptables aumentará a medida que crece la distancia del lugar central al parche de forrajeo, de manera que sería de esperar que los depredadores capturen presas de mayor valor energético en parches lejanos (Pyke, 1984). Asimismo, de acuerdo con la *ODT*, los individuos de mayor tamaño, capaces de transportar presas más pesadas (Marden, 1987), deberían optimizar sus capturas depredando sobre presas más grandes (de mayor valor energético), siempre y cuando el peso de la presa no afecte dramáticamente a los costes de su captura.

Es necesario tener en cuenta la influencia que las características biométricas de las partes del cuerpo implicadas en el vuelo (área de las alas, masa de los músculos de vuelo o masa corporal) pueden tener sobre la capacidad para transportar con éxito una mayor o menor cantidad de peso (Norberg y Rayner, 1987; Chai y Srygley, 1990; Domenici, 2001; Almbro y Kullberg, 2008, 2009; Vogel, 2008). Según Marden (1987), los dos parámetros principales que determinan la capacidad de vuelo son la relación entre la masa de músculos de vuelo y la masa total del cuerpo (recibiendo este valor el nombre de *Flight Muscle Ratio*, *FMR*), y la relación entre la masa corporal y el área total de las alas (llamado *Wing Loading*, *WL*), de manera que la optimización de las presas capturadas podría verse modelada por las limitaciones que estos dos parámetros imponen a las avispas a la hora de transportar presas pesadas, así como por la diferencia entre los *FMR*, o entre los *WL*, de depredador y presa (Chai y Srygley, 1990; Hedenström y Rosén, 2001).

En cualquier caso, no existe, en la actualidad, un consenso con respecto a si las avispas solitarias optimizan, o no, sus viajes de aprovisionamiento para intentar amortizar la energía invertida en los mismos. Por ejemplo, en los crabronidos *Sphecius speciosus* (Drury, 1773), *Tachytes chrysopyga* (Spinola, 1842) o *Bembix troglodytes* Handlirsch, 1893, se ha descartado la existencia de dicha optimización (Hastings, 1986; Coelho, 1997; Grant, 2006; Coelho *et al.*, 2008). Por el contrario, en los esfécidos *Palmodes laeviventris* (Cresson, 1865) y *Sphex ichneumoneus* (Linnaeus, 1758), así como en el crabronido *Clypeadon laticinctus* (Cresson, 1865), han sido observadas correlaciones directas entre la masa de la avispa y la de su presa, o bien la selección de las presas más grandes de entre aquellas disponibles, lo cual sugiere que en estas avispas la presencia de optimización no puede ser completamente descartada (Gwynne y Dodson, 1983; Alexander, 1985; Coelho y Ladage, 1999); adicionalmente, el

crabronido *Sphecius convallis* Patton, 1879 ha sido citado como la especie que depreda de una forma más cercana al ideal teórico (Coelho, 2011), capturando a sus presas de manera óptima.

Por lo tanto, parece necesario obtener más datos que permitan interpretar correctamente los patrones de forrajeo observados en el grupo de las avispas solitarias, de manera que en el presente trabajo se plantea una nueva investigación en el marco de la *ODT*, a través de avispas del género *Bembix*, para intentar mejorar la comprensión actual de los aspectos relacionados con la optimización del forrajeo.

1.5. El concepto de Especialización Individual

Durante mucho tiempo se ha considerado que las especies, o las poblaciones de una especie determinada, estaban compuestas por individuos ecológicamente idénticos, que hacían uso del mismo conjunto de recursos (Bolnick *et al.*, 2002). Por lo tanto, en el pasado, el nicho ha sido tratado como una propiedad de las especies, o de las poblaciones, en su conjunto (Colwell y Futuyma, 1971; Pielou, 1972). Sin embargo, en la actualidad hay una fuerte tendencia a considerar la existencia de especialización individual en los trabajos de ecología trófica, ya que existen numerosas evidencias de que ésta se encuentra ampliamente extendida en el mundo animal (tanto Bolnick, 2003 como Araújo *et al.*, 2011 han publicado revisiones acerca de la existencia de este fenómeno en animales).

Se puede considerar que un individuo se comporta como especialista si consume una porción de recursos diferentes, significativamente más pequeña que la que consume su población en conjunto (Bolnick, 2003); o bien cuando su nicho se solapa poco con el de su población (Bolnick *et al.*, 2002; Svanbäck y Persson, 2004). Así, poblaciones o especies que son en apariencia generalistas, podrían estar constituidas por especialistas individuales que consumen conjuntos más pequeños del nicho total de la población

(Bolnick *et al.*, 2007). Además, la especialización individual puede tener importantes consecuencias sobre la dinámica y la estabilidad de las poblaciones, y sobre la coexistencia de especies (Lomnicki, 1988; Kendall y Fox, 2002; Lichstein *et al.*, 2007; Okuyama, 2008; Lankau, 2009).

Al constituir una aproximación relativamente novedosa, el número de avispa en las que se ha cuantificado la especialización individual es aún bajo (Araújo y Gonzaga, 2007; Polidori *et al.*, 2010c, 2011; Santoro *et al.*, 2011) y, en cualquier caso, las causas que producen la partición de recursos entre los individuos de una población o especie son aún desconocidas en gran medida (Araújo *et al.*, 2010). En el presente estudio se intenta aportar información sobre los factores que propician la partición de recursos a nivel intrapoblacional. Adicionalmente, se ponen en práctica, para ello, enfoques novedosos que han probado ser útiles en investigaciones similares realizadas en otros taxones (principalmente vertebrados), tales como el estudio de la especialización individual basado en las teorías de redes (Araújo *et al.* 2008, 2010; Pires *et al.*, 2011) o en la correlación entre la distancia morfológica y la disimilitud de la dieta (Bolnick y Paull, 2009), el último de los cuales ha sido aplicado recientemente al estudio de la ecología de los insectos depredadores (Polidori *et al.*, 2013).

1.6. Nidificación en agregados y patrones espaciales

En himenópteros terrícolas, la agregación de nidos en áreas más o menos pequeñas no depende de la existencia de condición social, apareciendo en especies tanto solitarias como eusociales, así como en otras cuyas hembras comparten nidos (Evans, 1955; Evans y O'Neill, 1988; McCorquodale, 1989; Potts y Willmer, 1997, 1998; Casiraghi *et al.*, 2003; Polidori *et al.*, 2006a).

Muchas avispa de la arena muestran una tendencia a nidificar en agregados (Evans y O'Neill, 2007). Las razones evolutivas que se han propuesto para explicar

dicha tendencia son variadas, y pueden incluir componentes tanto bióticos como abióticos: por ejemplo, la agregación puede deberse a que el área apropiada para la nidificación tiene una extensión limitada, así como al agrupamiento de los recursos clave (Michener *et al.*, 1958; Brockmann, 1979; McCorquodale, 1989), lo cual puede conducir a la práctica de filopatría (Evans y Hook 1986; Yanega 1990, Polidori *et al.*, 2006b).

Existen tanto costes como beneficios asociados a la agregación de las hembras nidificantes. Entre los costes pueden destacarse la potencial interferencia entre hembras vecinas a la hora de excavar o de aprovisionar sus nidos (Lüps, 1973), el aprovisionamiento por error de nidos ajenos (Evans y Matthews, 1973), un mayor riesgo de cleptoparasitismo de presas por conespecíficos (Field, 1992; Casiraghi *et al.*, 2003), una mayor competencia por recursos que son limitados (Asís *et al.*, 2006; Polidori *et al.*, 2006b) y una transmisión de patógenos más elevada (Brown y Brown, 1986). Las ventajas incluirían la oportunidad de beneficiarse de la potencial estrategia de antiparasitismo o antidepredación que puede constituir la nidificación en agregados (*selfish herd hypothesis*, o *many eyes hypothesis*, Hamilton, 1971; Treherne y Foster, 1980; Evans y O'Neill, 1988; Spofford y Kurczewski, 1992), o una mayor probabilidad de encontrar pareja (Nordell y Valone, 1998).

Otros factores, tales como el establecimiento previo de otros individuos en un área, pueden propiciar la atracción de conespecíficos hacia ese área, al ser interpretada la presencia de estos individuos como la existencia de un bajo riesgo de depredación (Rudolf y Rödel, 2005). Adicionalmente, la presencia de determinados enemigos naturales podría estar relacionada con la densidad de hospedadores en algunos casos (Rosenheim, 1990; Polidori *et al.*, 2010b).

El tipo de patrón espacial que exhiben los nidos dentro de los agregados puede ser variable. Así, los nidos pueden describir tres patrones diferentes: al azar, regular o formando grupos. Aunque los motivos que propician uno u otro tipo de distribución no han sido estudiados en profundidad, se sabe, por ejemplo, que la competencia intraespecífica es un factor que puede determinar que los nidos se distribuyan de manera regular (Brockmann, 1979; Rubink, 1982), y que la escala a la que se lleva a cabo la observación es de mayor importancia para determinar correctamente el tipo de patrón que muestran los mismos (Potts y Willmer, 1998; Polidori *et al.*, 2008).

Con la excepción de las hormigas, que han sido ampliamente estudiadas, la aproximación estadística en profundidad al estudio de la distribución espacial de nidos es escasa para himenópteros terrícolas, limitándose a cuatro especies de abejas y tres de avispas solitarias (Rubink, 1982; Kukuk y Decelles, 1986; Riddick, 1992; Potts y Willmer, 1998; Boesi *et al.*, 2007, 2009; Polidori *et al.*, 2008). Por lo tanto, parece necesario aportar nuevos datos que contribuyan a aclarar los tipos de patrón espacial en el establecimiento de los nidos de himenópteros terrícolas, así como tratar de desvelar cuáles son los factores que podrían influir en la adopción de dichos patrones.

1.7. Los CHCs, compuestos cuticulares de importancia significativa

Los CHCs (compuestos hidrocarbonados cuticulares) recubren por completo la superficie externa de los insectos y su función primaria es evitar o reducir la desecación, la abrasión o las infecciones (Hadley, 1981; Lockey, 1988; Buckner, 1993; St. Leger, 1995; Gibbs, 1998; Martin *et al.*, 2010). Sin embargo, tienen una importante función secundaria: actúan como semioquímicos para el reconocimiento entre individuos (Howard y Blomquist, 2005; Blomquist, 2010) a nivel de especie, género, casta, estado reproductivo, detección de parientes o compañeros de nido, o de parásitos y parasitoides (e.g. Greenberg, 1979; Howard, 1982; Takahashi y Gassa, 1995; Singer, 1998; Lahav *et*

al., 1999; Ruther *et al.*, 2002; Gamboa, 2004; Howard y Blomquist, 2005; Lucas *et al.*, 2005). Según Blomquist (2010), los alcanos (cuyas organizaciones más sencillas incluyen cadenas formadas por carbono e hidrógeno) y los alquenos (de cadenas que exhiben una o varias insaturaciones) son dos de las tres grandes clases existentes dentro de los compuestos hidrocarbonados cuticulares.

Las hembras de las especies que parasitan a la descendencia de los himenópteros, muy frecuentemente deben entrar en el nido del hospedador para depositar sus huevos o larvas, de manera que trazas de estas hembras podrían quedar en el interior del nido. Así, la hembra hospedadora podría abandonar los nidos o destruir los huevos extraños (Rosenheim, 1988; Kimsey y Bohart, 1990), o bien dañar a la hembra parásita en el caso de que detectara estas trazas. Debido a que los insectos emplean frecuentemente pistas químicas (en muchos casos, CHCs) para sus procesos de reconocimiento y localización (Jackson y Morgan, 1993; Godfray, 1994; Herzner *et al.*, 2005), es primordial para un enemigo natural pasar químicamente desapercibido en el interior del nido de su hospedador.

A pesar de que las relaciones parásito-hospedador se encuentran entre las relaciones bióticas más importantes (Strohm *et al.*, 2008), han sido pobremente estudiadas a nivel químico en el caso de los parásitos de la descendencia de himenópteros solitarios que llevan a cabo cuidados parentales (Hefetz *et al.*, 1982; Strohm *et al.*, 2008), de manera que existe un amplio vacío de datos a este respecto. Por lo tanto, es necesario conocer las relaciones químicas de un mayor número de sistemas hospedador-parásito en este tipo de himenópteros, necesidad que trata de satisfacerse en el presente trabajo de investigación.

2. METODOLOGÍA GENERAL

2.1. Área de estudio

El trabajo de campo necesario para el desarrollo de esta investigación se llevó a cabo en dos localidades: de manera principal, en Almarail (Soria) (Fig. 4), y en menor medida, en el Parque Natural Dehesa del Saler (Valencia) (Fig. 5), durante los años 2007, 2008, 2009, 2010 y 2011. Todos los datos fueron tomados durante el período estival, siendo en esta época cuando las avispas objeto de nuestro estudio están presentes, en fase de adultos, en las áreas de nidificación.

Figura 4. Vista aérea de la zona en la que se ubicaron las diferentes parcelas de estudio en Almarail (Soria), entre los años 2008 y 2011. Como puede apreciarse, en los dos últimos años las avispas desplazaron su área de nidificación unos 100 m al sureste de la parcela inicial.

Todos los datos concernientes a las especies de *Bembix* estudiadas se recogieron en una parcela perteneciente al término municipal de Almarail (Soria, centro de España) ($41^{\circ}17'N$; $4^{\circ}06'O$) (Figs. 4 y 6), localidad situada 28 km al sur de Soria, entre los años

2008 y 2011. Se trata de una zona arenosa, desprovista de vegetación espesa, con algunos pies dispersos de plantas pertenecientes a las familias Resedaceae, Lamiaceae, Asteraceae y Scrophulariaceae, y adyacente a un pinar de *Pinus pinaster* Aiton, 1798 (Pinaceae), en las proximidades del río Duero (que fluía a una distancia de unos 100-200 m). En los alrededores, hay un predominio de campos de cultivo de cereal, existiendo algunos terrenos abandonados, que constituyeron nuestra área de estudio.

Figura 5. Vista aérea de la zona en la que se ubicó la parcela de estudio en “La Mallada Larga” (Valencia), en el año 2007.

La recogida de datos de *Stizus continuus* se realizó en “La Mallada Larga” (39°21’N; 0°18’O) (Figs. 5 y 7), dentro del Parque Natural de la Dehesa del Saler (Valencia, sureste de España), un saladar costero situado 13 km al sur de Valencia, en el

año 2007. La zona se caracteriza por la presencia de un suelo arenoso húmedo, sometido a periodos intermitentes de inundación durante el invierno, aunque desecándose durante el verano, momento en el cual se forma una costra salina superficial. La mayor parte de la zona presenta vegetación de talla pequeña, con ejemplares dispersos de plantas pertenecientes a las familias *Amaranthaceae*, *Poaceae* y *Juncaceae*. Sin embargo, algunos pequeños parches muestran el suelo desnudo, siendo en ellos donde se localizan las agregaciones de *Stizus continuus* y, en menor medida, de otras avispas de la arena, tales como *Bembix* o *Bembecinus* Costa, 1859.

2.2. Toma de datos

2.2.1. Establecimiento de un sistema de coordenadas (x , y)

Con el fin de registrar la posición de los nidos con la mayor precisión posible, en la porción de la parcela en la que se concentraba la mayor parte de ellos fue establecido un retículo de observación, constituido por dos ejes perpendiculares entre sí (x , y) y un origen de coordenadas (0, 0). Este sistema de coordenadas se instaló cada año, al principio de la estación de vuelo, y permaneció hasta que cesaron las observaciones, al concluir el verano, momento en el que fue retirado. En el origen del retículo (punto 0, 0), así como cada 10 m en los ejes x e y , se colocaron marcas rotuladas para facilitar el registro de las coordenadas de los nidos (Fig. 8). El área del retículo varió ligeramente entre los diferentes años, en función del grado de agregación de los nidos, así como de la cantidad de avispas nidificantes. Asimismo, el emplazamiento del área de estudio en Almarail (Soria) se desplazó a partir de 2010, en relación con su posición en 2008 y 2009 (Fig. 4), estableciéndose unos 100 m al sureste de las áreas de los años anteriores. De cualquier modo, la parcela en la que se localizaban las agregaciones ofrecía

condiciones homogéneas, de manera que las diferentes áreas de nidificación presentaban similares características.

Figura 6. Vista general de la parcela en la que se localizaron las áreas de nidificación en Almarail (Soria). Autor de la fotografía: Y. Ballesteros.

Figura 7. Área de nidificación de *Stizus continuus* en “La Mallada Larga” (Valencia). Autor de la fotografía: J. D. Asís.

2.2.2. Marcaje de las avispas y medición de parámetros biométricos

Todas las avispas hembra pertenecientes a las especies objeto de estudio detectadas en el área fueron capturadas para su marcaje, medición y pesado, liberándose posteriormente. Las avispas fueron localizadas visual y/o acústicamente (ya que producen un zumbido típico, fácilmente distinguible del de otros insectos), y capturadas en vuelo, cuando se hallaban posadas sobre plantas alimentándose de las flores de las mismas, o bien cuando entraban o salían de sus nidos, utilizando para ello una manga entomológica. El objetivo del marcaje fue facilitar el seguimiento individualizado de las avispas y de su actividad nidificadora. Cada una de las hembras se marcaba con una combinación individual de 3 puntos de color sobre el tórax, utilizando rotuladores Uni Paint Marker Mitsubishi ®, una técnica ya establecida en estudios comportamentales con avispas (Alexander y Asís, 1997; Asís *et al.*, 2004; Polidori *et al.*, 2006a, b, 2008, 2010a; Ballesteros *et al.*, 2012). Adicionalmente, la anchura de la cabeza de cada individuo capturado se midió utilizando un calibre digital ($\pm 0,01$ mm). La anchura de la cabeza es un parámetro comúnmente empleado como estimador del tamaño corporal en avispas (O'Neill, 1983; O'Neill y Evans, 1983; Asís *et al.*, 1996). Finalmente, la avispa se pesaba en una balanza Ohaus Scout Pro ($\pm 0,001$ g), disponiéndola en un vial Eppendorf de 2 ml para restringir sus movimientos, y siendo liberada a continuación.

2.2.3. Marcaje y posicionamiento de los nidos

Los nidos se marcaban con piedras, palos u otros objetos naturales, de manera que fueran fácilmente visibles para los observadores (Fig. 9). Estas marcas llevaban el mismo código de colores que el tórax de la avispa propietaria del nido. El sistema de marcaje aportaba información sobre la posición de la entrada al nido, la dirección en la que discurría la galería, y el estado del nido (activo o completado).

Figura 8. Área de nidificación en Almarail (Soria). Se aprecian algunos de los nidos (en amarillo), así como una de las marcas empleadas para la identificación de coordenadas (en rojo). Autor de la fotografía: Y. Ballesteros.

Figura 9. Detalle de uno de los nidos de *Bembix* marcado. En el palo vertical se aprecia la marca de colores, coincidente con los colores de la hembra propietaria del nido. Autor de la fotografía: Y. Ballesteros.

2.2.4. Obtención de presas y medición de parámetros biométricos

Las presas de las hembras de las tres especies de *Bembix* y de *Stizus continuus* fueron obtenidas mediante sustracción a las hembras cuando éstas regresaban a sus nidos tras los vuelos de aprovisionamiento. Las hembras, cargadas con su presa

paralizada, eran capturadas con una manga entomológica, siendo liberadas cuando soltaban a la presa, que caía al fondo de la manga.

Las presas se pesaban en la báscula, anotándose la hora de captura y el código de colores de la hembra que la había capturado. Posteriormente se sacrificaban con vapores de acetato de etilo, montándose con alfileres en el caso de las presas de *Bembix* (dípteros adultos), y conservándose en etanol (95%) en el caso de las presas de *S. continuus* (ninfas y adultos de ortópteros) para su posterior identificación en el laboratorio. Siempre que fue posible, las presas se identificaron hasta el nivel de especie (mediante claves y/o comparación con colecciones de dípteros); cuando no fue posible llegar hasta especie o género, las presas fueron determinadas hasta familia y separadas en morfoespecies, denominándose entonces con el nombre de su familia, seguido de un número que permitía distinguir las diferentes morfoespecies pertenecientes a una misma familia.

Algunos de los estudios planteados en este trabajo de investigación requirieron el conocimiento de la disponibilidad de presas (Diptera) en el entorno. Para estimar dicha disponibilidad, cada hora entre las 11:00 y las 18:00, durante 12-16 días cada estación de campo, se realizaron transectos radiales de 5 minutos, efectuados en direcciones aleatorias (en sectores de 45°) desde el centro del área de nidificación, y hasta una distancia máxima de 300 m, recolectándose todos los dípteros avistados. La distancia máxima de 300 m se estableció atendiendo a observaciones previas, en las que hembras marcadas, nidificantes en el área, habían sido observadas a una distancia máxima de 300 m del área de nidificación. La franja horaria de realización de transectos se estableció atendiendo a estudios previos (Asís *et al.*, 2004), en los que se había observado que alrededor del 95% de las presas aprovisionadas por las hembras fueron cazadas en la mencionada franja. Los dípteros fueron capturados en vuelo, en el suelo y

sobre plantas, pesándose posteriormente y liberándose. Algunos ejemplares de cada especie o morfoespecie se sacrificaron y montaron para su posterior identificación.

2.2.5. Análisis de datos y metodología específica

De manera general, para llevar a cabo los análisis estadísticos se empleó el paquete XLStat 2012 (Addinsoft).

La metodología específica utilizada en cada uno de los estudios que constituyen este trabajo de investigación, así como los protocolos, aplicaciones estadísticas o programas concretos empleados se describen en los capítulos correspondientes.

3. REFERENCIAS

- Abeille, E.** (1878): *Diagnoses de Chrysides nouvelles*. Société Entomologique de France, Marseille.
- Alcock, E.** (1975a): The behavior of western cicada-killer males, *Sphecius grandis* (Sphecidae, Hymenoptera). *J. Nat. Hist.* **9**: 561 - 566.
- Alcock, E.** (1975b): The nesting behavior of *Philanthus multimaculatus* Cameron (Hymenoptera: Sphecidae). *Amer. Midl. Nat.* **93**: 222 - 226.
- Alcock, E.** (1975c): Territorial behaviour by males of *Philanthus multimaculatus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a review of territoriality in male sphecids. *Anim. Behav.* **23**: 889 - 895.
- Alcock, J.** (2001): The natural history of a miltogrammine fly, *Miltogramma rectangularis* (Diptera: Sarcophagidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* **73**: 208 - 219.
- Alexander, B. A.** (1985): Predator-prey interactions between the digger wasp *Clypeadon laticinctus* and the harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis*. *J. Nat. Hist.* **19**: 1139 - 1154.
- Alexander, B. A. y Asís, J. D.** (1997): Patterns of nest occupancy and provisioning in *Cerceris rufopicta* Smith (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Ins. Behav.* **10**: 871 - 893.
- Almbro, M. y Kullberg, C.** (2008): Impaired escape flight ability in butterflies due to low flight muscle ratio prior to hibernation. *J. Exp. Biol.* **211**: 24 - 28.
- Almbro, M. y Kullberg, C.** (2009): The downfall of mating - the effect of mate-carrying and flight muscle ratio on the escape ability of a pierid butterfly. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **63**: 413 - 420.

- Araújo, M. S., Bolnick, D. I. y Layman, C. A.** (2011): The ecological causes of individual specialisation. *Ecol. Lett.* **14**: 948 - 958.
- Araújo, M. S. y Gonzaga, M. O.** (2007): Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**: 1855 - 1863.
- Araújo, M. S., Martins, E. G., Cruz, L. D., Fernandes, F. R., Linhares, A. X., dos Reis S. R., y Guimarães, P. R.** (2010): Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos* **119**: 81 - 88.
- Asís, J. D., Gayubo, S. F. y Tormos, J.** (1992): Data on the nesting behaviour of five European *Bembix* and description of the mature larvae of *B. merceti* and *B. rostrata* (Hymenoptera, Sphecidae). *Deut. Entomol. Zschr.* **39**: 221 - 231.
- Asís, J. D., Tormos, J. y Gayubo, S. F.** (1996): Behavior of *Philanthus pulchellus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a description of its mature larva. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **89**: 452 - 458.
- Asís, J. D., Tormos, J. y Gayubo, S. F.** (2004): Nesting behaviour and provisioning in *Bembix merceti* and *Bembix zonata* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Nat. Hist.* **38**: 1799 - 1809.
- Asís, J. D., Tormos, J. y Gayubo, S. F.** (2006): Territorial dynamics and contest behaviour in the solitary wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Apoidea: Crabronidae). *Behaviour* **143**: 83 - 104.
- Asís, J. D., Tormos, J. y Jiménez, R.** (1988): Contribution to the study of the biology of *Stizus continuus* (Hymenoptera: Sphecidae): *Entomol. News* **99**: 199 - 206.
- Baerends, G. P.** (1941): Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. *Tijdschr. Entomol.* **84**: 68 - 275.
- Bagnères, A. G y Lorenzi, M. C.** (2010): Chemical deception/mimicry using cuticular hydrocarbons. En: *Insect Hydrocarbons. Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology* (Blomquist, G. J. y Bagnères, A. G., eds.). Cambridge University press, UK, pp. 282 - 324.
- Ballesteros, Y., Tormos, J., Gayubo, S. F. y Asís, J. D.** (2012): Notes on the prey, nesting behaviour and natural enemies of three *Bembix* sand wasps (Hymenoptera: Crabronidae) in the Iberian Peninsula. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **48**: 281 - 288.
- Bernard, F.** (1934): Observations sur les proies de quelques hyménoptères. *Bull. Soc. Entomol. Fr.* **39**: 247 - 250.

- Bernard, F.** (1935): Hyménoptères prédateurs des environs de Fréjus. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **104**: 31 - 72.
- Blomquist, G. J.** (2010): Structure and analysis of insect hydrocarbons. En: *Insect Hydrocarbons. Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology* (Blomquist, G. J. y Bagnères, A. G., eds.). Cambridge University press, UK, pp. 19 - 34.
- Blomquist, G. J y Bagnères, A. G.** (2010): Introduction: history and overview of insect hydrocarbons. En: *Insect Hydrocarbons. Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology* (Blomquist, G. J. y Bagnères, A. G., eds.). Cambridge University press, UK, pp. 3 - 18.
- Boesi R., Polidori C. y Andrietti F.** (2009): Biology of *Lasioglossum (L.) majus* (Hymenoptera: Halictidae), a largely solitary sweat bee with behavioural adaptations to communality. *J. Ethol.* **27**: 361 - 367.
- Boesi R., Polidori C., Gayubo S., Tormos J., Asís J. D. y Andrietti F.** (2007): Nesting biology, morphological remarks, and description of the mature larva of *Mellinus arvensis obscurus* (Hymenoptera: Crabronidae) in Nepal. *Flo. Entomol.* **90**: 184 - 190.
- Bohart, R. M. y Menke, A. S.** (1976): *Sphecid wasps of the World: a generic revision*. University of California Press, Berkeley.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Araújo, M. S. y Persson, L.** (2007): Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Ecology* **104**: 10075 - 10079.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. y Forister, M. L.** (2003): The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.* **161**: 1 - 28.
- Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M. y Svanbäck, R.** (2002): Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* **83**: 2936 - 2941.
- Brandt, M., Heinze, J., Schmitt, T. y Foitzik, S.** (2005): A chemical level in the coevolutionary arms race between an ant social parasite and its hosts. *J. Evol. Biol.* **18**: 576 - 586.
- Brockmann, H. J.** (1979): Nest-site selection in the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus* L. (Sphecidae). *Ecol. Entomol.* **4**: 211 - 224.

- Buckner, J. L.** (1993): Cuticular polar lipids in insects. En: *Insect Lipids: Chemistry, Biochemistry and Biology* (Stanley-Samuelson, D.W. y Nelson, D.R., eds.). University of Nebraska Press, Lincoln, Nebraska, pp. 227 - 270.
- Cane, J. H. y Miyamoto, M. M.** (1979): Nest defense and foraging ethology of a neotropical sand wasp, *Bembix multipicta* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* **52**: 667 - 672.
- Casiraghi, M., Polidori, C., Ferreri, P., Preatoni, D. G., Andrietti, F. y Martinoli, A.** (2003): Does the distance among nest clusters affect reproductive success in *Ammophila sabulosa* (Hymenoptera, Sphecidae)? *Ethol. Ecol. Evol.* **15**: 329 - 341.
- Chai, P. y Srygley, R. B.** (1990): Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *Am. Nat.* **135**: 398 - 411.
- Clausen, C. P.** (1940): *Entomophagous insects*. McGraw-Hill, NY.
- Coelho, J.R.** (1997): Sexual size dimorphism and flight behavior in cicada killers (*Sphecius speciosus*). *Oikos* **79**: 371 - 375.
- Coelho, J. R.** (2011): Effects of prey size and load carriage on the evolution of foraging strategies in wasps. En: *Predation in the Hymenoptera: an evolutionary perspective* (Polidori, C., ed.). Transworld Research Network, Kerala, India, pp. 23 – 38.
- Coelho, J. R., Hastings, J., Holliday, C. W. y Mendell, A.** (2008): Load carriage during foraging in two species of solitary wasps. *J. Hym. Res.* **17**: 57 - 63.
- Coelho, J. R. y Ladage, L. D.** (1999): Foraging capacity of the great golden digger wasp *Sphex ichneumoneus*. *Ecol. Entomol.* **24**: 480 - 483.
- Colwell, R. K. y Futuyma, D. J.** (1971): On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* **52**: 567 - 576.
- Danks, H. V.** (1970): Biology of some stem-nesting aculeate Hymenoptera. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* **122**: 323 - 399.
- Davies, N. B., Bourke, A. F. G. y Brooke, M. D.** (1989): Cuckoos and parasitic ants-interspecific brood parasitism as an evolutionary armsrace. *Trends Ecol. Evol.* **4**: 274 - 278.
- Dawkins, R. y Krebs, J. R.** (1979): Arms races between and within species. *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.* **205**: 489 - 511.

- Dodson, G. N. y Yeates, D. K.** (1989): Male *Bembix furcata* Erichson (Hymenoptera: Sphecidae) behaviour on a hilltop in Queensland. *Pan-Pac. Entomol.* **65**: 172 - 175.
- Domenici, P.** (2001): The scaling of locomotor performance in predator-prey encounters: from fish to killer whales. *Comp. Biochem. Phys. A* **131**: 169 - 182.
- Emlen, J. M.** (1966): The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* **100**: 611 - 617.
- Enslin, E.** (1929): Beiträge zur Metamorphose del Goldwespen. *Zeitschr. Wissens. Insektenbiol.* **24**: 116 - 130.
- Evans, H. E.** (1955): An ethological study of the digger wasp *Bembecinus neglectus*, with a review of the ethology of the genus. *Behaviour* **7**: 287 - 303.
- Evans, H. E.** (1957): *Studies on the comparative ethology of digger wasps of the genus Bembix*. Comstock Publishing Associates. Ithaca, NY.
- Evans, H. E.** (1959): Observations on the nesting behaviour of digger wasps of the genus *Ammophila*. *Amer. Midl. Nat.* **62**: 449 - 473.
- Evans, H. E.** (1966a): *The comparative ethology and evolution of the sand wasps*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Evans, H. E.** (1966b): The accessory burrows of digger wasps. *Science* **152**: 465 - 471.
- Evans, H. E. y Hook, A. W.** (1986): Nesting behaviour of *Cerceris* digger wasps, with special reference to nest reutilization and nest sharing (Hymenoptera: Sphecidae). *Sociobiology* **11**: 275 - 302.
- Evans, H. E. y Matthews, R. W.** (1973): *Systematics and nesting behavior of Australian Bembix sand wasps (Hymenoptera, Sphecidae)*. The American Entomological Institute, Michigan, U. S. A.
- Evans, H. E. y O'Neill, K. M.** (1988): *The natural history and behavior of North American beewolves*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Evans, H. E. y O'Neill, K. M.** (2007). *The sand wasps. Natural history and behavior*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Fabre, J. H.** (1879): *Souvenirs entomologiques (1ère ser) (nouvelle edition illustrée)*. Sciences Nat., Compiègne (1985).
- Ferton, C.** (1894): Sur les moeurs du *Dolichurus haemorrhous* Costa. *Act. Soc. Linn. Bordeaux* **47**: 215 - 221.

- Ferton, C.** (1895): Mœurs de *Dinetus pictus* Fabr. (Hyménoptères). *Bull. Soc. Entomol. Fr.* **3**: 37.
- Ferton, C.** (1899): Observations sur l'instinct des *Bembex* Fabr. (Hyménoptères). *Act. Soc. Linn. Bordeaux* **54**: 331 - 345.
- Ferton, C.** (1901): Notes detaches sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces. 1ère ser. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **70**: 83 - 148.
- Ferton, C.** (1902): Notes detaches sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs. 2ème ser. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **71**: 499 - 530.
- Ferton, C.** (1905): Notes sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs. 3ème ser. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **74**: 56 - 101.
- Ferton, C.** (1908): Notes sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs. 4ème ser. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **77**: 535 - 584.
- Ferton, C.** (1909): Notes detaches sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs. 5ème ser. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **78**: 401 - 422.
- Ferton, C.** (1910): Notes detaches sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs. 6 ème ser. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **79**: 145 - 178.
- Ferton, C.** (1911): Notes detaches sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs. 7ème ser. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **80**: 351 - 412.
- Ferton, C.** (1912): Hyménoptères nouveaux d'Algérie et observations sur l'instinct d'une espèce. *Bull. Soc. Entomol. Fr.* (1912): 186 - 191.
- Ferton, C.** (1914): Notes detaches sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs. 8ème ser. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **83**: 81 - 119.
- Ferton, C.** (1920): Notes detaches sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs. 9ème ser. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **89**: 329 - 375.
- Field, J.** (1989): Intraspecific parasitism and nesting success in the solitary wasp *Ammophila sabulosa*. *Behaviour* **110**: 23 - 46.
- Field, J.** (1992): Patterns of nest provisioning and parental investment in the solitary digger wasp *Ammophila sabulosa*. *Ecol. Entomol* **17**: 43 - 51.

- Foitzik, S., Fischer, B. y Heinze, J.** (2003): Arms races between social parasites and their hosts: geographic patterns of manipulation and resistance. *Behav. Ecol.* **14**: 80 - 88.
- Gamboa, G. J.** (2004): Kin recognition in eusocial wasps. *Ann. Zool. Fennici* **41**: 789 - 808.
- Gauld, I. y Bolton, B.** (1988): *The Hymenoptera*. British Museum (Natural History) y Oxford University Press, Londres y Oxford.
- Genise, J.F.** (1982): Estudios sobre el comportamiento de Bembicini neotropicales I. *Bicyrtes simillima* (Smith) y *Bicyrtes discisa* (Tasch.) (Hymenoptera: Sphecidae), con una revisión de los tipos de aprovisionamiento en Bembicini. *Physis (Buenos Aires) (C)* **43**: 93 - 99.
- Gibbs, A.** (1998): Water-proofing properties of cuticular lipids. *Amer. Zool.* **38**: 471 - 482.
- Godfray, H. C. J.** (1994): *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton, NY.
- Grandi, G.** (1930): Contributi alla conoscenza biológica e morfológica degli imenotteri melliferi e predatori. XI. *Bol. Lab. Entomol. R. Ist. Sup. Agr. Bologna* **3**: 302 - 343.
- Grandi, G.** (1934): Contributi alla conoscenza degli imenotteri melliferi e predatori. XI. *Bol. Lab. Entomol. R. Ist. Sup. Agr. Bologna* **7**: 1 - 144.
- Grandi, G.** (1961): Studi di un entomologo sugli imenotteri superiori. *Boll. Inst. Entomol. Univ. Bologna* **25**: 1 - 659.
- Grant, P. R.** (2006): Opportunistic predation and offspring sex ratios of cicada-killer wasp (*Sphecius speciosus* Drury). *Ecol. Entomol.* **31**: 539 - 547.
- Greenberg, G.** (1979): Genetic component of bee odor in kin recognition. *Science* **206**: 1095 - 1097.
- Gwynne, D. T. y Dodson, G. N.** (1983): Nonrandom provisioning by the digger wasp, *Palmodes laeviventris* (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **76**: 434 - 436.
- Hadley, N. F.** (1981): Cuticular lipids of terrestrial plants and arthropods: a comparison of their structure composition and waterproofing function. *Biol. Rev.* **56**: 23 - 47.
- Hamilton, W. D.** (1971): Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* **31**: 195 - 311.
- Hastings, J.** (1986): Provisioning by female western cicada-killer wasps, *Sphecius speciosus* (Hymenoptera: Sphecidae): influence of body size and emergence time on individual provisioning success. *J. Kans. Entomol. Soc.* **59**: 262 - 268.

- Hedenström, A. y Rosén** (2001): Predator versus prey: on aerial hunting and escape strategies in birds. *Behav. Ecol.* **12**: 150 - 156.
- Hefetz, A., Eickwort, G. C., Blum, M. S., Cane, J. y Bohart, G. E.** (1982): A comparative study of the exocrine products of cleptoparasitic bees (Holcopasites) and their hosts (*Calliopsis*) (Hymenoptera, Anthophoridae, Andrenidae). *J.Chem. Ecol.* **8**: 1389 - 1397.
- Herzner, G., Schmitt, T., Linsenmair, K. E. y Strohm, E.** (2005): Prey recognition by females of the European Beewolf and its potential for a sensory trap. *Anim. Behav.* **70**: 1411 - 1418.
- Howard, R.W. y Blomquist, G. J.** (2005): Ecological, behavioral and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.* **50**: 371 – 393.
- Howard, R. W., McDaniel, C. A. y Blomquist, G. J.** (1982): Chemical mimicry as an integrating mechanism for three termitophiles associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks). *Psyche* **89**: 157 - 167.
- Jackson, B. D. y Morgan, E. D.** (1993): Insect chemical communication: pheromones and exocrine glands of ants. *Chemoecology* **4**: 125 - 144.
- Jacob-Remacle, A.** (1986): Mortalité de quelques hyménoptères aculéates nidifiant dans des nichoirs-pièges. *Bull. Ann. Soc. R. Belge Entomol.* **122**: 107 - 118.
- Kendall, B.E. y Fox, G.A.** (2002): Unstructured individual variation and demographic stochasticity. *Conserv. Biol.* **16**: 109 – 116.
- Kimsey, L. S. y Bohart, R. M.** (1990): *The chrysidid wasps of the World*. Oxford University Press, NY.
- Kukuk, P. F. y Decelles, P. C.** (1986): Behavioural evidence for population structure in *Lasioglossum (Dialictus) zephyrum* female dispersion patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **19**: 233 - 239.
- Lahav, S., Soroker, V., Hefetz, A. y Vander Meer, R.K.** (1999): Direct behavioural evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften* **86**: 246 – 249.
- Lankau, R.A.** (2009): Genetic variation promotes long-term coexistence of *Brassica nigra* and its competitors. *Am. Nat.* **174**: 40 – 53.
- Larsen, O., Gleffe, G. y Tengö, J.** (1986): Vibration and sound communication in solitary bees and wasps. *Physiol. Entomol.* **62**: 258 - 268.

- Larsson, F. K.** (1986): Increased nest density of the digger wasp *Bembix rostrata* as a response to parasites and predators (Hymenoptera: Sphecidae). *Entomol. Gen.* **12**: 71 - 75.
- Larsson, F. K. y Larsson, K.** (1989): Body size and nesting behaviour of the sand wasp *Stictia heros* (Hymenoptera: Sphecidae) in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* **5**: 117 - 120.
- Lichstein, J. W., Dushoff, J., Levin, S. A. y Pacala, S. W.** (2007): Intraspecific variation and species coexistence. *Am. Nat.* **170**: 807 - 818.
- Linsley, E. G. y MacSwain, J. W.** (1956): Some observations on the nesting habits and prey of *Cerceris californica* Cresson (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **49**: 71 - 84.
- Lockey, K. H.** (1988): Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. *Comp. Biochem. Physiol. B- Biochem. Mol. Biol.* **89**: 595 - 645.
- Lomnicki, A.** (1988): *Population Ecology of Individuals*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Lucas, C., Pho, D. B., Jallon, J. M. y Fresneau, D.** (2005): Role of cuticular hydrocarbons in the chemical recognition between ant species in the *Pachycondyla villosa* species complex. *J. Insect Physiol.* **51**: 1148 - 1157.
- Lüps, P.** (1969): Die Grabwespe *Bembecinus tridens* (Fabricius) (Hymenoptera, Sphecidae). *Jahr. Naturhist. Mus. St Bern* **3**: 201 - 215.
- Lyon, B. E.** (2004): An obligate brood parasite trapped in the intraspecific arms race of its hosts. *Nature* **432**: 390 - 393.
- MacArthur, R. H. y Pianka, E. R.** (1966): On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* **100**: 603 - 609.
- Marden, J. H.** (1987): Maximum lift production during takeoff in flying animals. *J. Exp. Biol.* **130**: 235 - 258.
- Martin, S. J., Carruthers, J. M., Williams, P. H. y Drijfhout, F. P.** (2010): Host specific social parasites (*Psithyrus*) indicate chemical recognition system in bumblebees. *J. Chem. Ecol.* **36**: 855 - 863.
- McCorquodale, D. B.** (1985): Digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae) provisioning flights as a defence against a nest parasite, *Senotainia trilineata* (Diptera: Sarcophagidae). *Can. J. Zool.* **64**: 1620 - 1627.

- Michener, C. D., Lange, R. B., Bigarella, J. J. y Salamuni, R.** (1958): Factors influencing the distribution of bees in earth banks. *Ecology* **39**: 207 - 217.
- Mingo, E.** (1994): Hymenoptera, Chrysididae. En: *Fauna Ibérica, vol 6*. (Ramos, M. A. *et al.*, eds.). CSIC, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Newcomer, E. J.** (1930): Notes on the habits of a digger wasp and its inquiline flies. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **23**: 552 - 563.
- Norberg, U. M. y Rayner, J. M. V.** (1987): Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. G.* **316**: 335 - 427.
- Nordell, S. E. y Valone, T. J.** (1998): Mate choice copying as public information. *Ecol. Lett.* **1**: 74 - 76.
- Okuyama, T.** (2008): Individual behavioral variation in predator-prey models. *Ecol. Res.* **23**: 665 - 671.
- O'Neill, K. M.** (1983): The significance of body size in territorial interactions of male bee-wolves (Hymenoptera: Sphecidae, *Philanthus*). *Anim. Behav.* **31**: 411 - 414.
- O'Neill, K. M.** (2001): *Solitary Wasps: Behaviour and Natural History*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- O'Neill, K. M. y Evans, H. E.** (1983): Body size and alternative mating tactics in the beewolf *Philanthus zebratus* (Hymenoptera: Sphecidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **20**: 175 - 184.
- Pielou, E. C.** (1972): Niche width and niche overlap: a method for measuring them. *Ecology* **53**: 687 - 692.
- Polidori C., Bevacqua, S. and Andrietti, F.** (2010b): Do digger wasps time their provisioning activity to avoid cuckoo wasps (Hymenoptera: Crabronidae and Chrysididae)? *Acta Ethol.* **13**: 11 - 21.
- Polidori, C., Boesi, R., Isola, F. y Andrietti, F.** (2005): Provisioning patterns and choice of prey in the digger wasp *Cerceris arenaria* (Hymenoptera: Crabronidae): the role of prey size. *Eur. J. Entomol.* **102**: 801 - 804.
- Polidori, C., Casiraghi, M., di Lorenzo, M., Valarani y B. y Andrietti, F.** (2006a): Philopatry, nest choice and aggregation temporal-spatial change in the digger wasp *Cerceris arenaria* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Ethol.* **24**: 155 - 163.

- Polidori, C., Federici, M., Papadia, C. y Andrietti, F.** (2006b): Nest sharing and provisioning activity of females of the digger wasp, *Cerceris rubida* (Hymenoptera: Crabronidae). *Ital. J. Zool.* **73**: 55 - 65.
- Polidori, C., Giordani, I., Mendiola, P., Asís, J. D., Tormos, J. and Selfa, J.** (2010a): Emergence and dispersal relative to natal nest in the digger wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae). *C. R. Biol.* **333**: 255 - 264.
- Polidori, C., Gobbi, M., Chatenau, L., Santoro, D., Montani, O. y Andrietti, F.** (2010c): Taxon-biased diet preference in the “generalist” beetle-hunting wasp *Cerceris rubida* provides insights on the evolution of prey specialization in apoid wasps. *Biol. J. Linn. Soc.* **99**: 544 - 558.
- Polidori, C., Mendiola, P., Asís, J.D., Tormos, J., García, M.D. y Selfa, J.** (2009): Predatory habits of the grasshopper-hunting wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae): diet preference, predator-prey size relationships and foraging capacity. *J. Nat.Hist.* **43**: 2985 - 3000.
- Polidori, C., Mendiola, P., Asís, J. D., Tormos, J., Selfa, J. y Andrietti, F.** (2008): Female-female attraction influences nest establishment in the digger wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae). *Anim. Behav.* **75**: 1651 – 1661.
- Polidori, C., Santoro, D., Asís, J. D. y Tormos, J.** (2011): Individual prey specialization in wasps: predator size is a weak predictor of taxonomic niche width and niche overlap. En: *Predation in the Hymenoptera: an evolutionary perspective* (Polidori, C., ed.). Transworld Research Network, Kerala, India, pp. 101 - 121.
- Polidori, C., Santoro, D. and Blüthgen, N.** (2013): Does prey mobility affect niche width and individual specialization in hunting wasps? A network-based analysis. *Oikos* **122**: 385 - 394.
- Potts, S. G. y Willmer, P.** (1997): Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground-nesting halictine bee. *Ecol. Entomol.* **22**: 319 - 328.
- Potts, S. G. y Willmer, P.** (1998): Compact housing in built-up areas: spatial patterning of nests in aggregations of a ground-nesting bee. *Ecol. Entomol.* **23**: 427 - 432.
- Pulawski, W. J.** (2012): Catalog of the Sphecidae sensu lato (= Apoidea excluding Apidae). California Academy of Sciences. http://research.calacademy.org/ent/catalog_sphecidae.
- Quicke, D. L. J.** (1997): *Parasitic Wasps*. Chapman y Hall, NY.
- Riddick, E. W.** (1992): Nest distribution of the solitary bee *Andrena macra* Mitchell (Hymenoptera: Andrenidae), with observations on nest structure. *P. Entomol. Soc. Wash.* **94**: 568 - 575.

- Ristich, S. S.** (1956): The host relationship of a miltogrammid fly *Senotainia trilineata* (VDW). *Ohio J. Sci.* **56**: 271 - 274.
- Rosenheim, J. A.** (1988): Parasite presence acts as a proximate cue in the nest-site selection process of a solitary digger wasp *Ammophila dysmica* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Ins. Behav.* **1**: 333 - 342.
- Rosenheim, J. A.** (1990): Density-dependent parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **83**: 277 - 286.
- Rubink, W. L.** (1982): Spatial patterns in a nesting aggregation of solitary wasps: Evidence for the role of conspecifics in nest-site selection. *J. Kans. Entomol. Soc.* **55**: 52 - 56.
- Rudolf, V. H. W. y Rödel, M. O.** (2005): Oviposition site selection in a complex and variable environment: the role of habitat quality and conspecific cues. *Oecologia* **142**: 316 - 325.
- Ruther, J., Sieben, S. y Schrick, B.** (2002): Nestmate recognition in social wasps: manipulation of hydrocarbon profiles induces aggression in the European hornet. *Naturwissenschaften* **89**: 111 - 114.
- Santoro, D., Polidori, C., Asís, J. D. y Tormos, J.** (2011): Complex interactions between components of individual prey specialization affect mechanisms of niche variation in a grasshopper-hunting wasp. *J. Anim. Ecol.* **80**: 1123 - 1133.
- Schöne, H. y Tengö, J.** (1981): Competition of males, courtship behaviour and chemical communication in the digger wasp *Bembix rostrata* (Hymenoptera, Sphecidae). *Behaviour* **77**: 44 - 66.
- Semenov, A. P. y Nikolskaya, M. N.** (1954): Sistema tribu Hedychrini Mocs. (Hym. Chrysididae) y opisaniye novij vidov. *T. Zoolog. In. Acad. Nauk SSSR* **15**: 138 - 145.
- Sih, A. y Christensen, B.** (2001): Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Anim. Behav.* **61**: 379 - 390.
- Singer, T. L.** (1998): Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. *Amer. Zool.* **38**: 394 - 405.
- Smith, T. B.** (1990): Resource use by bill morphs of an African finch: evidence for intraspecific competition. *Ecology* **71**: 1246 - 1257.
- Spofford, M. G. y Kurczewski, F. E.** (1990): Comparative larvipositional behaviours and cleptoparasitic frequencies of Nearctic species of Miltogrammini (Diptera: Sarcophagidae). *J. Nat. Hist.* **24**: 731 - 755.

- Spofford, M. G. y Kurczewski, F. E.** (1992): Counter-cleptoparasitic behaviours of species of Sphecidae (Hymenoptera) in response to Miltogrammini larviposition (Diptera: Sarcophagidae). *J. Nat. Hist.* **26**: 993 - 1012.
- Stephens, D. W. y Krebs, J. R.** (1986): *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- St. Leger, R. J.** (1995): Integument as a barrier to microbial infections. En: *Physiology of the Insect Epidermis* (Binnington, K. y Retnakaran, I., eds.). CSIRO Publications, Melbourne, pp. 284 - 306.
- Strohm, E., Kroiss, J., Herzner, G., Laurien-Kehnen, C., Boland, W., Schreier, P. y Schmitt, T.** (2008): A cuckoo in wolves' clothing? Chemical mimicry in a specialized cuckoo wasp of the European beewolf (Hymenoptera, Chrysididae and Crabronidae). *Front. Zool.* **5**: 2.
- Strohm, E., Laurien-Kehnen, C. y Bordon, S.** (2001): Escape from parasitism: spatial and temporal strategies of a sphecid wasp against a specialised cuckoo wasp. *Oecologia* **129**: 50 - 57.
- Strohm, E. y Linsenmair, K. E.** (1999): Measurement of parental investment and sex allocation in the European beewolf *Philanthus triangulum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **47**: 76 - 88.
- Strohm, E. y Marliani, A.** (2002): The cost of parental care: prey hunting in a digger wasp. *Behav. Ecol.* **13**: 52 - 58.
- Svanbäck, R. y Persson, L.** (2004): Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *J. Anim. Ecol.* **73**: 973 - 982.
- Takahashi, S. y Gassa, A.** (1995): Roles of cuticular hydrocarbons in intra- and interspecific recognition behavior of two Rhinotermitidae species. *J. Chem. Ecol.* **21**, 1837 - 1845.
- Tengö J. y Bergstrom, G.** (1977): Cleptoparasitism and odor mimetism in bees - Do *Nomada* males imitate odor of *Andrena* females? *Science* **196**: 1117 - 1119.
- Tinbergen, N.** (1932): Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.). *Zeits. Verg. Physiol.* **16**: 305 - 335.
- Tinbergen, N.** (1935): Über die Orientierung des Bienenwolfes. II. Die Bienenjagd. *Zeits. Verg. Physiol.* **21**: 699 - 716.

- Tormos, J., Asís, J. D., Beneitez, A. y Gayubo, S. F.** (2009): Description of the mature larva of the sand wasp *Bembix bidentata* and its parasitoids (Hymenoptera: Crabronidae, Chrysidae, Mutillidae). *Fla. Entomol.* **92**: 43 - 53.
- Treherne, J. E. y Foster, W. A.** (1980): The effects of group size on predator avoidance in a marine insect. *Animal Behaviour* **28**: 1119 - 1122.
- van Iersel, J. J. A.** (1952): On the orientation of *Bembex rostrata* L. *Trans. Ninth Internat. C. Entomol.* **1**: 384 - 393.
- Vogel, S.** (2008): Modes and scaling in aquatic locomotion. *Integr. Comp. Biol.* **6**: 702 - 712.
- Wcislo, W. T.** (1984): Gregarious nesting of a digger wasp as a “selfish herd” response to a parasitic fly (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sarcophagidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **15**: 157 - 160.
- Wcislo, W. T.** (1986): Host nest discrimination by a cleptoparasitic fly, *Metopia campestris* (Fallén) (Diptera: Sarcophagidae: Miltogramminae). *J. Kans. Entomol. Soc.* **59**: 82 - 86.
- Werner, T. K. y Sherry, T. W.** (1987): Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the “Darwin’s finch” of Cocos Island, Costa Rica. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **84**: 5506 - 5510.
- Wilson, E. O.** (1971): *The Insect Societies*. Belknap Press, Cambridge, MA.
- Yanega, D.** (1990): Philopatry and nest founding in a primitively social bee, *Halictus rubicundus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **27**: 37 - 42.

OBJETIVOS

Primero.- Testar las predicciones de la *ODT* en insectos depredadores que llevan a cabo un aprovisionamiento de tipo progresivo, analizando si las hembras tratan de optimizar sus vuelos de aprovisionamiento mediante la captura de presas más grandes por hembras mayores, y mediante la captura de presas cuyo peso es cercano a la carga máxima que cada avispa es capaz de transportar, de modo eficiente, en vuelo.

Segundo.- Valorar si, a nivel de especie, las avispas llevan a cabo algún tipo de selección basada en el taxón o en el peso de las presas capturadas, o si, por el contrario, capturan a sus presas en función de la disponibilidad ambiental de las mismas (avispa generalistas).

Tercero.- Estudiar si los principales caracteres morfométricos implicados en las habilidades para el vuelo (masa corporal, *FMR* y *WL*) de las avispas y de sus presas tienen alguna influencia sobre los patrones de selección de recursos o sobre la partición de los mismos, a nivel interespecífico (entre especies simpátricas del género) o intraespecífico.

Cuarto.- Valorar la presencia y el grado de especialización individual, así como su variación temporal, en diferentes especies de avispas excavadoras, un patrón mucho más investigado, hasta la fecha, en vertebrados.

Quinto.- Descubrir los factores que propician el grado de especialización individual observado en las avispas excavadoras objeto de estudio (en los casos en los se observe la presencia de dicha especialización), mediante estudio de la distancia morfológica

entre las hembras y la distancia entre sus nidos, así como a través de índices derivados de las teorías de redes.

Sexto.- Analizar el tipo de patrón espacial (agrupado, regular o al azar) que exhiben los nidos de avispa incluidos en agregaciones conformadas por especies simpátricas de avispas excavadoras y esclarecer las causas (factores bióticos) que condicionan el establecimiento de los patrones observados.

Séptimo.- Describir los perfiles de compuestos hidrocarbonados presentes en la cutícula de diferentes especies de avispas excavadoras y de su potencial parasitoide, el crisídido generalista *Parnopes grandior*, para valorar qué tipo de estrategia (mimetismo químico, camuflaje químico o insignificancia química) emplea *Parnopes grandior* para parasitar con éxito a sus diferentes especies hospedadoras.

CAPÍTULO 1

¿Son las avispas solitarias con aprovisionamiento de tipo progresivo forrajadores óptimos? Un estudio con la avispa excavadora *Bembix merceti* (Hymenoptera: Crabronidae)

RESUMEN

Las hembras de *B. merceti*, *central-place foragers* (forrajadoras de lugar central) que capturan dípteros para alimentar a sus larvas, pueden ser consideradas forrajadoras subóptimas. Tienden a optimizar sus vuelos de aprovisionamiento, capturando presas en proporciones diferentes a las que existen en el medio circundante. Así, seleccionan positivamente aquellas familias de dípteros que, por término medio, tienen un mayor peso corporal, a pesar de que no son las más abundantes; además, dentro de las familias de dípteros que no tienen un elevado peso medio, las avispas seleccionarían los individuos cuyo peso es mayor que el de la media. Por lo tanto, la selección se lleva a cabo en base al tamaño, y no al tipo (familia), de las presas. Se detectó una correlación significativa entre el peso de cada hembra y el de la presa más pesada cazada por la misma, lo que sugiere que las hembras capturan presas de acuerdo con su capacidad específica de carga. Sin embargo, las capturas no se optimizaban al máximo: las hembras mantuvieron un margen con respecto a su capacidad máxima de carga. Este margen podría estar relacionado con la baja disponibilidad de presas grandes en el entorno, con el tipo de aprovisionamiento (progresivo), o con otros factores tales

como la gran maniobrabilidad de las presas o el efecto de los enemigos naturales y congéneres.

INTRODUCCIÓN

Dentro del estudio de la ecología de las comunidades de depredadores, el análisis de los costes y beneficios asociados a los procesos de adquisición de alimento ha generado un importante volumen de información, incluida en muchas ocasiones dentro del marco conceptual de la *Optimal Diet Theory (ODT)*, considerada como uno de los principales paradigmas para el estudio de la selección de presas (Pyke, 1984; Perry y Pianka, 1997; Sih y Christensen, 2001). La *ODT* (Emlen, 1966; MacArthur y Pianka, 1966) constituye una herramienta adecuada para valorar si un depredador seleccionará su presa (más o menos restrictivamente) a partir de la variedad de recursos disponibles, intentando maximizar su inversión energética, bajo la hipótesis de que los insectos forrajean de manera óptima. Dentro de los depredadores, los *central-place foragers* se desplazan desde un área particular (o “lugar central”; por ejemplo, un nido o un territorio) hasta otra para alimentarse, regresando desde los parches de comida con una única presa cada vez (Stephens y Krebs, 1986). Viajar al lugar de forrajeo, así como localizar y capturar las presas, son acciones energéticamente costosas, de manera que el modelo de comportamiento óptimo para los *central-place foragers* (Orians y Pearson, 1979; Lessels y Stephens, 1983) propone una regla de mínimos aceptables: intentar capturar una presa y regresar al lugar central siempre y cuando el valor de la presa compense el tiempo consumido durante el viaje y la búsqueda de esta presa.

Debido a que en el medio natural las presas están sujetas a distribuciones en parches, y debido a que estos parches pueden encontrarse a diferentes distancias del lugar central, los costes energéticos involucrados en la captura de presas dependerán, entre otros factores, de la distancia del parche al lugar central. En este escenario, la *ODT*

sugiere que el umbral del valor de la presa aumentará a medida que se incrementa la distancia del parche hasta el lugar central, de manera que los animales tenderán a capturar presas de mayor valor energético en parches más lejanos (Pyke, 1984). De la misma manera, también es de esperar que los individuos de mayor tamaño, capaces de transportar presas más pesadas (Marden, 1987), optimicen sus capturas depredando sobre presas más grandes (de mayor valor energético), siempre y cuando el peso de la presa no afecte dramáticamente a los costes involucrados en su captura.

Las avispas esfeciformes (Hymenoptera: Apoidea) poseen diferentes rasgos que las hacen adecuadas para explorar la validez del uso de la *ODT* para el estudio de la dieta de los *central-place foragers*. Las hembras de estas avispas establecen sus nidos en el suelo y en tallos de plantas, o bien los construyen con barro, y los aprovisionan con presas paralizadas para posibilitar el desarrollo de la larva (O'Neill, 2001). Aunque en algunos casos los nidos contienen una única celda con una sola presa, en muchas especies es común el aporte de varias presas para alimentar a una misma larva y/o que los nidos sean estructuras ramificadas, con varias celdas conectadas a una misma galería principal, que comparten un acceso común al exterior (O'Neill, 2001). Debido a que las hembras suelen regresar repetidamente con sus presas al mismo nido, es posible observar varias presas por hembra, lo cual permite establecer diferencias entre las presas capturadas por hembras de distintas características (por ejemplo, tamaño) o pertenencia a diferentes poblaciones y/o generaciones.

En las avispas depredadoras solitarias, el aporte de presas al nido puede seguir dos modelos básicos (entre los cuales se encuentra un espectro continuo de patrones de comportamiento intermedios). Por un lado, existe el modelo de aprovisionamiento *masivo*, en el cual la hembra deposita en la celda todas las presas necesarias para que la larva se desarrolle, cerrando el nido antes de la eclosión del huevo. Por otro lado, está el

aprovisionamiento *progresivo*, en el cual la hembra cierra el nido poco antes de que la larva haya comenzado a tejer su capullo (Evans, 1966). El segundo modelo permite a la hembra monitorizar el desarrollo de la larva, aportándole presas de acuerdo con sus necesidades (Evans y O'Neill 2007), si bien este tipo de comportamiento podría limitar en cierto modo la tasa de aprovisionamiento, ya que la hembra no comenzará un nuevo nido hasta que la larva haya consumido su ración de presas y empiece a construir el capullo. Por lo tanto, en el aprovisionamiento progresivo, sería la larva la que marcaría el ritmo con respecto a la excavación de celdas o nidos sucesivos.

En el caso de las avispas solitarias, la captura y transporte de presas implica una alta inversión energética (Field, 1989; Strohm y Linsenmair, 1999; Strohm y Marliani, 2002), de manera que, de acuerdo con la *ODT*, sería de esperar una optimización del aprovisionamiento. Debido a que las avispas más grandes son capaces de transportar presas más grandes en vuelo (Marden, 1987), la *ODT* predecirá, por un lado, la captura de presas más pesadas por parte de avispas más grandes (es decir, una correlación positiva entre el peso de la avispa y el de sus presas) y, por otro, la captura de presas de aproximadamente el mismo peso que el máximo teórico que las avispas pueden transportar en vuelo. Siempre y cuando la captura de presas grandes y pequeñas sea igual de costosa en términos energéticos, esto permitiría a las hembras más grandes completar el aprovisionamiento de una celda con un número reducido de vuelos de aprovisionamiento (reflejándose esto en un ahorro energético, así como en la posibilidad de incrementar el número de celdas aprovisionadas).

Además, debido a que en los himenópteros el peso de los adultos depende en gran medida de la cantidad de alimento recibida durante el estado larvario (Johnson, 1988; Brockmann y Grafen, 1989; Field, 1992), el aprovisionamiento con presas mayores podría redundar en la cría de hijos más grandes. Esto, a su vez, proporcionaría

ventajas relacionadas con una mayor fecundidad (O'Neill, 1985; Molumby, 1996), un aprovisionamiento más rápido y eficiente (Alexander, 1985; Hastings, 1986; Molumby, 1996; Strohm y Linsenmair, 1997, aunque ver también Larsson y Tengö, 1989) y, en el caso de los machos, un incremento en las posibilidades de cópula (Hastings, 1989; Alcock, 1996; Asís *et al.*, 2006).

Asimismo, existe una presión por parte de dípteros e himenópteros parásitos, que aprovechan los vuelos de aprovisionamiento de las avispas solitarias, o bien abren sus nidos, para alimentarse (O'Neill, 2001), de manera que una reducción en el número de vuelos de aprovisionamiento podría conducir a una disminución de la mortalidad por parasitismo (Field, 1992; Strohm y Linsenmair, 2000; Araújo y Gonzaga, 2007). Hay que tener en cuenta, sin embargo, que el transporte aéreo de presas de gran tamaño podría reducir la velocidad y maniobrabilidad de las avispas, como ha sido demostrado en otros insectos (Marden y Chai, 1991). Esto podría incrementar las posibilidades de que las avispas sean atacadas por hembras conespecíficas, que intenten robarles las presas (como parece ser el caso de la avispa *Stictia heros* (Fabricius, 1804) (Villalobos y Shelly, 1996)) o limitar sus posibilidades de escapar cuando son perseguidas por moscas satélite.

El propósito del presente estudio es proporcionar datos que permitan explorar las predicciones de la *ODT* en un insecto depredador que lleva a cabo un aprovisionamiento de tipo progresivo, con la intención de mejorar la comprensión actual de los aspectos relacionados con la selección de presas. En concreto, se pretende valorar: (1) si las hembras capturan sus presas en función de la disponibilidad ambiental, o si, por el contrario, realizan algún tipo de selección basada en el tipo (familia) o en el peso de las presas; y (2) si las avispas intentan optimizar sus vuelos de aprovisionamiento (como predice la *ODT*), mediante la captura de presas más grandes por hembras más grandes, y

mediante la captura de presas cuyo peso es cercano a la carga máxima que una avispa es capaz de transportar eficientemente en vuelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sujetos y área de estudio

Bembix merceti Parker, 1904 es una especie de avispa solitaria endémica de la Península Ibérica, donde se ha observado formando agregaciones dispersas en suelos arenosos. Las hembras excavan nidos unicelulares a profundidades de 8-15 cm, aprovisionándolos de acuerdo con el modelo progresivo, y empleando alrededor de 5-6 días para completarlos. El número de presas aportadas (entre 40 y 60 en total) aumenta diariamente desde el primer hasta el último día de aprovisionamiento, volviéndose éste progresivamente más rápido, de manera que aproximadamente el 50% de las capturas son aportadas durante el último día de aprovisionamiento (Asís *et al.*, 2004). Entre sus presas, han sido citados dípteros pertenecientes a 8 familias diferentes, principalmente Bombyliidae y Muscidae (aproximadamente el 75% de las presas encontradas hasta la fecha) (Asís *et al.*, 1992, 2004).

El estudio fue llevado a cabo en julio de 2008, en el término municipal de Almarail (Soria), donde existe un predominio de cultivos de cereal, aunque hay algunas parcelas abandonadas, con suelos arenosos y pies aislados de *Artemisia campestris* Linnaeus, 1753 y *Andryala ragusina* Linnaeus, 1753 (Asteraceae), *Thymus mastichina* Linnaeus, 1763 (Lamiaceae), y una especie del género *Scrophularia* Linnaeus, 1753 (Scrophulariaceae). Unas 50 hembras de *B. merceti* se encontraban nidificando en una de las parcelas, en un área de aproximadamente 25 x 25 m, estando presentes en densidades de entre 0,04 y 0,24 hembras/m². La temperatura en el área, basada en

lecturas horarias entre las 11:00 y las 17:00 (GMT + 2), osciló entre los 26,4 y los 46,8 °C bajo el sustrato (-2 cm) y entre los 20,8 y los 34,6 °C a 10 cm sobre el mismo.

Marcaje y medición de avispas y presas

Las hembras de *B. merceti* se marcaron individualmente sobre el tórax con tres puntos de colores, utilizando rotuladores Pentel Paint ®. Al mismo tiempo, se midió la anchura de la cabeza con un calibre digital ($\pm 0,01$ mm) y se pesaron los individuos (colocándolos en un vial Eppendorf de 2 ml previamente tarado, para restringir sus movimientos), en una báscula Ohaus Scout Pro ($\pm 0,001$ g), siendo posteriormente liberados.

Se obtuvo un total de 182 presas, que se sustrajeron a las hembras cuando éstas regresaban al nido cargadas, tras los vuelos de aprovisionamiento. Las presas se pesaron, en vivo, en la báscula, y posteriormente se sacrificaron con acetato de etilo, montándolas y etiquetándolas para su posterior identificación. La identidad de la avispa que capturó cada presa, así como la hora de la captura, también se registraron. Las presas se identificaron hasta familia y después se separaron en morfoespecies.

Para estimar la disponibilidad de presas potenciales en el área, cada hora (entre las 11:00 y las 18:00, a lo largo de 12 días) se recolectaron muestras de las presas disponibles, capturando todos los dípteros hallados, tanto en el suelo como sobre las plantas, en las proximidades del área de nidificación, hasta una distancia de unos 300 m, durante 5 minutos, utilizando una manga entomológica (se recogió un total de 186 dípteros). En un estudio anterior, Asís *et al.* (2004) habían observado que las hembras de *B. merceti* de una agregación cercana (localizada en Rabanera del Campo, a unos 10 km hacia el norte) aprovisionaron el 93% de sus presas (N= 156) entre las 11:00 y las 18:00, de manera que la estimación de la disponibilidad se limitó a ese periodo. Adicionalmente, muestreos anteriores llevados a cabo en la agregación de Rabanera del

Campo permitieron la recaptura de hembras marcadas a una distancia máxima de 300 m del área de nidificación, de manera que se consideró adecuado emplear esa distancia para llevar a cabo la estimación de la disponibilidad. El muestreo se efectuaba caminando desde el centro del área hacia la periferia (hasta los 300 m), en direcciones diferentes (sectores de aproximadamente 45°), seleccionados al azar para cada muestreo. Los dípteros se pesaron en la báscula y se liberaron tras la identificación y el registro de la hora del muestreo (algunos ejemplares de cada morfoespecie se conservaron para su posterior identificación en el laboratorio). Se observaron dos ataques exitosos en el suelo del área de nidificación, y varios intentos no exitosos (N= 4), tanto sobre presas en vuelo estático cerca de plantas, como sobre presas posadas en las mismas, en los alrededores del área de nidificación (entre 25 y 175 m), de manera que se consideró adecuado el muestreo llevado a cabo para conseguir una estimación fiable de la disponibilidad de presas.

En el caso de las hembras para las que se disponía de 4 ó más presas (N= 12), calculamos la amplitud taxonómica de nicho, utilizando el índice de diversidad de Shannon:

$$D = - \sum p_i \ln p_i$$

donde p_i es la proporción de individuos pertenecientes a la especie de presa i (Sargeant, 2007).

Cálculo de la carga máxima

Para calcular la carga máxima teórica que las hembras de *B. merceti* pueden transportar en vuelo, y para evitar el sacrificio de hembras de la especie (endémica y con poblaciones muy localizadas, que cuentan con un bajo número de individuos), la carga máxima teórica para las hembras de *B. merceti* se estimó a partir de la relación

masa torácica/masa total, medida por Coelho *et al.* (2008) para otra especie del género, *B. troglodytes* Handlirsch, 1893. En esta especie neártica, Coelho *et al.* (2008) (siguiendo el precedente de Marden, 1987), estimaron la masa de los músculos de vuelo como el 95% de la masa total del tórax, que a su vez representa el 37,4% de la masa total de la avispa, con un *FMR* (*Flight Muscle Ratio*, ver más adelante) de 0,36.

En su estudio sobre la capacidad de carga en animales voladores, llevado a cabo sobre diferentes grupos de aves, murciélagos e insectos (entre ellos, 33 himenópteros pertenecientes a 6 especies), Marden (1987) determinó que la masa presente de músculos de vuelo era la responsable del 99% de la capacidad de carga en vuelo. En el mismo trabajo, dicho autor definió el *Flight Muscle Ratio* (*FMR*) a partir de la masa de los músculos de vuelo ($FMR = \text{masa de los músculos de vuelo} / \text{masa corporal}$), y observó que, en abejas y avispas, el valor del *FMR* mínimo que permitía el despegue a los himenópteros (denominado *FMR marginal* por Marden) era de 0,179. Esta relación sería la que limita la carga extra (e.g. una presa) que una avispa podría transportar en vuelo (además de su propio peso), y es la que ha sido utilizada en el presente trabajo para valorar si las hembras transportaban presas con pesos cercanos a su máxima capacidad teórica de carga con el fin de optimizar sus vuelos de aprovisionamiento.

Análisis estadístico

Para determinar si la frecuencia de captura de las diferentes familias de presa se correspondía con una mayor o menor disponibilidad de las mismas en el entorno, se utilizaron tests Chi-cuadrado, considerando como frecuencias esperadas aquellas encontradas en los muestreos del área. Se utilizaron tests de correlación de Pearson para valorar si existían relaciones significativas entre el peso de las avispas y (a) el peso de la presa más pesada capturada por cada hembra; (b) el peso medio de las presas capturadas por cada avispa; y (c) el coeficiente de variación de los pesos de las presas capturadas

por cada avispa. Para estos cálculos, fueron utilizados los datos correspondientes a 18 hembras, aquellas con 3 ó más presas. Para calcular las diferencias entre los pesos de los diferentes grupos de dípteros (presas de avispas *vs.* dípteros disponibles en el entorno; pesos de las diferentes familias de dípteros), se utilizaron tests *t* de Student, empleando la corrección de Welch-Satterthwaite cuando las varianzas no eran homogéneas. Con el fin de analizar las diferencias entre las frecuencias de las presas de cada clase de peso y su disponibilidad en el ambiente, fueron empleados los residuales estandarizados:

$$RE = \frac{(\text{observados} - \text{esperados})}{\sqrt{\text{esperados}}}$$

hallando su significación con el valor crítico de la distribución *Z*. Los pesos medios de las presas capturadas por cada hembra se transformaron ($\sqrt{\text{peso}}$) para normalizar los datos. La amplitud de nicho para el tipo de presas se calculó empleando el paquete estadístico PRIMER v.5 (Primer-Ltd), y el resto de los cálculos se llevó a cabo en XlStat 2012 (Addinsoft).

RESULTADOS

Disponibilidad de presas y presas capturadas

Las 182 presas sustraídas a las hembras de *B. merceti* pertenecían a 6 familias diferentes, de las cuales las más capturadas fueron Syrphidae (60,4%) y Bombyliidae (34,1%) (Tabla 1). Estas dos familias fueron, además, las más abundantes en el medio, de acuerdo con la estimación realizada mediante muestreo con manga entomológica (en el que se obtuvieron 186 especímenes, pertenecientes a 11 familias), aunque los Syrphidae (75,8%) aparecieron en el medio en porcentajes incluso mayores, mientras que la abundancia de Bombyliidae (8,1%) en el medio fue apreciablemente menor. La comparación de las frecuencias de captura con la disponibilidad de dípteros en el ambiente, reveló diferencias significativas (Chi-cuadrado, $X_3^2 = 189,7$, $P < 0,0001$), y los

residuales indicaron una mayor presencia de la esperada de Bombyliidae entre las presas (así como de Stratiomyidae y de Tabanidae, aunque para ambas familias el tamaño muestral fue pequeño y no permitió extraer conclusiones claras), y menor frecuencia de la esperada en el caso de los Syrphidae capturados, teniendo en cuenta sus abundancias en el medio.

Tabla 1. Presas capturadas por las hembras de *Bembix merceti* y dípteros disponibles en el medio, con el peso medio de cada familia (únicamente se muestran las familias con un mínimo de 3 presas capturadas o con más del 2% de disponibilidad en el ambiente).

	Dípteros ambientales		Dípteros- presa		P de los residuales	Peso medio ambientales (mg)	Peso medio presas (mg)	P de los pesos medios
	%	N	%	N				
Syrphidae	75,8	141	60,4	110	(-) $P = 0,02$	$14,0 \pm 4,6$	$15,5 \pm 4,5$	$t = 2,62 \quad P = 0,009$
Bombyliidae	8,1	15	34,1	62	(+) $P = 0,001$	$38,1 \pm 39,5$	$27,7 \pm 20,1$	$t = -1,05 \quad P = 0,310$
Stratiomyidae	1,1	2	2,7	5	(+) $P = 0,03$	$12,2 \pm 4,2$	$17,0 \pm 6,5$	
Tabanidae	0,5	1	1,6	3	(+) $P = 0,04$	28,0	$29,7 \pm 5,8$	
Sarcophagidae	4,8	9	0,5	1	-	$12,7 \pm 5,3$	30,0	
Tachinidae	4,8	9	0	0	-	$18,0 \pm 5,0$	-	
Culicidae	2,2	4	0	0	-	$4,3 \pm 1,9$	-	
Otros	2,7	5	0,5	1	-	$11,8 \pm 9,1$	20,0	
Total	100	186	100	182		$15,9 \pm 13,6$	$20,1 \pm 13,6$	$t = 2,96 \quad P = 0,003$

En el caso de los Syrphidae y los Bombyliidae, así como para el número total de presas, el peso medio en el ambiente es comparado con el de las presas. Los símbolos (+) y (-) en la columna “P de los residuales”, indican si las presas fueron capturadas con mayor o menor frecuencia, respectivamente, que la esperada en función de su disponibilidad. En “Otros” se incluyen las familias Anthomyidae, Asilidae, Calliphoridae, Chironomidae y Muscidae.

La masa media de las presas capturadas por las hembras ($20,07 \pm 13,59$ mg) fue significativamente mayor que la de los dípteros disponibles en el ambiente ($15,87 \pm 13,64$ mg) (t de Student, $t_{366} = 2,96$, $P = 0,003$). El análisis por separado de los pesos de las dos familias más comunes -Syrphidae y Bombyliidae- reveló que la masa media de los Syrphidae capturados por las avispas ($15,54 \pm 4,47$ mg) fue significativamente mayor que la de los disponibles en el ambiente ($14,02 \pm 4,62$ mg) (t de Student, $t_{249} = 2,62$, $P = 0,0009$). Sin embargo, en el caso de los Bombyliidae, aunque el peso medio de las presas fue más bajo, la diferencia con el peso medio de los Bombyliidae disponibles

no fue significativa (t de Student, $t_{16} = 1,05$, $P = 0,310$ (corrección de Welch-Satterthwaite)) (Tabla 1) (Fig. 1).

Figura 1. Pesos medios (para las familias con una presencia en el ambiente superior al 2% o con 3 ó más presas) de los dípteros presentes en el ambiente y de aquellos capturados como presa. Cuando las diferencias entre el peso de las presas y el de las moscas ambientales son estadísticamente significativas para una determinada familia, se indica con un asterisco (*). También se muestra el peso medio de todos los dípteros capturados por las avispas y el de aquellos presentes en el ambiente, así como el peso de la presa más pequeña capturada por las hembras. El valor de la desviación típica (SD) para los Bombyliidae es de 39,5, aunque no aparece la línea completa.

Tras separar las moscas según las clases de peso (considerando como clases cada uno de los cuartiles de la distribución de frecuencias observada para los dípteros de la muestra procedente del medio), las frecuencias de las diferentes clases capturadas como presa fueron significativamente diferentes de aquellas capturadas del ambiente, tanto en relación con el total de presas (Chi-cuadrado, $X_3^2 = 52,95$, $P < 0,0001$), como con los Syrphidae (Chi-cuadrado, $X_3^2 = 32,62$, $P < 0,0001$) y los Bombyliidae (Chi-cuadrado, $X_3^2 = 21,66$, $P < 0,0001$), los tres grupos para los que se realizó el análisis. Las frecuencias de captura fueron significativamente mayores para las clases de peso más

grandes, y menores para los dípteros pequeños, como muestra el análisis de los residuales estandarizados (Fig. 2).

Figura 2. Residuales estandarizados para las clases de pesos (separadas por cuartiles) de las presas capturadas por las hembras de *Bembix merceti* en función de la disponibilidad (todas las presas, Syrphidae, Bombyliidae). Se muestra el nivel de significación para $P=0,05$ y para $P=0,01$. Los residuales positivos indican una tasa de captura significativamente más alta que la esperada teniendo en cuenta la disponibilidad observada en el medio para cada uno de los cuartiles de peso, mientras que los residuales negativos revelan menores frecuencias de captura de lo esperado.

La amplitud taxonómica de nicho para la agregación fue de 2,179, y el nicho individual de las avispas varió entre una amplitud de 0,673 y 2,158 (media= $1,376 \pm 0,393$).

Relación entre el peso de las avispas y el de las presas

El peso corporal de las hembras varió entre 69-162 mg (media= $102,2 \pm 23,1$, $N=18$), y su masa torácica (estimada a partir de los datos obtenidos por Coelho *et al.* (2008) para *B. troglodytes*) lo hizo entre 25,8 y 60,6 mg (media= $38,2 \pm 8,3$).

Considerando un *FMR* de 0,36 para hembras no cargadas (el calculado por Coelho *et al.* (2008) para *B. troglodytes*), el *FMR* para hembras cargadas (obtenido añadiendo al peso corporal el peso de la presa más grande capturada por cada hembra) fue de 0,21-0,32 (media= $0,27 \pm 0,03$). Las hembras, incluso durante el transporte de su presa más grande, mantuvieron un *FMR* claramente superior al *FMR* marginal de 0,179.

El peso de las hembras mostró una correlación positiva con el peso de la presa más grande capturada por cada una de ellas (Pearson, $r = 0,574$, $P = 0,013$, $N = 18$) (Fig. 3). Además, el peso de las hembras también se encontraba correlacionado con la masa media de las presas capturadas por cada avispa (Pearson, $r = 0,494$, $P = 0,037$, $N = 18$), así como con el coeficiente de variación del peso de las presas capturadas por cada avispa (Pearson, $r = 0,528$, $P = 0,024$, $N = 18$) (Fig. 4). Esto indica que las hembras más grandes capturaron presas con un mayor peso medio, y que explotaron un rango más amplio de tamaños de presa. No obstante, no se encontró una correlación significativa entre el peso de las hembras y el peso de la presa más pequeña capturada por cada una de ellas (Pearson, $r = 0,024$, $P = 0,923$, $N = 18$).

Figura 3. Peso de la presa más grande capturada por cada hembra de *Bembix merceti* como función del peso de cada avispa.

Figura 4. Coeficiente de variación (CV) del peso de las presas capturadas por las hembras de *Bembix merceti* en función del peso de la avispa.

La comparación del peso de la presa más grande capturada por cada hembra, con el máximo teórico que ésta podría transportar en vuelo (considerando un *FMR* marginal de 0,179) reveló la existencia de diferencias significativas (test *t* pareado, $t_{17} = 13.671$, $P < 0.0001$): la masa media de la presa más grande capturada por cada hembra (media = 33,44 mg, $N = 18$) fue mucho menor que la media de los máximos teóricos (media = 100,65 mg, $N = 18$). Las pendientes de las rectas que representan el peso de la presa más grande como función de la masa de la hembra (recta del peso de la presa más grande), y la carga máxima teórica con respecto al peso de la hembra (recta de la carga máxima teórica) fueron significativamente diferentes ($t_{34} = 2.114$, $P < 0.042$), y la pendiente correspondiente a la carga máxima teórica fue más acentuada que la del peso de la presa más grande transportada por cada hembra. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que la significación es marginal y claramente más baja que la observada al comparar las pendientes de las rectas relacionando el peso medio de las presas como función del peso

de la avispa (recta de los presos medios de las presas) y el máximo teórico con la masa de la avispa ($t_{34} = 10,074$, $P < 0,0001$) (Fig. 5).

Figura 5. Relaciones entre el peso corporal de las hembras de *B. merceti* y: el peso máximo teórico de la presa considerando un *FMR* marginal de 0,179 (el máximo teórico que las hembras son capaces de levantar (Marden, 1987)) (línea discontinua); la recta de regresión obtenida con el peso de la presa más grande capturada por cada hembra (línea continua); y la recta de regresión obtenida con la media de los pesos de las presas cazadas por cada hembra (línea de puntos). Los puntos individuales representan el peso de la presa más grande capturada por una hembra del peso correspondiente.

Figura 6. Amplitud individual del nicho taxonómico (índice de Shannon) para las presas capturadas por las hembras de *Bembix merceti* en función del peso de cada hembra.

En la comparación de la amplitud taxonómica de las presas capturadas por cada hembra con el peso de la misma, se observó una correlación significativa positiva entre ambas variables (Pearson, $r=0,580$, $P=0,048$, $N=12$), sugiriendo que las hembras más grandes capturan un espectro de presas (morfoespecies) más amplio (Fig. 6).

DISCUSIÓN

Selección de presas: oportunismo taxonómico

Aunque las avispas solitarias del género *Bembix* Fabricius, 1775 han sido consideradas oportunistas en la selección de sus presas, esta idea se basa más en el hecho de que son capaces de depredar sobre una variedad amplia de familias de dípteros (existen revisiones exhaustivas en O'Neill, 2001 y en Evans y O'Neill, 2007), que en un análisis de las frecuencias de presas capturadas en comparación con su disponibilidad. Sin embargo, se requiere la comparación de las presas cazadas con las disponibles (Grant, 2006; Polidori *et al.*, 2007, 2010) para determinar si las presas son capturadas en proporciones similares a las que aparecen en el medio o, por el contrario, efectúan algún tipo de selección. Adicionalmente, la selección podría constituir una estrategia para la optimización de recursos, o podría también derivar de algún tipo de especialización (ver Polidori *et al.*, 2010 para una discusión sobre la modelación de preferencias de presas en avispas excavadoras). Por ejemplo, entre los tipos de especialización “mecánica” (es decir, especies que consumen un rango limitado de los recursos disponibles debido a que están mecánicamente limitadas a ese subconjunto), Ferry-Graham *et al.* (2002) consideraron especialistas funcionales y comportamentales. Un tipo de especialización comportamental podría, por ejemplo, restringir el tipo de presa capturado por una hembra debido al hecho de que dicha presa está limitada a ciertos parches específicos de su hábitat, tales como flores, ganado o carroña, como ha sido observado en diferentes

avispa de la arena (Evans y O'Neill, 2007). Sin embargo, en dichas avispas de la arena, y en particular en las del género *Bembix*, existe una considerable plasticidad en el uso de fuentes de alimento, que estos insectos podrían explotar en determinadas ocasiones, y que a su vez son capaces de modificar, permitiendo así la captura de un amplio rango de presas en diferentes poblaciones y/o años (Evans y O'Neill, 2007). Así, en el caso de la avispa de la arena neotropical *Rubrica nasuta* (Christ, 1791), Fontenelle y Martins (2002) observaron que las hembras empleaban dos tácticas en la búsqueda de presas (Diptera), que podrían conducir a la captura de diferentes tipos de presa en función del estado de desarrollo de la larva (presas de diferente tamaño, o con tegumentos más duros o más blandos). Otro posible tipo de especialización comportamental estaría relacionado con la habilidad para detectar presas. Diversos estudios han demostrado que ciertas sustancias volátiles presentes en la cutícula de algunos insectos pueden ser empleadas como kairomonas (Howard y Blomquist, 2005). Si bien hay evidencias de que algunas avispas solitarias, como por ejemplo *Philanthus triangulum* (Fabricius, 1775), pueden emplear estas pistas olfativas para encontrar a sus presas (Herzner *et al.*, 2005; Schmitt *et al.*, 2007), debe tenerse en cuenta que dicha especie está especializada en la captura de obreras de *Apis mellifera* Linnaeus, 1758, no siendo éste el caso de las avispas del género *Bembix*, que son capaces de capturar presas de diferentes órdenes (Evans, 2002; Evans y O'Neill, 2007). Por lo tanto, las hembras de *Bembix* no estarían limitadas por ninguno de los tipos de especialización mecánica, siendo capaces de forrajear sobre un amplio abanico de microhábitats, así como sobre casi todos los tipos de dípteros.

Los resultados obtenidos en el presente estudio indican que las hembras de *Bembix merceti* pueden ser consideradas como potencialmente oportunistas en la elección del tipo (familia) de presa, ya que dentro del orden Diptera cazan casi todos los

tipos disponibles en el ambiente. Entre sus capturas, se encontraron presas pertenecientes a las 6 familias cuya presencia en el ambiente fue mayor del 2%, excepto Culicidae y Tachinidae. La ausencia de Culicidae entre las presas se debe, probablemente, al pequeño tamaño de los individuos de esta familia, menor que el peso mínimo de las presas capturadas (Fig. 1). Con respecto a los Tachinidae, aunque representaron un porcentaje en el medio cercano al 5%, parecen estar más activos durante los momentos en los que las avispas se encuentran menos activas (dos tercios de los Tachinidae colectados se encontraron entre las 16:00 y las 17:00, periodo en el que las avispas sólo aportaron el 1,3% de las presas), lo cual explicaría su escasa presencia entre las presas de *B. merceti*.

Las variaciones observadas con respecto a la disponibilidad aparecen principalmente en las dos familias más abundantes (Syrphidae y Bombyliidae), y parecen estar motivadas por preferencias de tamaño, más que por preferencias por tipos taxonómicos de presa. Las hembras podrían intentar optimizar los eventos de captura, depredando sobre el taxón con la masa media más elevada (Bombyliidae), pero no desechando a los Syrphidae, de peso menor (aunque aceptable) y con una presencia mucho mayor. Adicionalmente, podría especularse que la coloración o el sonido, en el caso de los sírfidos, podrían desempeñar un papel defensivo, lo cual explicaría su baja tasa de captura. Sin embargo, para otro grupo de insectos depredadores (Odonata), Rashed *et al.* (2005) no encontraron evidencia de que las coloraciones similares a avispas protegieran a los insectos pequeños del ataque de los depredadores. De la misma manera, Rashed *et al.* (2009) tampoco encontraron pruebas concluyentes que demostraran que los sírfidos producen el mismo sonido que los himenópteros a los que imitan cuando se disponen a atacar.

Selección de presas: relaciones entre los pesos de las avispas y las presas

En un estudio con *Sphex ichneumoneus* (Linnaeus, 1758), Coelho y Ladage (1999) sugirieron que las hembras tienen la capacidad de valorar el tamaño de las presas y de aprender a reconocer los tamaños que son capaces de transportar. De esta manera, si dichas hembras intentan optimizar el peso de las presas que pueden transportar, como sugiere la *ODT*, las hembras más grandes capturarán presas más grandes que las hembras más pequeñas, generando una correlación positiva entre el peso de la hembra y el peso medio de las presas capturadas por ella, así como con la presa más grande capturada por cada hembra. En el caso de nuestra población de *B. merceti*, al menos, estas dos correlaciones son significativas y positivas, en línea con las predicciones de la teoría.

Se detectó una correlación significativa entre el coeficiente de variación del peso de las presas y el peso de las avispas, aunque no entre éste y el peso de la presa más pequeña capturada por cada hembra. Este patrón, que ha sido observado también en otros estudios con avispas solitarias (Gwynne y Dodson, 1983; O'Neill, 1985; Coelho y Ladage, 1999; Grant, 2006; Coelho *et al.* 2008), sugiere, por un lado, que las hembras más grandes no desprecian las presas más pequeñas, y por otro, que existe un peso mínimo por debajo del cual la captura de presas no es ventajosa. Dichas observaciones son compatibles con las predicciones de la *ODT* para los *central-place foragers*: debido a que las capturas son progresivamente menos costosas a medida que disminuye la distancia del lugar donde ha sido encontrada la presa hasta el nido, las presas pequeñas (mientras alcancen un peso mínimo) serán aceptadas por las avispas más grandes, siempre y cuando se hallen lo suficientemente cerca del nido (Pyke, 1984).

El mayor rango de tamaños de presa capturado por las hembras más grandes daría lugar a la mayor amplitud taxonómica de nicho en las mismas (el acceso a una

mayor variedad de pesos de presa está a menudo asociado con el acceso a una mayor variedad de tipos taxonómicos de presa), apoyando la idea de que son depredadores oportunistas con respecto al taxón capturado, y que la aparente especialización de las avispas pequeñas (menor amplitud de nicho), podría ser un resultado de la limitación a la hora de capturar presas más grandes. De esta manera, las avispas pequeñas podrían ser un tipo de “especialistas funcionales” (Ferry-Graham *et al.*, 2002), limitadas a un subconjunto de presas, debido a la imposibilidad para transportar grandes pesos hasta su nido. Así, una tendencia hacia la selección de tamaños de presa produciría la aparición de una aparente mayor o menor especialización con respecto al tipo de presa capturada. En el caso de otra avispa solitaria que captura Orthoptera, *Palmodes laeviventris* (Cresson, 1865), Gwynne y Dodson (1983) también detectaron una aparente selección (en este caso hacia la captura de hembras), que era en realidad el resultado de la optimización del tamaño de las presas. Debido a que las hembras son significativamente mayores que los machos, una selección de presas grandes conduciría a la captura preferente de las primeras. Sin embargo, O'Neill y Evans (1982), en un estudio con diversas especies de *Philanthus* (Fabricius, 1790) norteamericanos, no detectaron ninguna correlación entre la amplitud taxonómica de nicho y el peso corporal de la especie.

Indicativos de la existencia de optimización en la captura de presas, son también los resultados que derivan de la comparación del peso de los dípteros del ambiente, con el de aquellos capturados como presa. Para las familias cuya masa media está por debajo del peso medio de las presas capturadas (e.g. Syrphidae, Sarcophagidae y Stratiomyidae), esta comparación sugiere que las avispas suelen capturar individuos cuyo peso es mayor que el peso medio para la familia, lo cual podría indicar un cierto grado de selección u optimización de tamaños (Fig. 1), de manera que las avispas

seleccionarían los miembros más grandes de estas familias. La comparación de la frecuencia con la que las avispas capturan las diferentes clases de peso, con la disponibilidad de estas clases en el ambiente (Fig. 2) apunta a una selección activa, en la que las avispas depredarían más frecuentemente sobre dípteros grandes de lo que sería esperado en función de su disponibilidad, y evitarían los más pequeños, que son capturados con una frecuencia significativamente más baja de lo esperado. El patrón observado es similar si se considera tanto el número total de presas (todas las familias), como los Syrphidae individualmente, aunque en el caso de los Bombyliidae, los residuales estandarizados son significativos únicamente para el tercer cuartil, lo cual indica, en cualquier caso, una mayor frecuencia de captura de Bombyliidae de un tamaño mayor que el de la media.

Factores que modelan la carga máxima

El análisis de los resultados también revela que las pendientes de las rectas que relacionan, por un lado, el peso de la avispa con el peso de la presa más grande capturada por ella, y por el otro el peso de la avispa con el peso medio de las presas capturadas por ella, son menos acentuadas y significativamente diferentes (*intercept* más bajo) que la recta que relaciona el peso de las avispas con la carga máxima teórica que éstas son capaces de transportar (Fig. 5). Esto indicaría, por un lado, la existencia de un margen importante entre la carga máxima teórica que las avispas pueden transportar eficientemente en vuelo y el peso realmente transportado por ellas, y por otro, que este margen aumenta en el caso de las avispas más grandes. Coelho *et al.* (2008) observaron resultados semejantes para otra especie de *Bembix* (aunque en este caso no existía una correlación entre el peso de la avispa y el de sus presas). En cualquier caso, estudios con otras avispas han proporcionado diferentes resultados a este respecto. Por ejemplo, para *Sphex ichneumoneus*, Coelho y Ladage (1999) observaron que las pendientes de las

rectas que relacionaban el peso de las hembras con el de las presas, y el peso de las hembras con la carga máxima teórica, no eran diferentes, concluyendo que las avispas elegían presas que encajaran con su capacidad de carga, si bien la primera recta estaba ligeramente por debajo de la segunda (interpretándose esto como un “factor de seguridad”). Adicionalmente, algunas presas estuvieron por encima del máximo teórico que la avispa puede levantar en vuelo, un hecho que ha sido observado en *Sphecius speciosus* (Drury, 1773) (Coelho, 1997) y *Tachytes chrysopyga* (Spinola, 1841) (Coelho *et al.*, 2008). Estas especies capturan presas que pueden exceder en una proporción elevada la masa de la propia avispa, y la posibilidad de que el transporte de las mismas pueda tener lugar mediante saltos y vuelos cortos, o de que las hembras cargadas puedan trepar con sus presas a lugares elevados (troncos), desde los que vuelan hacia el nido, ha sido considerada.

Sin embargo, si las hembras de *B. merceti* tratan de optimizar el tamaño de sus presas, como parece deducirse de la correlación entre el peso de las hembras y el de sus presas más grandes, ¿por qué no capturan presas cuyo tamaño se aproxime al máximo teórico que pueden transportar, sino que parecen forrajear de manera subóptima? Diferentes factores, no excluyentes entre sí, podrían explicar la existencia del margen observado entre la carga máxima teórica y el peso de las presas más grandes realmente capturadas por estas avispas. El primero de ellos sería la disponibilidad de presas: la presencia de dípteros en el medio con pesos más elevados que las hembras de *Bembix* es escasa, de manera que las avispas no podrían optimizar al máximo sus capturas. También es interesante tener en cuenta la influencia que el tipo de aprovisionamiento puede tener sobre la selección de presas. En muchos grupos de avispas solitarias el aprovisionamiento es masivo, de forma que un aporte de presas más grandes permitiría completar un mayor número de nidos en el mismo tiempo, dando lugar así a un mayor

número de descendientes. Sin embargo, las hembras de *B. merceti* llevan a cabo un aprovisionamiento de tipo progresivo, en el cual el nido no se completa hasta que la larva ha finalizado, o casi, su desarrollo. Así, un mayor ritmo de aprovisionamiento no representaría una gran ventaja, puesto que no es posible incrementar la tasa de crecimiento de la larva ni, por lo tanto, el número de nidos completados. Apoyando esta idea, Larsson y Tengö (1989) observaron que las hembras más grandes de *Bembix rostrata* (Fabricius, 1781) (que también lleva a cabo un aprovisionamiento progresivo) no completaban sus nidos más rápido que las pequeñas. Adicionalmente, podrían citarse otros factores, como los propuestos por Coelho *et al.* (2008) para explicar el modelo observado en *Bembix troglodytes*, que es muy similar a *B. merceti*, de manera que en ese caso las moscas más grandes podrían ser energéticamente más costosas, o más difíciles, de capturar. También debería tenerse en cuenta que en avispas que transportan grandes presas, su *FMR* está disminuido, lo cual puede reducir su maniobrabilidad (Marden, 1989; Marden y Chai, 1991). Ello redundaría en que las avispas fueran más susceptibles a ataques por parte de hembras conespecíficas o de moscas satélite, que pueden actuar como parásitas. Diferentes estudios han demostrado que varias abejas y avispas llevan a cabo vuelos evasivos como estrategia para despistar a las moscas satélite (McCorquodale, 1985; Polidori *et al.*, 2009), que serán más eficaces si las avispas cuentan con una mayor maniobrabilidad. Adicionalmente, aunque en nuestro caso no se han observado robos de presas entre las hembras de la agregación, existen estudios que sí han documentado estos robos en otras avispas de la arena, de manera que podría tratarse de una práctica común (Evans, 1966; Villalobos y Shelly, 1996). Así, podría ser ventajoso conservar un margen entre la carga máxima teórica y el peso realmente transportado, si bien es necesario tener en cuenta la presión que estos factores podrían ejercer en el sentido contrario: una reducción en el número de vuelos (a través

de la captura de presas más grandes) disminuiría las posibilidades de ataque y robo. Finalmente, un problema metodológico podría también afectar a la percepción de los resultados: en las muestras para las cuales se dispone únicamente de una presa, es probable que -simplemente por azar- algunas muestras incluyan presas capturadas en las proximidades del nido. Debido a que la *ODT* para *central-place foragers* no desecha la captura de presas pequeñas, siempre y cuando tengan una masa mínima y estén lo suficientemente cerca del nido (Pyke, 1984), la correlación entre el peso de la avispa y el de las presas podría verse reducida, o incluso desaparecer. De hecho, si en el análisis llevado a cabo con *B. merceti* no se hubiera utilizado el peso de la presa más grande capturada por cada avispa, sino el de una presa escogida al azar de entre todas las capturadas por esa avispa, la correlación entre el peso de la avispa y el de las presas solo habría sido significativa en 11 de 50 simulaciones. Por ello, parece razonable obtener muestras que incluyan varias presas por hembra, y que las correlaciones se calculen utilizando el peso de la presa más grande.

La *ODT* en avispas solitarias

Aunque han transcurrido más de cuatro décadas desde que la *ODT* fue propuesta por MacArthur y Pianka (1966) y Emlen (1966), su uso para explicar la selección de la dieta continúa siendo controvertido (Perry y Pianka, 1997; Sih y Christensen, 2001). En una revisión de más de 130 estudios sobre la *ODT*, Sih y Christensen (2001) concluyeron que ésta funciona razonablemente bien para consumidores de presas inmóviles, si bien a menudo falla en el caso de los depredadores de presas móviles. Los autores propusieron que esto podía ser explicado debido a que la variación en la vulnerabilidad de las presas (tasa de encuentros y éxito de captura) es más importante que la elección activa por parte del depredador; o simplemente debido al

desconocimiento de los factores específicos que pueden ser cruciales para una aplicación rigurosa de la teoría.

Diferentes estudios llevados a cabo con otras avispas solitarias han sido incapaces de mostrar una tendencia generalizada con respecto a si hay, o no, optimización de presas. Por ejemplo, trabajando con *Sphecius speciosus*, Hastings (1986), Coelho (1997) y Grant (2006) descartaron la existencia de optimización, sugiriendo una depredación oportunista y no selectiva. Sin embargo, es necesario destacar que en dicha especie el aprovisionamiento es una actividad difícil, que requiere una gran inversión temporal, de manera que es probable que las hembras no puedan permitirse ser selectivas (Hastings, 1986). Coelho *et al.* (2008) tampoco detectaron una tendencia clara hacia la optimización en *Tachytes chrysopyga* o en *Bembix troglodytes*, aunque varios rasgos típicos de ambas especies podrían explicar estos hallazgos (Coelho *et al.*, 2008). Por el contrario, Gwynne y Dodson (1983), estudiando el aprovisionamiento en *Palmodus laeviventris*, encontraron una correlación entre el peso de las presas (grillos mormones de la especie *Anabrus simplex* Haldeman, 1852) y el de las avispas, que podría deberse a la habilidad de las avispas para seleccionar presas a partir de las disponibles. Coelho y Ladage (1999) encontraron una correlación similar en el caso de *Sphex ichneumoneus* y sus ortópteros-presa. También, Alexander (1985) observó que las presas (en este caso, hormigas obreras) capturadas por *Clypeadon laticinctus* (Cresson, 1865) tenían un peso significativamente más grande que el peso medio de las hormigas obreras presentes en la superficie, y sugirió la posibilidad de que estuviera teniendo lugar una selección de las hormigas más grandes.

Como futuros estudios que ayuden a clarificar si la ODT es adecuada para explicar la selección de presas en esta especie, sería interesante determinar si los pesos de las presas capturadas por una misma hembra aumentan a mayores distancias del nido.

Del mismo modo, una comparación del peso de las presas aportadas durante las fases iniciales del aprovisionamiento, con aquellas capturadas en los estadios finales, cuando la larva requiere más alimento, podría clarificar si emplean presas de mayor peso en estas últimas fases, en la búsqueda de una “optimización temporal” del aporte de presas.

CONCLUSIONES

- 1) Las hembras de *B. merceti* podrían ser consideradas forrajeadores subóptimos.

Aunque la especie captura sus presas de acuerdo con las predicciones generales de la *ODT* para los *central-place foragers*, mantiene un margen con respecto a la capacidad máxima de carga, lo cual podría estar relacionado con la disponibilidad de presas grandes en el ambiente, con el tipo de aprovisionamiento (progresivo), o con otros factores, tales como la alta maniobrabilidad de sus presas y la presión que ejercen enemigos naturales y congéneres.

- 2) La especie sería oportunista en la selección taxonómica de sus presas, aunque no con respecto al tamaño de las mismas. Esta tendencia hacia la optimización de los vuelos de aprovisionamiento significaría que las avispas no capturarían presas en las mismas proporciones que las que aparecen en el medio, seleccionando positivamente, por un lado, familias con mayores pesos medios (aunque sean menos abundantes), y por otro, los individuos más grandes dentro de aquellas familias cuyos pesos medios no son elevados.

REFERENCIAS

- Alcock, J.** (1996): The relation between male body size, fighting, and mating success in Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni* (Apidae, Apinae, Anthophorini). *J. Zool.* **239**: 663 - 674.
- Alexander, B. A.** (1985): Predator-prey interactions between the digger wasp *Clypeadon laticinctus* and the harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis*. *J. Nat. Hist.* **19**: 1139 - 1154.

- Araújo, M. S. y Gonzaga, M.O.** (2007): Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**: 1855 -1863.
- Asís, J. D., Gayubo, S. F. y Tormos, J.** (1992): Data on the nesting behaviour of five European *Bembix* and description of the mature larvae of *B. merceti* and *B. rostrata* (Hymenoptera, Sphecidae). *Deut. Entomol. Zschr.* **39**: 221 - 231.
- Asís, J. D., Tormos, J. y Gayubo, S. F.** (2004). Nesting behaviour and provisioning in *Bembix merceti* and *Bembix zonata* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Nat. Hist.* **38**: 1799 - 1809.
- Asís, J. D., Tormos, J. y Gayubo, S. F.** (2006): Territorial dynamics and contest behaviour in the solitary wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Apoidea: Crabronidae). *Behaviour* **143**: 83 - 104.
- Brockmann, H. J. y Grafen, A.** (1989): Mate conflict and male behaviour in a solitary wasp, *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *politum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Anim. Behav.* **37**: 232 - 255.
- Coelho, J. R.** (1997): Sexual size dimorphism and flight behavior in cicada killers, *Sphecius speciosus*. *Oikos* **79**: 371 - 375.
- Coelho, J. R., Hastings, J., Holliday, C. W. y Mendell, A.** (2008): Load carriage during foraging in two species of solitary wasps. *J. Hym. Res.* **17**: 57 - 63.
- Coelho, J. R. y Ladage, L. D.** (1999): Foraging capacity of the great golden digger wasp *Sphex ichneumoneus*. *Ecol. Entomol.* **24**: 480 - 483.
- Emlen, J. M.** (1966): The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* **100**: 611 - 617.
- Evans, H. E.** (1966): *The comparative ethology and evolution of the sand wasps*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Evans, H. E.** (2002): A review of prey choice in bembicine sand wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Neotrop. Entomol.* **31**: 1 - 11.
- Evans, H. E. y O'Neill, K. M.** (2007): *The sand wasps. Natural history and behavior*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Ferry-Graham, L. A., Bolnick, D. I. y Wainwright, P. C.** (2002): Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Integr. Comp. Biol.* **42**: 265 - 277.
- Field, J.** (1989): Intraspecific parasitism and nesting success in the solitary wasp *Ammophila sabulosa*. *Behaviour* **110**: 23 - 46.

- Field, J.** (1992): Patterns of nest provisioning and parental investment in the solitary digger wasp *Ammophila sabulosa*. *Ecol. Entomol.* **17**: 43 - 51.
- Fontenelle, J. C. R. y Martins, R. P.** (2002): Hunting behavior by the sand wasp *Rubrica nasuta* (Christ 1791) (Hymenoptera Sphecidae). *Trop. Zool.* **15**: 187 - 196.
- Grant, P. R.** (2006): Opportunistic predation and offspring sex ratios of cicada-killer wasp (*Sphecius speciosus* Drury). *Ecol. Entomol.* **31**: 539 - 547.
- Gwynne, D. T. y Dodson, G. N.** (1983): Nonrandom provisioning by the digger wasp, *Palmodes laeviventris* (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **76**: 434 - 436.
- Hastings, J. M.** (1986): Provisioning by female western cicada-killer wasps, *Sphecius speciosus* (Hymenoptera: Sphecidae): influence of body size and emergence time on individual provisioning success. *J. Kans. Entomol. Soc.* **59**: 262 - 268.
- Hastings, J. M.** (1989): The influence of size, age, and residence status on territory defense in male western cicada killer wasps (*Sphecius grandis*, Hymenoptera: Sphecidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* **62**: 363 - 373.
- Herzner, G., Schmitt, T., Linsenmair, K. E. y Strohm, E.** (2005): Prey recognition by females of the European beewolf and its potential for a sensory trap. *Anim. Behav.* **70**: 1411 - 1418.
- Howard, R. W. y Blomquist, G. J.** (2005): Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.* **50**: 371 - 393.
- Johnson, M. D.** (1988): The relationship of provision weight to adult weight and sex ratio in the solitary bee, *Ceratina calcarata*. *Ecol. Entomol.* **13**: 165 - 170.
- Larsson, F. K. y Tengö, J.** (1989): It is not always good to be large; some female fitness components in a temperate digger wasp, *Bembix rostrata* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* **62**: 490 - 495.
- Lessells, C. M. y Stephens, D. W.** (1983): Central place foraging: single-prey loaders again. *Anim. Behav.* **31**: 238 - 243.
- MacArthur, R. H. y Pianka, E. R.** (1966). On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* **100**: 603 - 609.

- Marden, J. H.** (1987): Maximum lift production during takeoff in flying animals. *J. Exp. Biol.* **130**: 235 - 248.
- Marden, J. H. y Chai, P.** (1991): Aerial predation and butterfly design: how palatability, mimicry, and the need for evasive flight constrain mass allocation. *Am. Nat.* **138**: 15 - 36.
- McCorquodale, D. B.** (1985): Digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae) provisioning flights as a defence against a nest parasite, *Senotainia trilineata* (Diptera: Sarcophagidae). *Can. J. Zool.* **64**: 1620 - 1627.
- Molumby, A.** (1996): Why make daughters larger? Maternal sex-allocation and sex dependent selection for body size in a mass-provisioning wasp, *Trypoxylon politum*. *Behav. Ecol.* **8**: 279 - 287.
- O'Neill, K. M.** (1985): Egg size, prey size, and sexual size dimorphism in digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Can. J. Zool.* **63**: 2187 - 2193.
- O'Neill, K. M.** (2001): *Solitary wasps. Behavior and natural history*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- O'Neill, K. M y Evans, H. E.** (1982): Patterns of prey use in four sympatric species of *Philanthus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a review of prey selection in the genus. *J. Nat. Hist.* **16**: 791 - 801.
- Orians, G. H. y Pearson, N. E.** (1979): On the theory of central place foraging. En: *Analysis of ecological systems* (Horn, D. J., Stairs, G. R. y Mitchell, R. D., eds.). Ohio State University Press, Columbus, OH, pp. 155 - 177.
- Perry, G. y Pianka, E. R.** (1997): Animal foraging: past, present and future. *Trends Ecol. Evol.* **12**: 360 - 364.
- Polidori, C., Federici, M., Pesarini, C. y Andrietti, F.** (2007): Factors affecting spider prey selection by *Sceliphron* mud-dauber wasp (Hymenoptera: Sphecidae) in northern Italy. *Anim. Biol.* **57**: 11 - 28.
- Polidori, C., Gobbi, M., Chatenoud, L., Santoro, D., Montani, O. y Andrietti, F.** (2010): Taxon-biased diet preference in the 'generalist' beetle-hunting wasp *Cerceris rubida* provides insights on the evolution of prey specialization in apoid wasps. *Biol. J. Linn. Soc.* **99**: 544 - 558.
- Polidori, C., Mendiola, P., Asís, J. D., Tormos, J., García, M. D. y Selfa, J.** (2009): Predatory habits of the grasshopper-hunting wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae): diet preference, predator-prey size relationships and foraging capacity. *J. Nat. Hist.* **43**: 2985 - 3000.

- Polidori, C., Scanni, B., Scamoni, E., Giovanetti, M., Andrietti, F. y Paxton, R.** (2005): Satellite flies (*Leucophora personata*, Diptera: Anthomyiidae) and other dipteran parasites of the communal bee *Andrena agilis* (Hymenoptera: Andrenidae) on the island of Elba, Italy. *J. Nat. Hist.* **39**: 2745 - 2758.
- Pyke, G. H.** (1984): Optimal foraging theory: a critical review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 523 - 575.
- Rashed, A., Beatty, C. D., Forbes, M. R. y Sherratt, T. N.** (2005): Prey selection by dragonflies in relation to prey size and wasp-like colours and patterns. *Anim. Behav.* **70**: 1195 - 1202.
- Rashed, A., Khan, M. I., Dawson, J. W., Yack, J. E., y Sherratt, T. N.** (2009): Do hoverflies (Diptera: Syrphidae) sound like the Hymenoptera they morphologically resemble? *Behav. Ecol.* **20**: 396 - 402.
- Sargeant, B. L.** (2007): Individual foraging specialization: niche width versus niche overlap. *Oikos* **116**: 1431 - 1437.
- Schmitt, T., Herzner, G., Weckerle, B., Schreier, P. y Strohm, E.** (2007): Volatiles of foraging honeybees *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and their potential role as semiochemicals. *Apidologie* **38**: 164 - 170.
- Sih, A. y Christensen, B.** (2001): Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Anim. Behav.* **61**: 379 - 390.
- Stephens, D. W. y Krebs, J. R.** (1986): *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Strohm, E. y Linsenmair, K. E.** (1997): Female size affects provisioning and sex allocation in a digger wasp. *Anim. Behav.* **54**: 23 - 34.
- Strohm, E. y Linsenmair, K. E.** (1999): Measurement of parental investment and sex allocation in the European beewolf *Philanthus triangulum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **47**: 76 - 88.
- Strohm, E. y Linsenmair, K. E.** (2000): Allocation of parental investment among individual offspring in the European beewolf *Philanthus triangulum* F. (Hymenoptera: Sphecidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **69**: 173 - 192.
- Strohm, E. y Marliani, A.** (2002): The cost of parental care: prey hunting in a digger wasp. *Behav. Ecol.* **13**: 52 - 58.

Villalobos, E. M. y Shelly, T. E. (1996): Intraspecific nest parasitism in the sand wasp *Stictia heros* (Fabr.) (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Insect Behav.* **9**: 105 - 119.

CAPÍTULO 2

¿Se encuentra influida la selección individual de presas, en las avispas excavadoras del género *Bembix*, por la morfología relacionada con las habilidades para el vuelo de sus presas?

RESUMEN

Es un hecho conocido que diversos rasgos morfométricos asociados al vuelo, tales como la relación entre la masa de los músculos de vuelo y la masa corporal (*Flight Muscle Ratio*, *FMR*) y la relación entre la masa corporal y el área de las alas (*Wing Loading*, *WL*), afectan a la capacidad para levantar cargas, a la maniobrabilidad y a otros parámetros relacionados con las habilidades para el vuelo. En interacciones depredador-presa en las que los dos organismos que participan son voladores, estas características podrían encontrarse sujetas a procesos de selección para maximizar el éxito del depredador para cazar y la habilidad de las presas para escapar. En el presente trabajo se analiza la morfología relacionada con el vuelo en las avispas excavadoras *Bembix merceti* y *B. zonata*, así como en sus presas objetivo (Diptera). El *FMR* de las avispas fue específico para cada especie y más elevado en *B. zonata*, resultando en una mayor capacidad de esta especie para transportar presas más grandes en vuelo, y no variando con la masa de la avispa. El *WL* de ambas *Bembix*, por el contrario, varió (directamente) con la masa de las avispas, debido al tamaño estático de las alas, y no divergió entre las dos especies. La máxima capacidad teórica de carga fue mucho más elevada que la carga real de presas en ambas especies de *Bembix*, con una mayor

distancia a la máxima carga en *B. zonata*, quizá debido a la mayor presión parasítica que el crisídido *Parnopes grandior* parece ejercer sobre esta especie, en comparación con *B. merceti*. A medida que la masa de la avispa se incrementó, la masa de la presa más pesada capturada, así como el *FMR* medio de las presas capturadas, aumentaron en *B. merceti*, pero disminuyeron en *B. zonata*. Así, la selección individual de presas en las avispas excavadoras del género *Bembix* parece encontrarse afectada, al menos parcialmente, por la morfología relacionada con las habilidades de vuelo de las presas. Las presas totales de *B. zonata* tuvieron un menor *WL* medio y un mayor *FMR* medio que las de *B. merceti*, probablemente de acuerdo con la diferencia de tamaño entre ambas especies de avispa.

INTRODUCCIÓN

La variación de la morfología entre las especies e individuos es una de las causas principales de la existencia de diferencias en el uso de recursos, en taxones tanto de invertebrados como de vertebrados (e.g. Isely, 1944; Price, 1987; Ehlinger, 1990; Smith, 1990; Pfennig, 1992; Yonekura *et al.*, 2007; Berner *et al.*, 2009), junto con el efecto de otros factores, tales como la experiencia del depredador, la presencia de limitaciones neurológicas, la preferencia por diferentes lugares de forrajeo o la competencia inter e intraespecífica (e.g. Werner *et al.*, 1981; Bolnick, 2001; Polidori *et al.*, 2007, 2009, 2010; Santoro *et al.*, 2011).

Los valores morfométricos de las partes del cuerpo implicadas en el vuelo (área de las alas, masa de los músculos para el vuelo, masa corporal o localización del centro de la masa) afectan a distintos aspectos de la capacidad de vuelo, tales como la velocidad (Chai y Srygley, 1990; Domenici, 2001; Vogel, 2008), la maniobrabilidad (Norberg y Rayner, 1987; Srygley y Dudley, 1993; Almbro y Kullberg, 2008, 2009), los ángulos de despegue (Marden, 1987; Lind *et al.*, 1999; Almbro y Kullberg, 2012), la

velocidad de despegue (Kullberg *et al.*, 1996, 2000) y la frecuencia con la que se baten las alas (Norberg, 1990). En depredadores voladores, estas características morfométricas son relevantes para el desarrollo de la actividad de forrajeo, debido a que afectan a la capacidad de vuelo y, por tanto, al éxito durante la captura y el transporte de una presa (Coelho *et al.*, 2008, 2011; Polidori *et al.*, 2013). A su vez, si las presas son también animales voladores, dichos parámetros afectarán a su habilidad para escapar (Chai y Srygley, 1990; Hedenström y Rosén, 2001). Así, en una típica “carrera de armamentos”, a nivel evolutivo, tanto los depredadores como las presas deberían tender a optimizar sus morfologías para incrementar, en paralelo, el éxito del depredador sobre la presa (de manera que el depredador conseguiría la presa) o de la presa sobre el depredador (donde la presa escaparía al ataque del depredador) durante los eventos de caza (Chai y Srygley, 1990; Coelho *et al.*, 2008).

Entre las variables asociadas con la capacidad de vuelo que han demostrado afectar en gran medida a las interacciones depredador-presa, la maniobrabilidad y la capacidad para levantar cargas juegan un papel primordial (Marden y Chai, 1991; Srygley y Dudley, 1993; Domenici, 2001; Almbro y Kullberg, 2008; Coelho *et al.*, 2008, 2011). El término *maniobrabilidad* hace referencia al espacio que un animal volador necesita para alterar su trayectoria (Aldridge, 1987; Norberg y Rayner, 1987; Aldridge y Brigham, 1988), mientras que la *capacidad para levantar cargas* se refiere a la máxima carga que puede ser potencialmente transportada en vuelo por el depredador después de que éste haya despegado con éxito, y ambas variables se encuentran directamente relacionadas con algunas medidas de eficiencia (e.g. Ellington, 1991; Srygley y Dudley, 1993; Kalkounis y Brigham, 1995; Marden, 2000; Burns e Ydenberg, 2002; Coelho *et al.*, 2008, 2011).

Los rasgos morfológicos a través de los cuales es posible estimar la habilidad para el vuelo con una carga adicional (por ejemplo, una presa), han sido medidos y empleados comúnmente en estudios de laboratorio y de campo (Marden, 1987; Ellington, 1991; Berwaerts y Van Dyck, 2004; Coelho *et al.*, 2008, 2011). En particular, los dos rasgos morfológicos que afectan de manera más importante a la habilidad de vuelo y a la capacidad de levantamiento de cargas son el *Flight Muscle Ratio* (la relación entre la masa de músculos de vuelo y la masa total del cuerpo, *FMR*) y el *Wing Loading* (la relación entre la masa corporal y el área total de las alas, *WL*) (Marden, 1987).

La masa presente de músculos de vuelo está relacionada positivamente con la potencia disponible para volar (Ellington, 1991), explicando el 99% de la capacidad de un animal para elevarse (Marden, 1987). Debido a que el *FMR* disminuye cuando una carga adicional se añade a un animal volador (ya que un peso incrementado debe ser elevado por la misma masa de músculo de vuelo), el peso de una presa transportada en vuelo disminuye la maniobrabilidad del depredador. Así, el transporte aéreo por parte de las hembras de las avispas se encuentra limitado por su *FMR*, de manera que una presa no puede ser levantada si su peso se encuentra por encima de un valor determinado; asimismo, si el peso de la presa se aproxima al máximo teórico posible para un determinado *FMR* y masa corporal, la avispa sufrirá una reducción de su maniobrabilidad (Coelho *et al.*, 2008, 2011; Polidori *et al.*, 2009). Marden (1987) designó al *FMR* que adquiere un animal volador cargado mientras está transportando la carga mínima que impediría que éste volara (es decir, la carga que impide el despegue), como *FMR marginal* ($_mFMR$), cuyo valor varía entre diferentes taxones. Con el propósito de optimizar los viajes de aprovisionamiento, ya que éstos son costosos en términos de energía y tiempo consumidos (Emlen, 1966; MacArthur y Pianka, 1966), un

animal debería adquirir, durante su forrajeo, cargas que sitúen su *FMR* cerca (pero no por debajo) del $mFMR$. Otros aspectos de la capacidad de vuelo pueden verse influidos, también, por el valor de *FMR*. Por ejemplo, Rayner (1988) observó que las aves con mayor *FMR* son capaces de llevar a cabo aceleraciones rápidas o despegues con gran verticalidad, y Marden y Chai (1991) documentaron que el *FMR* está directamente correlacionado con la aceleración. En relación con el valor de *FMR*, la distribución de la masa corporal de manera que una mayor cantidad de masa se encuentre ubicada en el tórax, mejora la posición del centro de la masa corporal, influyendo positivamente sobre los cambios rápidos de velocidad y dirección del vuelo (Ellington, 1984; Srygley y Chai, 1990; Srygley y Dudley, 1993).

El *WL*, por su parte, puede influir en diferentes sentidos sobre las habilidades de vuelo: aunque la velocidad de vuelo puede verse afectada positivamente por un alto *WL* (Lighthill, 1977; Chai y Srygley, 1990; Dudley, 1990; Dudley y Srygley, 1994; Fischer y Kutsch, 2000), la mayor parte de las investigaciones han concluido que un alto *WL* repercute negativamente sobre la maniobrabilidad (Norberg y Rayner, 1987; Pennycuick, 1989). Por ejemplo, las especies de murciélagos con un *WL* más alto forrajean en áreas en las que los obstáculos que deben detectar y evitar no son abundantes (Kalcounis y Brigham, 1995), y se ha observado que un *WL* elevado disminuye consistentemente las habilidades de escape en aves (Burns e Ydenberg, 2002). Por tanto, un menor *WL*, por una parte, incrementaría la maniobrabilidad del depredador, pero por otra, sería perjudicial para la consecución de una elevada velocidad durante la persecución de una presa voladora.

En los insectos que constituyen el presente caso de estudio, dos especies de avispa excavadoras del género *Bembix* Fabricius, 1775 (Hymenoptera: Crabronidae) (*B. merceti* Parker, 1929 y *B. zonata* Klug, 1835), ya ha sido demostrado que el tamaño

(masa) de la presa está relacionado con la segregación de la dieta (ver referencias en la sección de Materiales y Métodos). En el presente capítulo se analiza si otras características morfológicas, diferentes del tamaño de la presa, podrían influir sobre la elección de presas en estas avispas depredadoras. Específicamente, el objetivo es valorar cómo el *FMR* y el *WL* de avispas y presas, así como sus masas corporales, modelan los patrones de selección de presas, habiéndose planteado las siguientes hipótesis: (1) ambas especies de *Bembix* capturarán presas de un peso determinado, que será mayor en la especie que tenga una proporción de músculos de vuelo (*FMR*) más elevada; (2) la especie de avispa con un *FMR* más elevado capturará presas de mayor *FMR*; asimismo, el tipo de presas capturadas por cada una de las especies de avispa podría verse influido por los costes y/o beneficios asociados a determinados valores de *WL* de las avispas; (3) ambas especies de avispa capturarán presas de un *WL* determinado, en función del balance entre los costes y beneficios asociados a altos o bajos valores de *WL* de las presas durante el vuelo; y (4) a nivel individual, podrían encontrarse diferencias intraespecíficas con respecto a la masa, el *FMR* y el *WL* de las presas consumidas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistemas depredador-presa y área de estudio

Fueron estudiadas dos especies de avispas depredadoras del género cosmopolita *Bembix*: *B. merceti* y *B. zonata*. Las hembras de *Bembix* son *central-place foragers*, que establecen sus nidos en suelos arenosos (O'Neill, 2001), excavando una galería y una o unas pocas celdas de cría, y aprovisionando estas celdas con presas, paralizadas antes de su transporte al nido (Evans y O'Neill, 2007). Las hembras de todas las especies europeas de *Bembix* (incluyendo a las estudiadas en la presente investigación) capturan

dípteros para alimentar a sus larvas (Evans y O'Neill, 2007), siguiendo el método de aprovisionamiento *progresivo*, en el que la actividad de aprovisionamiento se solapa temporalmente con la fase larvaria de la descendencia (en contraste con el aprovisionamiento *masivo*, en el cual todas las provisiones para la larva son aportadas antes de la eclosión del huevo, de manera que no existe ningún contacto entre la hembra y la larva) (Evans y O'Neill, 2007). En las avispas estudiadas han sido descritas como presas varias familias de dípteros (Evans y O'Neill, 2007; Ballesteros *et al.*, 2012; Capítulo 1), si bien las avispas individuales tienden a segregar sus dietas (Polidori *et al.*, 2011, Capítulo 3). Como explicación para esta segregación han sido propuestos algunos rasgos morfológicos. Por ejemplo, se ha observado que la relación entre el tamaño de la avispa y el de la presa explica la selección de presas en estas avispas: las poblaciones de *B. merceti* cazan más abundantemente familias de mosca con mayores pesos medios, aunque sean menos abundantes en el entorno (Capítulo 1) y, en el caso de *B. zonata*, hembras de tamaños similares tienen espectros de presas semejantes (Capítulo 3).

El estudio se llevó a cabo entre junio y agosto de 2008, 2009, 2010 y 2011 en las proximidades de Almarail (Soria). El área de nidificación, compartido en gran medida por las hembras de ambas especies, se caracterizaba por tener suelo arenoso silíceo, con la superficie desprovista de vegetación densa, donde se encontraban presentes algunas matas dispersas de plantas del género *Thymus* Linnaeus, 1753, y algunos especímenes herbáceos pertenecientes a las familias Lamiaceae, Asteraceae y Scrophulariaceae disgregados. El área se disponía adyacente a un pinar de *Pinus pinaster* Aiton, 1798 (Pinaceae).

Las avispas, sus presas y la muestra del ambiente

Se colectaron un total de 136 hembras de *B. merceti* (2008, 2009 y 2010) y 54 de *B. zonata* (2009 y 2010), en las inmediaciones de sus nidos, empleando una manga

entomológica. Estas hembras se marcaron y pesaron, siendo posteriormente liberadas. El marcaje se realizó con combinaciones individuales de tres puntos de color sobre el tórax, utilizando rotuladores Pentel Paint ®. El pesaje se llevó a cabo en una báscula Ohaus Scout Pro con precisión de miligramos, encerrando a las avispas en viales Eppendorf previamente tarados.

Los dípteros presa fueron obtenidos sustrayéndolos a las avispas que regresaban a sus nidos tras los vuelos de aprovisionamiento. Se obtuvo un total de 413 presas de *B. merceti* durante 2008, 2009 y 2010, y 212 presas de *B. zonata* durante 2009 y 2010. Para realizar los análisis de los espectros de presas de las avispas individuales, sólo se consideraron aquellas hembras para las que se disponía al menos de 4 presas (34 hembras de *B. merceti* y 21 de *B. zonata*), con el propósito de evitar potenciales problemas estadísticos (e.g. Santoro *et al.*, 2011). Las presas se pesaron como se ha descrito más arriba, se sacrificaron con vapores de acetato de etilo y se almacenaron en viales individuales, marcados con la misma combinación de colores que la hembra de la que procedían. Las moscas se identificaron, siempre que fue posible, hasta el nivel de especie. En caso contrario se identificaron hasta el nivel de familia y se agruparon en morfoespecies.

Para obtener una muestra de dípteros a partir de la cual se pudieran calcular los valores de *FMR* y *WL*, se colectaron algunos individuos de cada una de las 51 especies/morfoespecies presentes en el medio. Posteriormente, éstos se sacrificaron con vapores de acetato de etilo y se conservaron congelados hasta su procesamiento.

Morfología asociada al vuelo en avispas y dípteros

Para el estudio de los parámetros asociados al vuelo en avispas y dípteros, algunas de las partes del cuerpo tuvieron que ser analizadas por separado. En el laboratorio, empleando un par de pinzas de disección afiladas, los tórax y alas de

avispa y moscas fueron cuidadosamente separados del resto del cuerpo, pesándose los tórax con precisión de miligramos. Los valores de *FMR*, tanto de las avispas como de las moscas, se calcularon como la masa de los músculos de vuelo (M_{fm}) dividida por la masa total (M_w en el caso de las avispas, M_p en el de las presas) de cada individuo. La masa de músculos de vuelo fue estimada como el 95% de la masa del tórax, puesto que Marden (1987) obtuvo empíricamente este valor tanto para Hymenoptera como para Diptera. Los valores de *WL* para avispas y moscas se hallaron como la relación entre la masa corporal total (g) y el área total de las alas (cm²). Únicamente se empleó un ala (la izquierda) por individuo para determinar el *WL* en el caso de los dípteros; en el caso de las avispas se utilizaron las dos alas del lado izquierdo. Las alas se pegaron sobre hojas de papel blanco, escaneándose a una resolución 400 ppp, y las imágenes se analizaron con el software ImageJ (National Institutes of Health of the USA). La superficie total de las alas para cada individuo se obtuvo multiplicando por dos los valores de salida obtenidos en ImageJ. En total, el *FMR* se calculó para 254 moscas, y el *WL* para 90 moscas, incluyéndose todas las especies/morfoespecies. Para las avispas, los valores de *FMR* y *WL* se calcularon para 17 hembras (10 individuos de *B. merceti* y 7 de *B. zonata*).

La carga máxima teórica (o masa máxima de la presa: M_{Pmax}) que una avispa es capaz de transportar en vuelo se estimó, a partir de los valores de M_{fm} y M_w , empleando la siguiente fórmula, proporcionada por Marden (1987):

$$M_{Pmax} = \frac{(M_{fm} - 1,01 + 1,76)}{9,80665} - M_w$$

Posteriormente, se calculó el grado en el que las presas se aproximaron al peso máximo teórico, mediante un índice desarrollado para la presente investigación, llamado *diferencia de cargas (DL)*:

$$DL = \frac{M_p}{M_{pmax}} \times 100$$

Este valor estima si las avispas maximizan su carga de presas, y no debe ser superior a 100 para permitir el despegue de la avispa.

Análisis estadísticos

Algunas variables fueron transformadas para conseguir la normalidad de los datos: el *WL* medio de las presas de las hembras individuales se transformó en su logaritmo neperiano; la presa más pesada para cada hembra, así como el *DL*, se transformaron en su raíz cuadrada, y el área de las alas de las avispas se transformó en su raíz cuarta.

Para testar las posibles diferencias entre las masas corporales de ambas especies de *Bembix*, se llevó a cabo un test *t* de Student (empleándose los datos procedentes de las hembras marcadas, así como de las procesadas para el cálculo del *FMR* y del *WL* (N= 207)).

Para cada una de las 51 especies de dípteros de la muestra ambiental, se obtuvo el valor medio de *FMR* y de *WL*, a partir de los *FMR* y *WL* calculados de manera experimental mencionados más arriba y, posteriormente, estos valores medios fueron asignados a los ejemplares individuales de presas capturados por las hembras de *Bembix*, obteniendo a continuación los valores medios de *FMR* y de *WL* de las presas capturadas por cada una de las 55 hembras de estudio. Se llevaron a cabo ANCOVAs para analizar el efecto de las variables independientes *masa de la avispa*, *especie de la avispa* y *masa de la avispa*especie de la avispa* sobre las siguientes variables dependientes: valores medios de *FMR* o *WL* de las presas capturadas por hembras individuales, presa más pesada y *DL* de las hembras individuales, y diversos rasgos morfológicos pertenecientes a las propias avispas (área de las alas, *WL*, *FMR* y masa

torácica)). Los modelos iniciales fueron simplificados con un procedimiento manual por pasos hacia atrás, donde únicamente los factores con $P < 0,05$, así como aquellos que formaron parte de una interacción con valores de $P < 0,05$, fueron conservados en el modelo.

Para testar la existencia de diferencias entre la media general de *FMR* y de *WL* de las presas capturadas por ambas *Bembix* y la media general de *FMR* y *WL* de las moscas presentes en el ambiente, se llevaron a cabo ANOVAs, con tests post-hoc HSD de Tukey para las comparaciones por pares entre los tres grupos (las dos especies de *Bembix* y el ambiente).

Para comprobar si existieron diferencias entre la presa más pesada realmente capturada por cada avispa, y su peso máximo teórico se utilizó, para cada especie de *Bembix*, un test *t* de Student pareado.

Se realizaron tests de Pearson para analizar posibles correlaciones lineales entre la masa corporal y el *FMR* medios a través de las especies de mosca (así como entre su masa corporal y su *WL* medios), y entre el *FMR* y el *WL* medios a través de las especies de mosca.

En el texto y en las tablas, aparecen los valores medios $\pm$ su desviación típica. Todos los cálculos estadísticos fueron efectuados con XlStat 2012 (Addinsoft).

RESULTADOS

Selección del tamaño de las presas

La masa de la presa más pesada capturada por cada hembra (Tabla 1) fue significativamente más elevada en *B. zonata* y mostró tendencias diferentes para las dos especies de avispa analizadas: en *B. merceti*, la masa de la presa más pesada capturada

se incrementó, mientras que en *B. zonata* disminuyó, con la masa de la hembra (ANCOVA, $F_{3,51} = 3,34$, $R^2_{\text{adj.}} = 0,131$, $P = 0,017$) (Tabla 2-1, Fig. 1).

En ambas especies, la masa de la presa más pesada capturada tuvo valores significativamente más bajos que la carga máxima predicha para cada hembra individual (test *t* pareado, para *B. merceti*: $t_{33} = -6,971$, $P < 0,0001$; para *B. zonata*: $t_{20} = -9,978$, $P < 0,0001$) (Tabla 1). Los valores *DL* variaron con la masa y con la especie de la avispa, siendo más elevados en *B. merceti* y disminuyendo con la masa (ANCOVA, $F_{2,52} = 21,105$, $R^2_{\text{adj.}} = 0,427$, $P < 0,0001$) (Tabla 1, Tabla 2-2, Fig. 2), no aproximándose, por lo general, al valor máximo de 100 (Figs. 3-a y 3-b).

¿Explican el *FMR* y el *WL* de las presas los patrones de selección de las mismas?

Las hembras de *B. zonata* exhibieron, en general, una mayor masa que las de *B. merceti* (*t* de Student, $t_{205} = 4,249$, $P < 0,0001$) (Tabla 1). Las hembras de *B. zonata* poseían tórax más pesados que las de *B. merceti* (Tabla 1), y la masa del tórax se incrementó con la masa corporal total en ambas especies (ANCOVA, $F_{2,14} = 136,85$, $R^2_{\text{adj.}} = 0,94$, $P < 0,0001$) con una pendiente similar (Tabla 2-3).

Los valores de *FMR* difirieron entre las dos especies de avispa, siendo más elevados en *B. zonata* (ANOVA, $F_{1, 15} = 52,646$, $R^2_{\text{adj.}} = 0,760$, $P < 0,0001$) (Tabla 1), independientemente de la masa de la avispa. Los valores de *FMR* de las distintas especies de mosca oscilaron entre aproximadamente 0,1 y 0,6 (Tabla 3), y no se encontró ninguna correlación entre la masa corporal y el *FMR* a través de las diferentes especies de mosca (Pearson, $r = 0,108$, $P = 0,449$, $N = 51$).

Tabla 1. Valores medios ($\pm$ SD) para los distintos parámetros biométricos e índices medidos para avispas y presas. El tamaño muestral empleado en cada caso para *B. merceti* y *B. zonata* se indica en las dos últimas columnas.

	<i>B. merceti</i>	<i>B. zonata</i>	N (<i>B. merceti</i>)	N (<i>B. zonata</i>)
Presa más pesada (hembras individuales) (g)	0,032 $\pm$ 0,020	0,048 $\pm$ 0,029	34	21
Carga máxima predicha (g)	0,055 $\pm$ 0,122	0,129 $\pm$ 0,167	34	21
<i>DL</i> medio	30,303 $\pm$ 14,776	15,860 $\pm$ 5,899	34	21
Masa corporal avispas (g)	0,102 $\pm$ 0,020	0,115 $\pm$ 0,017	146	61
Masa tórax avispas (g)	0,030 $\pm$ 0,008	0,055 $\pm$ 0,008	10	7
<i>FMR</i> avispas	0,306 $\pm$ 0,037	0,430 $\pm$ 0,032	10	7
<i>FMR</i> medio presas (para avispas individuales)	0,343 $\pm$ 0,035	0,377 $\pm$ 0,057	34	21
<i>FMR</i> medio presas (total)	0,342 $\pm$ 0,082	0,383 $\pm$ 0,079	413	212
Área alas avispas (cm ²)	0,515 $\pm$ 0,041	0,591 $\pm$ 0,138	10	7
<i>WL</i> avispas (g·cm ⁻²)	0,184 $\pm$ 0,051	0,214 $\pm$ 0,039	10	7
<i>WL</i> medio presas (para avispas individuales) (g·cm ⁻²)	0,060 $\pm$ 0,019	0,055 $\pm$ 0,007	34	21
<i>WL</i> medio presas (total) (g·cm ⁻²)	0,061 $\pm$ 0,040	0,054 $\pm$ 0,017	413	212

Se halló un efecto de la especie de avispa sobre el *FMR* medio de las presas capturadas por las avispas individuales (ANCOVA, $F_{3,51} = 5,279$, $R^2_{\text{adj.}} = 0,192$, $P = 0,003$), que siguió diferentes tendencias en cada una de las especies de *Bembix*: el *FMR* medio de las presas (mayor en *B. zonata*) (Tabla 1) aumentó en *B. merceti*, pero disminuyó en *B. zonata*, como función de la masa de la avispa (Tabla 2-4, Fig. 4). Existieron diferencias entre los valores medios de *FMR* de los dípteros totales capturados como presas por *B. merceti*, *B. zonata* (Tabla 1) y el de los presentes en el ambiente (ANOVA, $F_{2,1401} = 18,783$, $R^2_{\text{adj.}} = 0,025$, $P < 0,0001$), de manera que los tres grupos fueron significativamente diferentes, tomando los valores más elevados de *FMR* medio las presas de *B. zonata* y los más bajos las de *B. merceti*.

Tabla 2. Resultados de los ANCOVAs realizados, por separado, para cada una de las variables dependientes analizadas. En los modelos se incluyeron únicamente las variables cuyo $P < 0,05$, así como las variables que formaron parte de interacciones cuyo $P < 0,05$. Los valores significativos aparecen en negrita.

Presa más pesada capturada (Tabla 2-1)	F	P	R²adj.	GL
Masa avispa	0,238	0,628	0,132	3,51
Especie de <i>Bembix</i>	5,568	0,022		
Masa avispa*especie de <i>Bembix</i>	4,247	0,044		
DL (Tabla 2-2)				
Masa avispa	4,944	0,031	0,427	2,52
Especie de <i>Bembix</i>	30,464	< 0,0001		
Masa tórax (Tabla 2-3)				
Masa avispa	43,898	< 0,0001	0,940	2,14
Especie de <i>Bembix</i>	61,846	< 0,0001		
FMR de las presas capturadas (Tabla 2-4)				
Masa avispa	3,336	0,074	0,192	3,51
Especie de <i>Bembix</i>	8,643	0,005		
Masa avispa*especie de <i>Bembix</i>	6,616	0,013		

En *B. merceti*, casi todas las especies capturadas (N= 17) (con tres excepciones: *S. scripta* (Linnaeus, 1758), *Miltogramminae_I* y *A. variegatus* (Meigen in Waltl, 1835)) tuvieron valores de *FMR* más altos que los valores de *FMR* calculados para *B. merceti*; por otra parte, en *B. zonata*, ocho de las trece especies capturadas (la perteneciente al género *Cheilosia* Agassiz, 1846, *S. scripta*, *Usia aenea* (Rossi, 1794), *Cerdistus erythrurus* (Meigen, 1820), *Merodon nigratarsis* Rondani, 1845, la especie presente de *Peleteria* Robineau-Desvoidy, 1830, *Stomorphina lunata* (Fabricius, 1805) y *Hemipenthes velutinus* (Meigen, 1820)) tuvieron menores *FMRs* que el *FMR* de las avispas.

Figura 1. GLM plot mostrando el peso de la presa más pesada capturada por las avispas individuales de ambas especies de *Bembix*, como función de la masa corporal de la avispa. Línea discontinua: línea de tendencia para *B. merceti*; línea continua: línea de tendencia para *B. zonata*.

El área de las alas de las avispas (Tabla 1) no estuvo determinado por la especie o por la masa de la avispa (ANCOVA, $F_{3,13} = 2,055$, $R^2 \text{ adj.} = 0,165$, $P = 0,156$). El WL, por su parte, dependió únicamente de la masa corporal de la avispa (regresión lineal, $R^2 \text{ adj.} = 0,60$, $F_{1,15} = 24,49$, $P < 0,0001$) (Tabla 1). Existió una correlación positiva entre la masa corporal y el WL a través de las diferentes especies de mosca (Pearson, $r = 0,5$, $P < 0,001$, $N = 51$), y el WL de las moscas varió entre 0,03-0,45 g/cm² (Tabla 3). No fue detectada ninguna correlación entre los valores de FMR y de WL a través de las especies de mosca (Pearson, $r = -0,020$, $P = 0,891$, $N = 51$).

Figura 2. GLM plot mostrando los valores *DL* para las avispas individuales de ambas especies de *Bembix*, como función de la masa corporal de la avispa.

Figura 3. a. Distribución de las frecuencias de los valores *DL* para *B. merceti*. **b.** Distribución de las frecuencias de los valores *DL* para *B. zonata*. Nótese que los valores cercanos a 100 (que estarían presentes cuando la carga de presas es maximizada) son raramente alcanzados por las avispas, o incluso no alcanzados.

Tabla 3. Valores medios de *WL* y *FMR* ($\pm$ SD) para las distintas especies/morfoespecies de dípteros. Clave para las familias: As= Asilidae; Bom= Bombyliidae; Calli= Calliphoridae; Mus= Muscidae; Sar= Sarcophagidae; Strat= Stratiomyidae; Syr= Syrphidae, Tab= Tabanidae; Tach= Tachinidae; Teph= Tephritidae.

Especie	Familia	WL medio ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	FMR medio
<i>Amictus variegatus</i>	Bom	$0,071 \pm 0,000$	$0,136 \pm 0,000$
<i>Anthrax anthrax</i>	Bom	$0,086 \pm 0,000$	$0,543 \pm 0,000$
Asilidae_1	As	$0,279 \pm 0,347$	$0,351 \pm 0,011$
Asilidae_2	As	$0,143 \pm 0,033$	$0,351 \pm 0,056$
Asilidae_3	As	$0,077 \pm 0,000$	$0,290 \pm 0,000$
Asilidae_4	As	$0,129 \pm 0,000$	$0,346 \pm 0,000$
Asilidae_5	As	$0,101 \pm 0,000$	$0,310 \pm 0,000$
Asilidae_6	As	$0,144 \pm 0,000$	$0,487 \pm 0,000$
Bombyliidae_1	Bom	$0,026 \pm 0,000$	$0,356 \pm 0,000$
Bombyliidae_2	Bom	$0,027 \pm 0,000$	$0,380 \pm 0,000$
Bombyliidae_3	Bom	$0,070 \pm 0,000$	$0,438 \pm 0,000$
Bombyliidae_4	Bom	$0,083 \pm 0,000$	$0,498 \pm 0,000$
Bombyliidae_5	Bom	$0,059 \pm 0,000$	$0,411 \pm 0,000$
<i>Bombylius</i> sp.	Bom	$0,119 \pm 0,007$	$0,496 \pm 0,017$
<i>Calliphora vicina</i>	Calli	$0,067 \pm 0,012$	$0,471 \pm 0,107$
Calliphoridae_1	Calli	$0,079 \pm 0,000$	$0,342 \pm 0,000$
<i>Cerdistus erythrurus</i>	As	$0,073 \pm 0,011$	$0,269 \pm 0,008$
<i>Cheilosia</i> sp.	Syr	$0,070 \pm 0,013$	$0,396 \pm 0,157$
<i>Chrysops caecutiens</i>	Tab	$0,031 \pm 0,009$	$0,447 \pm 0,072$
<i>Cylindromyia</i> sp.	Tach	$0,074 \pm 0,012$	$0,369 \pm 0,075$
<i>Eupeodes corollae</i>	Syr	$0,045 \pm 0,001$	$0,498 \pm 0,192$
<i>Exhyalanthrax afer</i>	Bom	$0,052 \pm 0,000$	$0,211 \pm 0,000$
<i>Exoprosopa jacchus</i>	Bom	$0,042 \pm 0,000$	$0,317 \pm 0,000$
<i>Haematopota ocelligera</i>	Tab	$0,056 \pm 0,004$	$0,417 \pm 0,047$
<i>Hemipenthes velutinus</i>	Bom	$0,046 \pm 0,010$	$0,423 \pm 0,026$
<i>Hybomitra distinguenda</i>	Tab	$0,453 \pm 0,000$	$0,380 \pm 0,000$
<i>Merodon nigrirarsis</i>	Syr	$0,120 \pm 0,000$	$0,365 \pm 0,000$
Miltogramminae_1	Sar	$0,094 \pm 0,000$	$0,297 \pm 0,000$
Miltogramminae_2	Sar	$0,059 \pm 0,026$	$0,541 \pm 0,059$
<i>Musca larvipara</i>	Mus	$0,052 \pm 0,000$	$0,475 \pm 0,000$
<i>Musca</i> sp.	Mus	$0,073 \pm 0,000$	$0,475 \pm 0,000$
<i>Odontomyia</i> sp.	Strat	$0,194 \pm 0,009$	$0,421 \pm 0,074$
<i>Paragus</i> sp. (I)	Syr	$0,057 \pm 0,013$	$0,252 \pm 0,052$
<i>Paragus</i> sp. (II)	Syr	$0,029 \pm 0,000$	$0,397 \pm 0,146$
<i>Peleteria</i> sp.	Tach	$0,135 \pm 0,013$	$0,408 \pm 0,075$
<i>Pollenia rudis</i>	Calli	$0,049 \pm 0,010$	$0,469 \pm 0,095$
Sarcophagidae_1	Sar	$0,092 \pm 0,008$	$0,519 \pm 0,001$
Sarcophagidae_2	Sar	$0,046 \pm 0,000$	$0,317 \pm 0,000$
Sarcophagidae_3	Sar	$0,033 \pm 0,000$	$0,570 \pm 0,000$
<i>Sphaerophoria scripta</i>	Syr	$0,045 \pm 0,007$	$0,305 \pm 0,091$
<i>Stomorrhina lunata</i>	Calli	$0,078 \pm 0,017$	$0,414 \pm 0,056$
Syrphidae_1	Syr	$0,068 \pm 0,000$	$0,190 \pm 0,000$
<i>Systoechus gradatus</i>	Bom	$0,044 \pm 0,010$	$0,462 \pm 0,152$
<i>Tabanus rectus</i>	Tab	$0,096 \pm 0,000$	$0,532 \pm 0,000$
Tachinidae_1	Tach	$0,048 \pm 0,022$	$0,597 \pm 0,004$
Tachinidae_2	Tach	$0,044 \pm 0,009$	$0,528 \pm 0,125$
Tephritidae_1	Teph	$0,036 \pm 0,011$	$0,396 \pm 0,112$
<i>Thyridanthrax elegans</i>	Bom	$0,047 \pm 0,007$	$0,387 \pm 0,159$
<i>Usia aenea</i>	Bom	$0,092 \pm 0,016$	$0,364 \pm 0,097$
<i>Villa hottentotta</i>	Bom	$0,094 \pm 0,016$	$0,436 \pm 0,081$
<i>Villa paniscus</i>	Bom	$0,049 \pm 0,000$	$0,475 \pm 0,000$

Finalmente, no se halló un efecto significativo de la masa o de la especie de avispa sobre el *WL* medio de las presas capturadas por cada avispa individual (ANCOVA, $F_{3,51} = 0,532$, $R^2_{adj} = -0,027$, $P = 0,662$) (Tabla 1). Se encontraron diferencias con respecto al *WL* medio de las presas totales capturadas por *B. merceti*, *B. zonata* (Tabla 1) y de las moscas ambientales (ANOVA, $F_{2,1401} = 4,504$, $R^2_{adj} = 0,005$, $P < 0,011$), si bien el test de Tukey mostró que únicamente los valores de las presas de *B. zonata* fueron significativamente diferentes, y más bajos, que los valores para los otros dos grupos.

Figura 4. GLM plot mostrando los valores medios de *FMR* de las presas capturadas por las avispas individuales de ambas especies de *Bembix*, como función de la masa corporal de la avispa.

DISCUSIÓN

Selección del tamaño de las presas

En línea con nuestra hipótesis de partida, la masa de la presa más pesada capturada es más elevada en *B. zonata* (la especie que posee una mayor proporción de músculos de vuelo, ver más abajo); sin embargo, el valor de la masa de dicha presa aumenta en *B. merceti*, pero disminuye en *B. zonata*, a medida que la masa de la hembra es mayor. Esta tendencia es paralela a la que muestran ambas especies de avispa en relación con el *FMR* medio de las presas capturadas por cada hembra (el *FMR* medio de las presas aumenta en *B. merceti*, pero disminuye en *B. zonata*, con la masa de la avispa) (Figs. 1 y 4), de manera que, como se hipotetizó inicialmente, también existe variación, a nivel individual, en cuanto al *FMR* y la masa de las presas capturadas. En el caso de la presa más pesada capturada por las hembras individuales, la diferencia de peso entre las avispas y su presa (las avispas son mucho más grandes que la mayor presa capturada por cada hembra particular, con una relación entre la masa de la avispa y la de su presa más pesada de $4,239 \pm 2,438$ en *B. merceti* y de $3,392 \pm 2,330$ en *B. zonata*) podría ser el factor que causara la tendencia divergente observada entre ambas *Bembix*, bajo la suposición de que éstas pudieran forrajear en diferentes microhábitats: de este modo, si *B. zonata* forrajeara en microhábitats abiertos, las presas más grandes, capaces, en teoría, de alcanzar una velocidad más elevada (debido a su mayor *WL*) que las más pequeñas, serían más difíciles de capturar para *B. zonata*, que alcanzaría su velocidad máxima con un cierto retraso debido a su mayor peso (Webb, 1976), y con un retraso superior si la masa de la avispa es mayor, originando, de esta manera, la tendencia observada; por otro lado, si *B. merceti* forrajeara en microhábitats cerrados, tamaños de presa mayores (con valores de *WL* superiores) serían desventajosos para la maniobrabilidad de las presas, de manera que las hembras más grandes de *B. merceti*,

capaces de transportar presas más grandes (Marden, 1987), tenderían a incrementar la masa de su presa más pesada capturada a medida que la masa de la avispa es mayor. Sin embargo, sería necesaria una observación detallada de las avispas llevando a cabo sus capturas para comprobar si los lugares de caza son realmente diferentes entre ambas especies de *Bembix*.

Los valores reales de la presa más pesada capturada por las hembras de ambas especies de *Bembix* se encuentran, en general, por debajo de los valores teóricos para la presa más pesada predichos para ellas, de manera que ambas especies mantienen un margen de seguridad (*DL*), y la carga no es maximizada en ningún caso. De acuerdo con la teoría del forrajeo óptimo (*ODT*) (Emlen, 1966; MacArthur y Pianka, 1966), sería de esperar que cada una de las hembras maximice el tamaño de sus presas para acercarse a la carga máxima teórica, una predicción que no se cumple en la población de estudio, debido a la presencia de los ya mencionados márgenes *DL*. Sin embargo, cuando una avispa está transportando la carga máxima predicha para ella, podría generarse un deterioro temporal de su capacidad de vuelo (e.g. la pérdida de algún grado de maniobrabilidad, o un descenso de su capacidad de aceleración), debido a la reducción del *FMR* de la avispa o debido al balance entre los costes y beneficios asociados a un *WL* incrementado en la avispa. Esto podría constituir un motivo para que los depredadores seleccionen el tamaño de sus presas de acuerdo con su propio tamaño (Gwynne y Dodson, 1983; Polidori *et al.*, 2005, 2010; Karsai *et al.*, 2006), y condicionar la existencia del mencionado *DL* en avispas del género *Bembix*. Algunos estudios ya han demostrado que la depredación sobre piezas pequeñas está asociada a un incremento en la maniobrabilidad, o a un acortamiento de los vuelos de aprovisionamiento, en Crabronidae (e.g. Villalobos and Shelly, 1996; Strohm y Marliani, 2002; Polidori *et al.*, 2005). Las hembras de *B. zonata* exhibieron una

distancia más grande con su carga máxima teórica (*DL* más bajo) que las de *B. merceti*. Ello podría resultar en vuelos de aprovisionamiento más cortos llevados a cabo por la primera especie: la *ODT* predice que los *central-place foragers* capturarán presas más grandes en parches que están más lejos del lugar central (Pyke, 1984), dado que los vuelos de aprovisionamiento son energéticamente costosos y que la inversión en los mismos debe ser compensada. Así, la captura de presas proporcionalmente mucho más ligeras por *B. zonata* (valores *DL* más pequeños) en comparación con *B. merceti* (en relación con la carga máxima que ésta podría transportar eficientemente en vuelo, mayor en *B. zonata* (*t* de Student; $t_{53} = 18,068$, $P < 0,0001$)), puede indicar que *B. zonata* caza preferentemente en parches situados en la proximidad del nido, empleando de esta manera un tiempo reducido en los viajes de aprovisionamiento. Durante el camino de regreso al nido, asimismo, una carga adicional pequeña ayudaría a mantener una buena maniobrabilidad, haciendo que el transporte de la presa sea más eficiente. Estas dos características podrían indicar que las hembras de *B. zonata* intentan pasar dentro del nido el mayor tiempo posible. Apoyando esta hipótesis, Asís *et al.* (2004), monitorizando la actividad del periodo completo de nidificación (desde la excavación del nido hasta su cierre final) de dos hembras de *B. merceti* y una de *B. zonata*, describieron una menor cantidad de tiempo de actividad diaria, junto con vuelos de alimentación al final del día más cortos, en *B. zonata*, así como descansos entre vuelos dentro del nido con una mayor duración en *B. zonata*. Así, las hembras de *B. zonata* podrían ser reticentes a dejar el nido desatendido durante periodos de tiempo prolongados. Este comportamiento podría venir motivado por una mayor presión por parásitos experimentada por *B. zonata*. De hecho, en una muestra de capullos obtenidos en el área de estudio, se encontró que un porcentaje apreciable de los capullos de *B. zonata* (un 15% de un total de 20 capullos muestreados) contenía individuos del

parasitoide *Parnopes grandior* (Pallas, 1771) (Hymenoptera: Chrysididae), mientras que ninguno de los capullos de *B. merceti* obtenidos (N= 22) albergaba este parásito (Capítulo 6). Aunque el número de capullos analizados fue pequeño, este resultado podría sugerir que *B. zonata* sufre una presión parasítica más elevada que *B. merceti* (al menos por parte de *P. grandior*). Por ello, *B. zonata* podría beneficiarse del acortamiento de los vuelos de aprovisionamiento, lo cual reduciría la cantidad de tiempo que las hembras pasan fuera del nido, y motivaría la captura de presas pequeñas en las inmediaciones del nido. Ya han sido observados márgenes importantes entre la carga máxima teórica que una avispa podría transportar en vuelo, y la masa más grande realmente transportada por ella dentro del género *Bembix* (Coelho *et al.*, 2008; Capítulo 1). La maximización del peso de las presas capturadas no parece ser común en avispas (Polidori *et al.*, 2012), a pesar de algunas excepciones observadas, en las cuales la presa cargada sí ha sido maximizada (Santoro *et al.*, 2011), de manera que la presencia de los márgenes *DL* podría ser de mayor importancia en situaciones en las que es primordial una habilidad de vuelo mejorada para poder tener éxito durante el aprovisionamiento, por ejemplo, en casos de persecución por moscas satélite (McCorquodale, 1985; Polidori *et al.*, 2009), de robo de presas entre hembras (Evans, 1966; Villalobos y Shelly, 1996; Coelho *et al.*, 2008) o de depredación por aves (Evans, 1966).

¿Explican el *FMR* y el *WL* de las presas los patrones de selección de presas?

Las hembras de *B. zonata* poseen una proporción más elevada de masa de músculos de vuelo (*FMR*) que las de *B. merceti*. Esto origina una alometría entre ambas especies y está en línea con la definición de Stern y Emlen (1999) para *alometría filogenética*, que implica que especies más grandes de insectos no son versiones perfectamente escaladas de especies más pequeñas. Así, las hembras no cargadas de la primera especie se encontrarían más separadas del $mFMR$ de 0,179, propuesto por

Marden (1987) como el valor que limita la capacidad de elevación de las avispas, lo que significa una mayor capacidad por parte de *B. zonata* para transportar presas más pesadas.

Aparte de este, el único estudio que ha medido experimentalmente el *FMR* de una especie de *Bembix* hasta la fecha (Coelho *et al.*, 2008) describió, para *Bembix troglodytes* Handlirsch, 1983, valores muy diferentes a los observados en el presente estudio para *B. merceti* y *B. zonata*, un hecho que sugiere que el *FMR* toma valores constantes para cada una de las especies, constituyendo un rasgo definido para las mismas, y siendo independiente del tamaño de la avispa. Una independencia similar del tamaño ha sido encontrada también para dos especies del género de esfécido *Sphex* (Linnaeus, 1758), en el que la especie con la masa corporal más elevada tuvo, de hecho, el *FMR* más pequeño (Coelho *et al.*, 2011; Coelho *et al.*, datos no publicados). Dicha independencia es, además, evidente a través de las distintas especies de presa (la variación de la masa media a través de las diferentes especies de presa no se correspondió con un incremento o disminución de los valores medios de *FMR* para las mismas).

B. zonata captura presas con un *FMR* más alto que el *FMR* medio de los dípteros ambientales, y *B. merceti* depreda, en general, sobre dípteros con un *FMR* más pequeño que el de los dípteros presentes en el ambiente, capturando, ambas especies de *Bembix*, presas de acuerdo con su propio *FMR*, de manera que, en línea con nuestra hipótesis de partida, las avispas parecen realizar algún tipo de segregación, a nivel de especie, basada en el *FMR* de las presas. Aunque el *FMR* medio de las presas capturadas por las hembras de *B. zonata* es, en general, mayor que el de las presas capturadas por las de *B. merceti*, la tendencia de este parámetro es a decrecer cuando la masa corporal de las hembras individuales aumenta en la primera de las especies (Fig. 4). Una vez más,

podría ser la posibilidad de que la velocidad de la avispa no se alcance instantáneamente (debido a su mayor peso en comparación con el de su presa) el factor que explique la tendencia observada, otorgando a las presas una ventaja para escapar, y debido a que un alto *FMR* está correlacionado con la mejora de algunos aspectos del vuelo, para las avispas sería más difícil capturar una presa a medida que el *FMR* de la presa es más elevado, y a medida que la avispa es más grande. Se desconoce por qué en *B. merceti* la tendencia es hacia el incremento del *FMR* de los dípteros con la masa de la avispa, pero, probablemente, tácticas de caza llevadas a cabo por las avispas de esta especie que no ha sido posible observar en el campo, podrían explicarla. De manera diferente a lo que Coelho *et al.* (2008) encontraron para la avispa *B. troglodytes*, en el presente estudio, las especies de presa capturadas por ambas *Bembix* no tienen invariablemente un valor de *FMR* más bajo que el de las propias avispas: solo 3 de las 17 especies de presa capturadas por *B. merceti*, y 8 de las 13 capturadas por *B. zonata* tuvieron *FMRs* más bajos que sus respectivos depredadores.

En contraste con lo que sucede con el *FMR* de las avispas, el *WL* no fue significativamente diferente entre *B. merceti* y *B. zonata*, y únicamente la masa corporal de las avispas tuvo un efecto significativo sobre el *WL* de las mismas (el *WL* creció directamente con la masa corporal; este efecto también fue hallado para los dípteros, en los cuales las especies con una masa media más elevada también tuvieron un *WL* más alto). El área de las alas es invariable a través de los tamaños y especies para *B. merceti* y *B. zonata*; por ello, los resultados sugieren que la correlación directa observada entre el *WL* y la masa de las avispas está mediada por el tamaño estático de las alas a pesar de la variación existente en el tamaño corporal de las avispas. Kalcounis y Brigham (1995), al observar que el 60% de la variación en el *WL* de un tipo de murciélago era explicada por la masa corporal, sugirieron que también en este caso el crecimiento proporcional

del *WL* con la masa corporal se debía al área estática de las alas. Así, podría ser un patrón común que el área de las alas permanezca constante dentro de una especie (o incluso entre especies dentro de un género, como parece ser el caso) a pesar de las variaciones en el tamaño corporal, si bien son necesarios más estudios para obtener conclusiones claras acerca de ello.

Aunque el *WL* medio de las presas capturadas por hembras individuales no varió en función de la masa o de la especie de las avispas, en conjunto, las presas capturadas por *B. zonata* tuvieron un *WL* medio más bajo que las capturadas por *B. merceti* y que las presentes en el ambiente, sugiriendo que también en este caso, y de acuerdo con nuestra hipótesis de partida, una segregación de presas entre ambas especies de *Bembix* podría estar teniendo lugar, en base al *WL* de las presas.

Que un *WL* elevado sea (o no) apropiado para los animales voladores está, en general, sujeto a intereses contrapuestos en relación con la velocidad y la maniobrabilidad. Por un lado, se ha encontrado que el *WL* se correlaciona positivamente con la velocidad de vuelo (Chai y Srygley, 1990; Dudley, 1990). Por otro lado, se sabe que altos valores de *WL* disminuyen la maniobrabilidad (e.g. Norberg y Rayner, 1987; Burns e Ydenberg, 2002) o los ángulos de despegue (Kullberg *et al.*, 1996; Lind *et al.*, 1999; Almbro and Kullberg, 2012), de manera que los animales podrían verse favorecidos tanto por altos como por bajos valores de *WL*, en función de las características de su medio circundante: por ejemplo, especies de moscas con alto *WL* serán voladoras más eficientes en microhábitats abiertos, debido a que una alta velocidad está ligada a un alto *WL*; estas moscas, por el contrario, raramente tendrían éxito en un microhábitat cerrado, debido a que valores altos de *WL* son perjudiciales para la maniobrabilidad.

No existió una correlación entre el *FMR* y el *WL* de las especies de presa, de manera que no hay motivo para esperar que las especies de dípteros con bajos valores de *FMR* los compensen a través del desarrollo de un *WL* reducido, o viceversa; por el contrario, puede encontrarse una variedad completa que contiene todas las combinaciones posibles de valores de *FMR* más *WL*. Ello contrasta con lo que ha sido observado por Polidori *et al.* (2013) a través de varios himenópteros aculeados (abejas, avispas apoideas y véspidos), en los que las especies con mayor *FMR* poseían valores de *WL* más bajos.

Serán necesarias más investigaciones para establecer una separación clara entre los componentes de la habilidad para el vuelo más relacionados con el *WL* y con el *FMR*; de la misma manera, medidas directas de la velocidad o de la maniobrabilidad llevadas a cabo sobre presas y depredadores serían de ayuda para reforzar el conocimiento actual acerca de la segregación de presas con respecto a las características morfométricas relacionadas con el vuelo de las mismas.

CONCLUSIONES

- 1) El *FMR*, conocido hasta ahora únicamente para otra especie de *Bembix*, se ha calculado experimentalmente para dos especies más del género. El *FMR* ha demostrado ser característico para cada especie (siendo independiente del tamaño corporal) y más elevado en *B. zonata*.
- 2) El *WL* de las dos especies de *Bembix* no es diferente, y varía (directamente) únicamente con la masa de la avispa, un hecho que viene determinado por la invariabilidad del área de las alas a pesar de las diferencias en la masa y/o la especie de las avispas. Así, no existe una diferencia de los valores de *WL* entre ambas especies de avispa que pueda determinar el tipo de capturas efectuadas.

- 3) En ninguna de las dos especies de *Bembix* se alcanza la máxima capacidad de carga teórica. Los menores valores *DL* de *B. zonata* (y, por lo tanto, su mayor distancia a la máxima capacidad de carga) podrían venir determinados por una tendencia de la primera especie hacia la reducción de la duración de los vuelos de aprovisionamiento, quizá como estrategia frente al parasitismo ejercido por el crisídido *Parnopes grandior*, que parece afectar a *B. merceti* en un grado menor o incluso nulo.
- 4) De acuerdo con la hipótesis de partida, las hembras de *B. zonata* (de más elevada masa de músculos de vuelo) capturan presas de mayor masa que *B. merceti*; sin embargo, las tendencias observadas en relación con la presa más pesada capturada son diferentes en ambas especies, aumentando en *B. merceti*, pero decreciendo en *B. zonata*, con la masa de la avispa. El *WL* (y por tanto, la velocidad) de las presas, que crece con la masa de las mismas, podría ofrecer una explicación para este patrón si se asume que los parches de caza preferidos son diferentes en ambas especies de avispa (*B. zonata* podría forrajear en microhábitats abiertos, mientras que *B. merceti* podría hacerlo en otros más cerrados), y que las avispas alcanzan su velocidad máxima con un retraso con respecto a sus presas, debido a su mayor masa corporal.
- 5) A nivel específico, parece existir algún grado de segregación de presas, en función del *FMR* de las mismas, entre ambas especies de *Bembix* (en línea con la hipótesis inicial), de manera que *B. zonata* (la especie de mayor *FMR*) cazaría presas de más elevado *FMR* medio. Por otro lado, las tendencias observadas son contrarias en ambas especies de *Bembix*: el *FMR* medio de las presas decrece en *B. zonata*, pero aumenta en *B. merceti*, con la masa de la avispa. Al igual que en la tendencia observada para la presa más pesada capturada, la posibilidad de que

la velocidad máxima de la avispa no se alcance de forma inmediata podría explicar la tendencia observada en *B. zonata* en este caso, dando una ventaja a las presas para escapar, que es reforzada con mayores valores de *FMR* en las presas. Sin embargo, no puede darse una explicación para el comportamiento opuesto, observado en *B. merceti*.

- 6) A nivel de especie parece existir, también, una cierta segregación de las presas en relación con su *WL* (de acuerdo con la hipótesis inicial), de manera que *B. zonata* capturaría presas de menor *WL* que *B. merceti*; sin embargo, la media del valor de *WL* para las presas capturadas por hembras individuales no varió ni entre especies ni entre tamaños de avispa.

REFERENCIAS

- Aldridge, H. D. J. N. (1987): Turning flight of bats. *J. Exp. Biol.* **128**: 419 - 425.
- Aldridge, H. D. J. N. y Brigham, R. M. (1988): Load carrying and maneuverability in an insectivorous bat: test of the 5% "rule" of radiotelemetry. *J. Mammal* **69**: 379 - 382.
- Almbro, M. y Kullberg, C. (2008): Impaired escape flight ability in butterflies due to low flight muscle ratio prior to hibernation. *J. Exp. Biol.* **211**: 24 - 28.
- Almbro, M. y Kullberg, C. (2009): The downfall of mating- the effect of mate-carrying and flight muscle ratio on the escape ability of a pierid butterfly. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **63**: 413 - 420.
- Almbro, M. y Kullberg, C. (2012): Weight loading and reproductive status affect the flight performance of *Pieris napi* butterflies. *J. Insect Behav.* **25**: 441 - 452.
- Asís, J. D., Tormos, J. y Gayubo, S. F. (2004): Nesting behaviour and provisioning in *Bembix merceti* and *Bembix zonata* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Nat. Hist.* **38**: 1799 - 1809.
- Ballesteros, Y., Tormos, J., Gayubo, S. F. y Asís, J. D. (2012): Notes on the prey, nesting behaviour and natural enemies of three *Bembix* sand wasps (Hymenoptera: Crabronidae) in the Iberian Peninsula. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **48**: 281 - 288.

- Berner, D., Grandchamp, A. C. y Hendry, A. P.** (2009): Variable progress toward ecological speciation in parapatry: stickleback across eight lake-stream transitions. *Evolution* **63**: 1740 - 1753.
- Berwaerts, K. y Van Dyck, H.** (2004): Take-off performance under optimal and suboptimal thermal conditions in the butterfly *Pararge aegeria*. *Oecologia* **141**: 536 - 545.
- Bolnick, D. I.** (2001): Intraspecific competition favours niche width expansion in *Drosophila melanogaster*. *Nature* **410**: 463 - 466.
- Burns, J.G. y Ydenberg, R. C.** (2002): The effects of wing loading and gender on the escape flights of least sandpipers (*Calidris minutilla*) and western sandpipers (*Calidris mauri*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **52**: 128 - 136.
- Chai, P. y Srygley, R. B.** (1990): Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain- forest butterflies. *Am. Nat.* **135**: 398 - 411.
- Coelho, J. R.** (2011): Effects of prey size and load carriage on the evolution of foraging strategies in wasps. En: *Predation in the Hymenoptera: an evolutionary perspective* (Polidori, C., ed.). Transworld Research Network, Kerala, India, pp. 23 - 38.
- Coelho, J. R., Hastings, J., Holliday, C. W. y Mendell, A.** (2008): Load carriage during foraging in two species of solitary wasps. *J. Hym. Res.* **17**: 57 - 63.
- Domenici, P.** (2001): The scaling of locomotor performance in predator- prey encounters: from fish to killer whales. *Comp. Biochem. Phys. A* **131**: 169 - 182.
- Dudley, R.** (1990): Biomechanics of flight in Neotropical butterflies: morphometrics and kinematics. *J. exp. Biol.* **150**: 37 - 53.
- Dudley, R. y Srygley, R. B.** (1994): Flight physiology of Neotropical butterflies: allometry of airspeeds during natural free flight. *J. exp. Biol.* **191**: 125 - 139.
- Ehlinger, T. J.** (1990): Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* **71**: 886 - 896.
- Emlen, J. M.** (1966): The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* **100**: 611 - 617.
- Evans, H. E.** (1966): *The comparative ethology and evolution of the sand wasps*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

- Evans, H. E. y O'Neill, K. M. (2007). *The sand wasps. Natural history and behavior*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Fischer, H. y Kutsch, W. (2000): Relationships between body mass, motor output and flight of juvenile and mature adult locusts, *Schistocerca gregaria*. *J. Exp. Biol.* **203**: 2723 - 2735.
- Gwynne, D. T. y Dodson, G. N. (1983): Nonrandom provisioning by the digger wasp, *Palmodes laeviventris* (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **76**: 434- 436.
- Hedenström, A. y Rosén (2001): Predator versus prey: on aerial hunting and escape strategies in birds. *Behav. Ecol.* **12**: 150 - 156.
- Isely, F. B. (1944): Correlation between mandibular morphology and food specificity in grasshoppers. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **37**: 47 - 67.
- Kalcounis, M. y Brigham, R. M. (1995): Intraspecific variation in wing loading affects habitat use by little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Can. J. Zool.* **73**: 89 - 95.
- Karsai, I., Somogyi, K. y Hardy, I. C. W. (2006): Body size, host choice and sex allocation in a spider-hunting pompilid wasp. *Biol. J. Linn. Soc.* **87**: 285 - 296.
- Kullberg, C., Fransson, T. y Jakobsson, S. (1996): Impaired predator evasion in fat Blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **263**: 1671 - 1675.
- Kullberg, C., Jakobsson, S. y Fransson, T. (2000): High migratory fuel loads impair predator evasion in sedge warblers. *The Auk* **117**: 1034 - 1038.
- Lighthill, M. J. (1977): Mathematical theories of fish swimming. En: *Fisheries Mathematics* (Steele, J. H., ed.). Academic Press, NY, pp. 131 - 144.
- Lind, J., Fransson, T., Jakobsson, S. y Kullberg, C. (1999): Reduced take-off ability in robins (*Erithacus rubecula*) due to migratory fuel load. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **46**: 65 - 70.
- MacArthur, R. H. y Pianka, E. R. (1966): On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* **100**: 603 - 609.
- Marden, J. H. (1987): Maximum lift production during takeoff in flying animals. *J. Exp. Biol.* **130**: 235 - 258.
- Marden, J. H. (2000): Variability in the size, composition, and function of insect flight muscles. *Annu. Rev. Physiol.* **62**: 157 - 178.

- Marden, J. H. y Chai, P.** (1991): Aerial predation and butterfly design: how palatability, mimicry, and the need for evasive flight constrain mass allocation. *Am. Nat.* **138**: 15 - 36.
- McCorquodale, D. B.** (1985): Digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae) provisioning flights as a defence against a nest parasite, *Senotainia trilineata* (Diptera: Sarcophagidae). *Can. J. Zool.* **64**: 1620 - 1627.
- Norberg, U. M.** (1990): *Vertebrate flight: mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution*. Springer-Verlag, Berlín y NY.
- Norberg, U. M. y Rayner, J. M. V.** (1987): Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. G.* **316**: 335 - 427.
- O'Neill, K. M.** (2001): *Solitary Wasps: Behaviour and Natural History*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Pennycuik, C. J.** (1989): *Bird flight performance*. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra y NY.
- Pfennig, D. W.** (1992): Polyphenism in spadefoot toad tadpoles as a locally adjusted evolutionarily stable strategy. *Evolution* **46**: 1408 - 1420.
- Polidori, C., Boesi, R., Isola, F. y Andrietti, F.** (2005): Provisioning patterns and choice of prey in the digger wasp *Cerceris arenaria* (Hymenoptera: Crabronidae): the role of prey size. *Eur. J. Entomol.* **102**: 801 - 804.
- Polidori, C., Crottini, A., Della Venezia, L., Selfa, J., Saino, N. y Rubolini, D.** (2013): Food load manipulation ability shapes flight morphology in females of central-place foraging Hymenoptera. *Front. Zool.* **10**: 36.
- Polidori, C., Federici, M., Pesarini, M. y Andrietti, F.** (2007): Factors affecting spider prey selection by *Sceliphron* mud-dauber wasps (Hymenoptera: Sphecidae) in northern Italy. *Anim. Biol.* **57**: 11 - 28.
- Polidori, C., Gobbi, M., Chatenaud, L., Santoro, D., Montani, O. y Andrietti, F.** (2010): Taxon-biased diet preference in the “generalist” beetle-hunting wasp *Cerceris rubida* provides insights on the evolution of prey specialization in apoid wasps. *Biol. J. Linn. Soc.* **99**: 544 - 558.
- Polidori, C., Mendiola, P., Asís, J.D., Tormos, J., García, M.D. y Selfa, J.** (2009): Predatory habits of the grasshopper-hunting wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae): diet preference, predator-prey size relationships and foraging capacity. *J. Nat. Hist.* **43**: 2985 - 3000.

- Polidori, C., Santoro, D., Asís, J. D. y Tormos, J.** (2011): Individual prey specialization in wasps: predator size is a weak predictor of taxonomic niche width and niche overlap. En: *Predation in the Hymenoptera: an evolutionary perspective* (Polidori, C., ed.). Transworld Research Network, Kerala, India, pp. 101 - 121.
- Polidori, C., Santoro, D. y Blüthgen, N.** (2012): Does prey mobility affect niche width and individual specialization in hunting wasps? A network-based analysis. *Oikos*, DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.20387.x.
- Price, T.** (1987): Diet variation in a population of Darwin's finches. *Ecology* **68**: 1015 - 1028.
- Pyke, G. H.** (1984): Optimal foraging theory: a critical review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 523 - 575.
- Rayner, J. M. V.** (1988): Form and function in avian flight. *Curr. Ornithol.* **5**: 1 - 77.
- Santoro, D., Polidori, C., Asís, J. D. y Tormos, J.** (2011): Complex interactions between components of individual prey specialization affect mechanisms of niche variation in a grasshopper-hunting wasp. *J. Anim. Ecol.* **80**: 1123 - 1133.
- Smith, T. B.** (1990): Resource use by bill morphs of an African finch: evidence for intraspecific competition. *Ecology* **71**: 1246 - 1257.
- Srygley, R. B. y Chai, P.** (1990): Flight morphology of Neotropical butterflies: palatability and distribution of mass to the thorax and abdomen. *Oecologia* **84**: 491 - 499.
- Srygley, R. B. y Dudley, R.** (1993): Correlations of the position of center of body mass with butterfly escape tactics. *J. Exp. Biol.* **174**: 155 - 166.
- Stern, D. L. y Emlen, D. J.** (1999): The developmental basis for allometry in insects. *Development* **126**: 1091 - 1101.
- Strohm, E. y Marliani, A.** (2002): The cost of parental care: prey hunting in a digger wasp. *Behav. Ecol.* **13**: 52 - 58.
- Villalobos, E. M. y Shelly, T. E.** (1996): Intraspecific nest parasitism in the sand wasp *Stictia heros* (Fabr.) (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Insect Behav.* **9**: 105 - 119.
- Vogel, S.** (2008): Modes and scaling in aquatic locomotion. *Integr. Comp. Biol.* **6**: 702 - 712.
- Webb, P. W.** (1976): The effect of size on the fast- start performance of rainbow trout *Salmo gairdneri* and a consideration of piscivorous predator-prey interaction. *J. Exp. Biol.* **65**: 157 - 177.

Werner, E. E., Mittelbach, G. G. y Hall, D. J. (1981): The role of foraging profitability and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology* **62**: 116 - 125.

Yonekura, R., Kohmatsu, Y. y Yuma, M. (2007): Difference in the predation impact enhanced by morphological divergence between introduced fish populations. *Biol. J. Linnean Soc.* **91**: 601 - 610.

CAPÍTULO 3

La distancia morfológica y la distancia entre nidos, dos factores que explican el solapamiento intraespecífico de las presas

RESUMEN

La variación interindividual en la dieta es frecuente en las poblaciones de avispas depredadoras, si bien los factores responsables de la misma son, en gran medida, desconocidos. En el presente estudio, se testó si la disimilitud en la dieta de tres especies de avispas excavadoras está correlacionada con la distancia morfológica entre los individuos, así como con la distancia entre sus nidos, dos factores implicados en la partición de los recursos tróficos en vertebrados. Los resultados fueron heterogéneos, variando entre especies y generaciones. Todas las poblaciones estudiadas mostraron una variación interindividual significativa para los tipos taxonómicos de presa, pero únicamente la mitad de ellas la manifestaron para los tamaños de presa capturados. En una de las generaciones de dos especies (*Bembix zonata* y *Stizus continuus*), avispas de tamaño similar tuvieron un espectro taxonómico de presas similar (en el caso de *S. continuus*, también fue similar el espectro de tamaños de presa), un fenómeno posiblemente implicado en la reducción de la competencia intraespecífica. Adicionalmente, las hembras de *B. zonata* que nidificaban en emplazamientos cercanos entre sí tenían espectros taxonómicos de presas más similares, de manera que es probable que las hembras que nidifican alejadas, también cacen en parches distintos, los

cuales albergan diferentes especies de presas. En el caso de una tercera especie (*B. merceti*), la diferencia de tamaños y la distancia entre los nidos no afectaron a la disimilitud de las presas. Tanto la distancia morfológica como la distancia entre los nidos son factores potencialmente importantes a la hora de modelar el solapamiento en el uso individual de recursos en avispas, aunque es probable que únicamente bajo ciertas condiciones, tales como una distribución de los nidos en agregados y la existencia de limitaciones relacionadas con la selección del tamaño de las presas.

INTRODUCCIÓN

Uno de los hallazgos más importantes del recientemente renovado interés en la variación de caracteres a nivel intraespecífico (véase Bolnick *et al.*, 2011) es el descubrimiento de que la especialización individual en la dieta es extremadamente frecuente en las poblaciones de animales depredadores, habiendo sido identificada en taxones tan dispares como anfibios, mamíferos, peces o insectos (Svanbäck y Persson, 2004; Bolnick *et al.*, 2007; Quevedo *et al.*, 2009; Polidori *et al.*, 2011). Los motivos que promueven y mantienen la especialización individual han sido, también, recientemente investigados, de manera que en la actualidad se sabe que el grado de solapamiento de los nichos individuales dentro de una especie puede verse afectado, por ejemplo, por la experiencia previa en el forrajeo (Rendell y Whitehead, 2001), el dimorfismo sexual (Martins *et al.*, 2008), el tamaño del individuo (Bolnick y Paull, 2009), limitaciones cognitivas que restringen el uso de subconjuntos diferentes de recursos (Bolnick *et al.*, 2003), o la competencia tanto a nivel interespecífico como intraespecífico (Svanbäck y Bolnick, 2007; Bolnick *et al.*, 2010). En la práctica, todos estos estudios han sido llevados a cabo sobre depredadores vertebrados y, por tanto, los factores que influyen en el solapamiento de la dieta entre individuos permanecen poco claros para otros taxones. Este es el caso de las avispas solitarias cazadoras (Hymenoptera: Aculeata). De

hecho, hasta la fecha, la mayor parte de los estudios sobre la dieta de las avispas cazadoras solitarias han sido desarrollados a nivel de especie, y poco frecuentemente a nivel de individuo. Por ejemplo, se sabe que en gremios de avispas el solapamiento medio por pares con respecto a la utilización del microhábitat podría ser menor de lo previsto por los modelos nulos (Field, 1992), aunque de momento únicamente existen sugerencias sobre la viabilidad de la aplicación de este patrón a nivel individual (Polidori *et al.*, 2005). Especies simpátricas de avispas excavadoras del género *Philanthus* Fabricius, 1790 estudiadas en un área de nidificación en Norteamérica mostraron un solapamiento limitado de sus dietas (O'Neill y Evans, 1982), y la misma tendencia fue hallada entre las hembras de una población de *Philanthus* (Stubblefield *et al.*, 1993). Sin embargo, las causas últimas que podrían determinar dicha partición de recursos no han sido aclaradas en ninguno de los dos casos. La competencia podría explicar este tipo de patrones, como se ha descrito en avispas parasitoides (Shimada, 1985). También se sabe que, tanto a nivel de especie como de individuo, las especies (o hembras) más grandes son capaces, generalmente, de seleccionar presas más grandes, si bien aún no está claro si la correlación positiva entre el tamaño de la avispa y el de sus presas se refleja, a su vez, en una segregación por taxones o por tamaños de presa, en particular a nivel intrapoblacional (Field, 1992; Polidori *et al.*, 2005, 2009, 2010; Karsai *et al.*, 2006; Coelho, 2011). Por ejemplo, aunque las consideraciones teóricas puedan predecir que, en comparación con los depredadores más pequeños, los más grandes juegan con ventaja a la hora de dominar, manejar y transportar un mayor rango de presas, una reciente revisión y reanálisis de datos ya publicados ha rechazado esta hipótesis, ya que únicamente en tres de las diez publicaciones analizadas, los individuos más pequeños mostraron diferencias en el grado de especialización con respecto a los más grandes (Polidori *et al.*, 2011). También se han propuesto otros factores, tales como

posibles “costes de oportunidad” (trade-offs) probablemente relacionados con patrones de búsqueda y/o manejo de presas, para explicar la especialización individual en avispas solitarias, aunque sin evidencias concluyentes (Araújo y Gonzaga, 2007).

Por lo tanto, existe la necesidad de investigar en mayor profundidad el papel de los factores que moldean el solapamiento de recursos en las poblaciones de avispas a nivel individual. En el presente trabajo se satisface, en parte, esta necesidad, a través del estudio de dos factores: la distancia entre los nidos de los individuos y la distancia morfológica (diferencia de tamaño) entre los mismos, testando si estos factores pueden explicar el solapamiento de la dieta entre pares de individuos, en tres especies de avispas excavadoras (Hymenoptera: Crabronidae). En concreto, se hipotetiza: (1) que las hembras morfológicamente distintas comparten pocos o ningún tipo de presas (Roughgarden, 1972; Ackermann y Doebeli, 2004), ya que es probable que el fenotipo de los individuos determine el conjunto de recursos que éstos son capaces de consumir (Roughgarden, 1972; Ackermann y Doebeli, 2004; Bolnick y Paull, 2009); y (2) que los individuos que nidifican próximos entre sí capturan tipos de presas similares, puesto que, al igual que ocurre en algunas avispas sociales (Nieh, 2009), existe la posibilidad de que las hembras tiendan a viajar hasta, o a alimentarse o cazar en emplazamientos en los que pueden observar a hembras conespecíficas cazando, o bien debido a la *mejora local* (la facilitación del aprendizaje que experimenta un individuo debido a que dirige su atención hacia una zona determinada, y que es reforzada con una recompensa; e.g. Brown, 1986), o debido a que avispas que nidifican cerca entre sí tienen acceso a los mismos parches de caza, difiriendo éstos a su vez en cuanto a los tipos de presa que albergan.

Las avispas excavadoras son himenópteros aculeados que excavan sus nidos en el suelo y los aprovisionan con artrópodos paralizados para criar a su descendencia

(Evans y O'Neill, 2007), y constituyen un modelo adecuado para testar el efecto que la distancia morfológica, así como la distancia entre nidos, tienen sobre el reparto de los recursos alimenticios: en primer lugar, la varianza de tamaño entre los individuos de una población dada es, a menudo, suficientemente grande como para apreciar diferencias en los componentes de la eficacia (incluido el aprovisionamiento) relacionados con el tamaño (O'Neill, 2001; Evans y O'Neill, 2007; Coelho, 2011); en segundo lugar, la varianza de la distancia entre pares de nidos es, con frecuencia, elevada, como resultado del tipo de organización espacial de los nidos, habitualmente en agregados (Polidori *et al.*, 2006, 2008); y, en tercer lugar, las avispas excavadoras nidifican en áreas restringidas y se comportan como *central-place foragers*, de manera que puede monitorizarse fácilmente el uso de recursos tróficos en un número suficiente de individuos (Polidori *et al.*, 2010; Santoro *et al.*, 2011).

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies estudiadas

Bembix merceti Parker, 1929 y *Bembix zonata* Klug, 1835 son avispas solitarias depredadoras de Diptera, cuya distribución se encuentra restringida al sur de Europa o incluso únicamente a la Península Ibérica (en el caso de la primera de las especies). Los nidos de ambas especies son unicelulares, y se disponen en agregados (Asís *et al.*, 2004). Aunque un elevado número de familias de dípteros han sido citadas como presas de *B. merceti* (Evans y O'Neill, 2007), estudios recientes han demostrado que las poblaciones de la especie pueden ser selectivas con respecto al uso de presas, seleccionando positivamente aquellas familias de moscas con mayores pesos, a pesar de que éstas sean menos abundantes (Capítulo 1), y que avispas individuales son capaces de segregar sus dietas (originando especialización individual) (Polidori *et al.*, 2011). Por

otro lado, en el caso de *B. zonata* los muestreos llevados a cabo sobre los tipos de presa son más limitados (Asís *et al.*, 2004), desconociéndose los detalles acerca del uso de presas en esta especie.

Stizus continuus (Klug, 1835), por su parte, es una avispa solitaria presente en el Mediterráneo, con ciclos bivoltinos en las poblaciones del sur de Europa. Las hembras excavan nidos multicelulares, estableciéndose en agregaciones de grandes dimensiones, y cazando saltamontes (principalmente pertenecientes a la familia Acrididae) para alimentar a su descendencia (Polidori *et al.*, 2008, 2009). Al igual que en el caso de *B. merceti*, estudios recientes han demostrado una depredación selectiva a nivel poblacional (las hembras cazan principalmente especies de saltamontes que habitan en los arbustos, a pesar de que son menos abundantes) y una alta especialización a nivel individual (Santoro *et al.*, 2011).

Maapeo de nidos, medición del tamaño de las avispas y muestreo de presas

Para llevar a cabo el trabajo de campo, efectuado durante julio y agosto de 2007, 2009 y 2010 (en función de la especie, Tabla 1), se escogieron dos áreas de estudio. Las agregaciones de *B. merceti* y *B. zonata* se encontraban en el término municipal de Almarail (Soria), donde existe una predominancia de cultivos de cereal. La agregación de *S. continuus* se localizó en “La Mallada Larga”, en el Parque Natural Dehesa del Saler (Valencia), un saladar costero con suelo arenoso húmedo.

En cada agregación, las hembras y sus nidos fueron marcados, de manera que pudieran ser identificados individualmente. Las avispas se marcaron con combinaciones individuales de 2 ó 3 puntos de color sobre el tórax, con rotuladores de secado rápido y tinta con base acuosa, una técnica ya establecida en estudios comportamentales con avispas (e.g. Asís *et al.*, 2004; Polidori *et al.*, 2008). Los nidos se marcaron colocando palillos con puntos de color a la entrada de los mismos, y sus coordenadas se

establecieron en un sistema cartesiano (ver Polidori *et al.*, 2008). Para cada nido (i.e. avispa), se calcularon las distancias a todos los demás nidos (avispas) (*ND*), utilizando el teorema de Pitágoras. Las avispas marcadas se pesaron en el campo, en una báscula electrónica portátil con sensibilidad de miligramos. Debido a que el factor más limitante durante la caza y transporte de una presa hasta el nido es su tamaño en relación con el de la avispa (Coelho, 2011), no se consideraron otros caracteres morfológicos.

Se obtuvo un total de 70-201 presas (según el año/generación y la especie), sustrayéndolas a las hembras marcadas que regresaban a su nido tras los vuelos de aprovisionamiento. Las presas fueron sacrificadas en acetato de etilo, montándose los dípteros en alfileres, y conservándose los ortópteros en alcohol (95%). Para evitar problemas derivados de tamaños muestrales pequeños, se obtuvieron al menos 4 presas de cada avispa (Santoro *et al.*, 2011). Las presas se pesaron en una báscula electrónica y se identificaron hasta el nivel de especie (o bien se separaron en morfoespecies) con la ayuda de especialistas (ver Agradecimientos), o por comparación con colecciones de muestra.

Medidas de la especialización individual de la dieta

La especialización individual para los taxones de presa se calculó como la similitud proporcional entre la dieta de un individuo *i* y la dieta de la generación/población a la que éste pertenece (solapamiento intraespecífico de los taxones de presa) (Bolnick *et al.*, 2002):

$$PS_i = 1 - 0.5 \sum_j |p_{ij} - q_j|$$

donde p_{ij} es la proporción de la presa *j* en la dieta del individuo *i*, y q_j es la proporción de la presa *j* en el espectro completo de la población (o generación).

El valor medio de PS_i (llamado IS) aporta información sobre la especialización individual promedio para una población o generación. IS varía desde valores próximos a 0 (que indicarían una especialización individual máxima) hasta 1 (para la ausencia total de especialización individual). Se utilizó el índice V ($V = 1 - IS$) por ser más intuitivo, y en el cual valores elevados indican una alta especialización individual (ver Bolnick *et al.*, 2007).

Para medir la especialización individual con respecto a los tamaños de presa, se utilizó el índice de Roughgarden ($R's I$) (Roughgarden, 1974) para datos continuos (Bolnick *et al.*, 2002). El índice se basa en los componentes intraindividual (WIC) e interindividual (BIC), que conforman la amplitud total de nicho (TNW):

$$R's I = \frac{WIC}{TNW} = \frac{E [Var(x_{ij}|i)]}{Var(x_{ij})}$$

donde x_{ij} representa el peso de la presa j en la dieta del individuo i . Al igual que IS , este índice disminuye con el aumento de la especialización, de manera que fue empleado W , más intuitivo, y que se calcula como:

$$W = 1 - R's I$$

donde valores más elevados indican una mayor especialización individual.

Los índices de especialización individual (PS_i y $R's I$) se calcularon con el programa IndSpec1 (Bolnick *et al.*, 2002), que utiliza un procedimiento no paramétrico de Monte Carlo para generar réplicas nulas a partir de la distribución de presas de la población, obteniéndose después los P -valores (Bolnick *et al.*, 2002). Los modelos nulos se elaboraron a partir de 10.000 simulaciones de Monte Carlo.

Medidas de la disimilitud de dieta por pares

Se emplearon tests de correlación de Pearson (cuando $N > 10$; utilizando el coeficiente de correlación r) o tests de correlación de Spearman (cuando $N < 10$;

utilizando el coeficiente de correlación ρ) para comprobar si las avispas más grandes cazaban presas más grandes, transformando los datos en su logaritmo neperiano para conseguir una distribución normal de los mismos.

La disimilitud de la dieta entre cada par de individuos i y j (valor complementario de la semejanza de dietas PS ; Bolnick y Paull, 2009) se calculó a nivel taxonómico como:

$$PDS_{ij} = 1 - \sum_{k=1}^n \min(p_{ik}, p_{jk})$$

donde p_{ik} y p_{jk} son las proporciones de la presa k en las dietas de los individuos i y j , respectivamente (Ingram *et al.*, 2011). PDS_{ij} varía entre 0 (cuando los individuos consumen las mismas presas en idénticas proporciones) y 1 (cuando los individuos no tienen presas en común). La semejanza de dieta PS_{ij} fue calculada en IndSpec1, que generó también una matriz de similitud de dieta (i.e. una matriz que incluía todos los valores PS_{ij} entre individuos), utilizando después los valores PDS_{ij} complementarios para construir la matriz de disimilitud (matriz PDS). El valor medio de PDS_{ij} de todos los pares de individuos (E_T) representa el nivel conjunto de variación de presas dentro de la población (Ingram *et al.*, 2011).

La disimilitud con respecto al tamaño de presas (SDS_{ij}) entre cada par de individuos i y j se cuantificó con la siguiente fórmula, que fue desarrollada para el presente estudio:

$$SDS_{ij} = \sqrt{\left| \frac{(Pm_i - Pm_j) + (Pcv_i - Pcv_j)}{Pm_i + Pm_j} \right|}$$

donde Pm es el tamaño medio de las presas del individuo y Pcv es el coeficiente de variación del tamaño de las mismas. El índice varía entre 0 (para tamaños de presa que exhiben un solapamiento total) hasta valores próximos a 1 (cuando los tamaños de presa

son extremadamente divergentes); es importante remarcar que el índice tiene en cuenta tanto la diferencia de tamaño como la diferencia en la varianza relativa en el tamaño de las presas, de manera que si el tamaño medio de las presas es idéntico para dos individuos, SDS_{ij} aumenta al incrementarse la diferencia en la varianza relativa. Después se elaboró la matriz de disimilitud (matriz SDS). Es importante tener en cuenta, también, que debido a que este índice se basa en una variable continua (e.g. una medida lineal o una masa), el extremo superior nunca alcanza el valor de 1, sino que es asintótico con respecto a 1 cuando la diferencia en el tamaño medio de las presas entre los dos individuos sobrepasa ciertos valores (muy elevados) (SDS_{ij} es $> 0,99$ cuando la relación entre la media más grande y la más pequeña es > 100). El valor medio de SDS_{ij} de todos los pares de individuos (E_s) representa el nivel general de variación de tamaños de presa de la población.

Se testaron las posibles diferencias en las distribuciones de PDS_{ij} , SDS_{ij} y ND entre las dos generaciones de cada población utilizando tests de Kolgomorov-Smirnov para dos muestras. Se buscaron potenciales diferencias en la masa de las avispas y en la masa de las presas entre generaciones con tests t de Student, utilizando los datos transformados en su logaritmo neperiano para conseguir la normalidad, y empleando la corrección de Welch-Satterthwaite en el caso de varianzas no homogéneas.

Correlación entre las diferencias de rasgos por pares de las avispas y las medidas de disimilitud de las presas

Debido a que el solapamiento taxonómico y el de tamaños pueden darse asociados, en primer lugar se testó si existía alguna correlación entre las matrices SDS y PDS . Una correlación positiva entre ambas matrices sugeriría que las especies de presa difieren en tamaño lo suficiente como para dar lugar a una alta correlación entre las diferencias taxonómicas y las diferencias de tamaño, es decir, que avispas que cazan

una mayor diversidad de especies de presa, cazarían también presas con tamaños más variables. La posibilidad de que existiera una pendiente significativa, positiva o negativa, que defina esta relación, fue testada con un test de Mantel de dos colas, cuya significación estadística fue establecida utilizando un modelo nulo creado con 10.000 permutaciones (Bolnick y Paull, 2009).

A partir de los valores de masa corporal de las avispas individuales se construyó una matriz basada en la diferencia absoluta de masas corporales entre pares de hembras (matriz *wasp_MASS*), obteniéndose valores que oscilaban entre 0 y 1:

$$|mass_i - mass_j| / \max(mass_{ij})$$

de manera que la diferencia se expresó como un incremento proporcional de masas de la avispa más grande con respecto a la más pequeña. Si la diferencia de tamaño corporal afectara al nivel de disimilitud de las presas (taxón y/o tamaño), entonces las matrices *wasp_MASS*, y *PDS* y/o *SDS* estarían correlacionadas (correlación estudiada utilizando tests de Mantel).

También se construyó una matriz que contenía las distancias entre cada nido y los demás (*ND*) (matriz *NEST*). Si las distancias por pares entre nidos pudieran explicar el grado de disimilitud con respecto a los taxones de presas, entonces las matrices *NEST* y *PDS* estarían correlacionadas (correlación testada con un test de Mantel). No se analizó la posible relación entre las matrices *ND* y *SDS* debido a que no hay motivo para esperar una mayor o menor disimilitud de los tamaños de presa de las avispas en función de la distancia de su nido al de sus conespecíficas.

RESULTADOS

Rasgos de las avispas

Las poblaciones estudiadas variaron considerablemente con respecto al peso corporal de sus individuos (Tabla 1, Fig. 1). Las hembras de *S. continuus*, *B. merceti* 2010 y *B. zonata* 2010 fueron, en apariencia, más variables en tamaño (coeficiente de variación $\approx 0,2$) que las de *B. merceti* 2009 y las de *B. zonata* 2009 (coeficiente de variación $\approx 0,07$) (Tabla 1). La masa corporal de las avispas no difirió entre generaciones en ninguna de las especies (*t* de Student, para *B. merceti*: $t_{22} = -0,55$, $P = 0,58$; para *B. zonata*: $t_{8,82} = -0,67$, $P = 0,51$ (corrección de Welch-Satterthwaite); para *S. continuus*: $t_{33} = -0,79$, $P = 0,43$).

Tabla 1. Tamaño muestral, peso corporal de las avispas y de las presas, y distancia entre nidos (ND) para cada una de las especies y periodos estudiados.

Especie y periodo	Peso corporal avispas (mg)	Peso medio presas (mg)	ND (cm)
<i>Bembix merceti</i> 2009 (12, 156, 19)	95 $\pm$ 17 (66-123)	14,14 $\pm$ 9,6 (6-89)	1384,8 $\pm$ 1089,8 (17-3475,6)
<i>Bembix merceti</i> 2010 (12, 141, 18)	100 $\pm$ 20 (63-140)	15,9 $\pm$ 11 (4-56)	234,3 $\pm$ 124,3 (15,2-583,4)
<i>Bembix zonata</i> 2009 (13, 113, 17)	109 $\pm$ 10 (92-129)	22 $\pm$ 16 (4-124)	7180 $\pm$ 6477,7 (71,8-15401,8)
<i>Bembix zonata</i> 2010 (8, 70, 13)	115 $\pm$ 20 (74-132)	16 $\pm$ 13 (4-91)	586,8 $\pm$ 271,9 (128,3-1216,1)
<i>Stizus continuus</i> 2007-I (16, 201, 7)	172 $\pm$ 40 (92-226)	70 $\pm$ 33 (22-240)	268,6 $\pm$ 147,4 (34,9-648)
<i>Stizus continuus</i> 2007-II (19, 138, 6)	182 $\pm$ 38 (122-258)	152 $\pm$ 86 (22-422)	257 $\pm$ 151,6 (26-750,4)

Para cada parámetro se muestra la media ($\pm$ SD), así como los valores mínimo y máximo (entre paréntesis). Los tres valores que aparecen, entre paréntesis, acompañando a cada especie y periodo indican, en este orden: el número de hembras (y nidos) de la muestra, el número de presas obtenido y el número de especies (o morfoespecies) capturadas en cada población y año.

Las poblaciones estudiadas variaron considerablemente con respecto a la distancia media entre sus nidos (ND) (Tabla 1). *Bembix zonata* 2009 fue la que nidificó en un área más extensa, de ahí que la distancia entre nidos tuviera el rango más amplio, encontrándose los nidos separados por distancias de entre 72 cm-150 m (Tabla 1). De

hecho, esta agregación de nidos estaba compuesta por dos grupos de nidos bien diferenciados (a una distancia de aproximadamente 100 m). En contraste, los nidos de *S. continuus* en la primera generación de 2007 estuvieron separados por sólo 35-650 cm (Tabla 1). La distribución de *ND* no difirió entre generaciones en *S. continuus* (Kolgomorov-Smirnov, $D= 0,009$, $P= 0,58$, $N_1= 120$, $N_2= 172$), si bien varió entre generaciones en las otras dos especies (aunque sólo marginalmente en *B. zonata*) (Kolgomorov-Smirnov, para *B. merceti*: $D= 0,71$, $P< 0,0001$, $N_1= 66$, $N_2= 66$; para *B. zonata*, $D= 0,56$, $P= 0,06$, $N_1= 78$, $N_2= 28$).

Figura 1. Box plots mostrando las medias (cruces), los outliers (círculos), y los valores mínimo y máximo (colas), así como el primer y tercer cuartiles del peso de la avispa y de las presas (ambas variables transformadas en su logaritmo neperiano, $\ln$), para cada especie y periodo estudiado.

Espectro de presas y especialización individual

Los dípteros presa de *B. merceti* y *B. zonata* pertenecieron, principalmente, a las familias Bombyliidae y Syrphidae, tanto en 2009 como en 2010 (Tabla 2), aunque otras

familias, tales como Calliphoridae y Stratiomyidae, aparecieron también en la dieta de ambas especies en frecuencias apreciables (Tabla 2).

Tabla 2. Frecuencias relativas (%) de las familias de presa capturadas por las avispa en las tres especies estudiadas.

Especie y periodo	Asi	Bom	Cal	Sar	Str	Syr	Tac	Tab	The
Diptera									
<i>B. merceti</i> 2009	-	26,3 (8)	8,3 (1)	1,9 (3)	15,4 (1)	51,9 (3)	3,2 (3)	-	-
<i>B. merceti</i> 2010	-	44,7 (11)	2,1 (2)	0,7 (1)	-	50,4 (1)	1,4 (1)	1,4 (2)	-
<i>B. zonata</i> 2009	2,7 (3)	61,1 (6)	-	0,9 (1)	-	32,7 (4)	1,8 (1)	-	0,9 (1)
<i>B. zonata</i> 2010	2,9 (2)	28,6 (8)	-	-	-	65,7 (3)	-	-	-
		Acr			Pyr			Gry	
Orthoptera									
<i>S. continuus</i> 2007- I		96,3 (5)			3,1 (1)			0,6 (1)	
<i>S. continuus</i> 2007- II		78.8 (5)			21.2 (1)			-	

Entre paréntesis, número de especies (o morfoespecies) de cada familia identificado. Clave para las familias: Asi: Asilidae; Bom: Bombyliidae; Cal: Calliphoridae; Sar: Sarcophagidae; Str: Stratiomyidae; Syr: Syrphidae; Tac: Tachinidae; Tab: Tabanidae; The: Therevidae; Acr: Acrididae; Pyr: Pyrgomorphidae; Gry: Gryllidae.

Los ortópteros presa de la primera generación de *S. continuus* 2007 pertenecieron a tres familias, siendo Acrididae la más cazada. En la segunda generación de 2007, Acrididae fue de nuevo la familia más capturada (Tabla 2).

El tamaño de las presas fue muy variable en las poblaciones estudiadas: en cada una de ellas, las presas más pequeñas pesaron como mínimo 10 veces menos que las más grandes (llegando en ocasiones a pesar incluso 20 veces menos, como en el caso de *B. zonata* 2010 y *S. continuus* 2007-II) (Tabla 1, Fig. 1). El tamaño de las presas no divergió entre generaciones en *B. merceti* (t de Student, $t_{258,3} = -0,96$, $P = 0,33$ (corrección de Welch-Satterthwaite)), pero sí en *B. zonata* (t de Student, $t_{181} = 3,5$, $P = 0,0005$) y en *S. continuus* (t de Student, $t_{212,5} = -12,1$, $P < 0,0001$ (corrección de Welch-Satterthwaite)).

Todas las poblaciones y generaciones mostraron una partición significativa de los taxones de presas entre los individuos (Tabla 3), mientras que la partición de tamaños de presa fue detectada únicamente en las dos generaciones de *S. continuus* y en *B. merceti* 2010 (Tabla 3).

Tabla 3. Especialización individual de la dieta y disimilitud por pares entre hembras, para cada especie y periodo estudiado.

Especie y periodo	Especialización individual taxones (V)	Especialización individual tamaños (W)	Disimilitud por pares (taxones)	Disimilitud por pares (tamaños)
<i>B. merceti</i> 2009	$0,531 \pm 0,202, P < 0,0001$	0,164, NS	$PDS_{ij} = 0,246-1$ $ET = 0,704 \pm 0,253$	$SDS_{ij} = 0,094-0,807$ $ES = 0,395 \pm 0,197$
<i>B. merceti</i> 2010	$0,412 \pm 0,178, P < 0,0013$	$0,384, P < 0,0001$	$PDS_{ij} = 0,142-1$ $ET = 0,621 \pm 0,344$	$SDS_{ij} = 0,040-0,756$ $ES = 0,426 \pm 0,162$
<i>B. zonata</i> 2009	$0,514 \pm 0,185, P < 0,0001$	0,174, NS	$PDS_{ij} = 0,142-1$ $ET = 0,654 \pm 0,283$	$SDS_{ij} = 0,054-0,719$ $ES = 0,384 \pm 0,154$
<i>B. zonata</i> 2010	$0,391 \pm 0,127, P < 0,0049$	0,066, NS	$PDS_{ij} = 0,076-0,75$ $ET = 0,460 \pm 0,196$	$SDS_{ij} = 0,149-0,664$ $ES = 0,436 \pm 0,155$
<i>S. continuus</i> 2007-I	$0,336 \pm 0,259, P < 0,0001$	$0,341, P < 0,0001$	$PDS_{ij} = 0-1$ $ET = 0,389 \pm 0,423$	$SDS_{ij} = 0,007-0,801$ $ES = 0,352 \pm 0,221$
<i>S. continuus</i> 2007-II	$0,567 \pm 0,152, P < 0,0001$	$0,494, P < 0,0001$	$PDS_{ij} = 0-1$ $ET = 0,695 \pm 0,315$	$SDS_{ij} = 0,041-0,756$ $ES = 0,447 \pm 0,169$

En el caso de la disimilitud por pares para taxones y para tamaños, se muestran los valores mínimo y máximo, seguidos de la media (E_T) $\pm$ la desviación típica.

El valor de E_T fue variable entre los diferentes grupos estudiados, y en ocasiones muy variable entre las generaciones de una misma especie (Tabla 3). En todas las poblaciones, al menos una pareja de individuos mostró una completa ausencia de solapamiento de presas ($PDS_{ij} = 1$), mientras que solo en *S. continuus* fueron hallados pares de individuos que compartieran completamente su espectro de presas ($PDS_{ij} = 0$), mostrando una distribución de PDS_{ij} claramente bimodal en una de las generaciones (2007-I) (Tabla 3). La distribución de PDS_{ij} (Fig. 2) no difirió entre las generaciones de *B. merceti* (Kolgomorov-Smirnov, $D = 0,21$, $P = 0,08$, $N_1 = 66$, $N_2 = 66$), pero sí lo hizo entre las generaciones de las otras dos especies (Kolgomorov-Smirnov, para *B. zonata*:

$D= 0,45$, $P= 0,0003$, $N_1= 78$, $N_2= 28$; para *S. continuus*: $D= 0,56$, $P< 0,0001$, $N_1= 120$, $N_2= 172$).

Figura 2. Histogramas mostrando las frecuencias de distribución de la disimilitud por pares observada para los taxones de presa (PDS_{ij}) en las especies y años estudiados. **a, b.** *Bembix merceti*. **c, d.** *Bembix zonata*. **e, f.** *Stizus continuus*. Nótese que las escalas del eje vertical son distintas para los diferentes histogramas.

Se observaron variaciones en la distribución de los valores SDS_{ij} (Tabla 3, Fig. 3), lo cual condujo a valores variables de E_S . Solo se detectaron casos en los que SDS_{ij} fuese igual a cero (solapamiento total del tamaño de presas) en una generación de *S. continuus*. Por otro lado, en una de las generaciones de *B. zonata*, no se registraron valores de SDS_{ij} menores que 0,1 (Tabla 3, Fig. 3). La distribución de SDS_{ij} no difirió entre generaciones en *B. merceti* (Kolgomorov-Smirnov, $D= 0,19$, $P= 0,13$, $N_1= 66$, $N_2= 66$) ni en *B. zonata* (Kolgomorov-Smirnov, $D= 0,25$, $P= 0,12$, $N_1= 78$, $N_2= 28$),

aunque sí en *S. continuus* (Kolgomorov-Smirnov, $D= 0,33$, $P< 0,0001$, $N_1= 120$, $N_2= 172$).

Figura 3. Histogramas mostrando las frecuencias de distribución de la disimilitud por pares observada para los tamaños de presa (SDS_{ij}) en las especies y años estudiados. **a, b.** *Bembix merceti*. **c, d.** *Bembix zonata*. **e, f.** *Stizus continuus*. Nótese que las escalas del eje vertical son distintas para los diferentes histogramas.

Relaciones entre el espectro taxonómico y el espectro de tamaños de presa

Se detectó una correlación positiva entre la matriz *SDS* y la matriz *PDS* en cinco de los seis casos estudiados, lo cual sugiere que las avispas que cazaron una mayor diversidad de presas, capturaron también presas de tamaños más variables (Mantel, para *B. merceti* 2009: $r_{(\text{matriz PDS, matriz SDS})} = 0,31$, $P< 0,0001$; para *B. merceti* 2010: $r_{(\text{matriz PDS, matriz SDS})} = 0,34$, $P< 0,0001$; para *B. zonata* 2009: $r_{(\text{matriz PDS, matriz SDS})} = -0,11$, $P= 0,18$;

para *B. zonata* 2010: $r_{(\text{matriz PDS, matriz SDS})} = 0,94$, $P < 0,0001$; para *S. continuus* 2007-I: $r_{(\text{matriz PDS, matriz SDS})} = 0,47$, $P < 0,0001$; para *S. continuus* 2007-II: $r_{(\text{matriz PDS, matriz SDS})} = 0,58$, $P < 0,0001$).

¿Solapan las avispa de tamaño similar sus espectros de presas en mayor o menor medida?

En todos los casos excepto en *S. continuus* 2007-II (Pearson, $r = 0,74$, $P = 0,0002$, $N = 19$) las avispa más grandes no cazaron, por término medio, presas más grandes (Pearson, para *B. merceti* 2009: $r = 0,38$, $P = 0,22$, $N = 12$; para *B. merceti* 2010: $r = 0,32$, $P = 0,30$, $N = 12$; para *B. zonata* 2009: $r = -0,27$, $P = 0,37$, $N = 13$; para *B. zonata* 2010: $r = 0,15$, $P = 0,68$, $N = 8$; para *S. continuus* 2007-I: $r = 0,24$, $P = 0,36$, $N = 16$).

El aumento en la distancia morfológica (masa corporal) entre pares de avispa no se correspondió con un aumento ni con una disminución de la disimilitud por pares con respecto a los tipos taxonómicos de presa en *B. merceti* 2009 (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = -0,12$, $P = 0,29$), *B. merceti* en 2010 (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = -0,006$, $P = 0,61$), *B. zonata* 2010 (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = -0,18$, $P = 0,33$), y *S. continuus* 2007-I (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = -0,08$, $P = 0,35$). Sin embargo, se detectó una asociación marginal positiva entre la distancia de tamaño por pares y la disimilitud taxonómica por pares en *B. zonata* 2009 (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = 0,22$, $P = 0,055$), y significativa en *S. continuus* 2007-II (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = 0,20$, $P = 0,008$) (Figs. 4-a y 4-c), de manera que en los dos últimos grupos, las avispa con masas corporales más parecidas compartieron más presas de su espectro taxonómico.

El incremento de distancia morfológica entre pares de avispa no se correspondió con un incremento ni con una disminución de la disimilitud por pares con respecto al tamaño de presa en *B. merceti* 2009 (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} =$

-0,035, $P= 0,76$), *B. merceti* 2010 (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = -0,14$, $P= 0,24$), *B. zonata* 2009 (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = 0,06$, $P= 0,59$), *B. zonata* 2010 (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = -0,12$, $P= 0,54$) y *S. continuus* 2007-I (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = -0,11$, $P= 0,22$). Sin embargo, se halló una asociación positiva entre la distancia de tamaños entre pares de avispas y la disimilitud por pares en el tamaño de las presas en *S. continuus* 2007-II (Mantel, $r_{(\text{matriz MASA_avispa, matriz PDS})} = 0,38$, $P < 0,0001$) (Fig. 4-b); por lo tanto, en este último grupo, las avispas con tamaños similares cazaron presas de tamaños similares.

Figura 4. Correlaciones significativas observadas. **a.** entre la distancia por pares en el peso de las avispas y la disimilitud taxonómica por pares en *Stizus continuus* 2007-II ($P= 0,008$). **b.** entre la distancia por pares en el peso de las avispas y la disimilitud por pares en los tamaños de presa en *S. continuus* 2007-II ($P < 0,0001$). **c.** entre la distancia por pares en el peso de las avispas y la disimilitud taxonómica por pares en *Bembix zonata* 2009 ($P= 0,055$). **d.** entre la distancia entre nidos por pares y la disimilitud taxonómica por pares en *B. zonata* 2009 ($P < 0,0001$), calculadas con un test de Mantel de dos colas. Se muestran las rectas de los mínimos cuadrados para las regresiones de las funciones de disimilitud dietética (PDS_{ij} y SDS_{ij}) observadas. Nótese que las escalas de los ejes vertical y horizontal pueden variar entre los gráficos.

¿Las avispas que nidifican más próximas entre sí solapan más o menos su espectro de presas?

El incremento de distancia entre pares de nidos no se correspondió con un aumento o disminución de la disimilitud por pares con respecto a los taxones de presas en *B. merceti* 2009 (Mantel, $r_{(\text{matriz NIDOS}, \text{matriz PDS})} = -0,09$, $P = 0,43$), *B. merceti* 2010 (Mantel, $r_{(\text{matriz NIDOS}, \text{matriz PDS})} = 0,11$, $P = 0,37$), *S. continuus* 2007-I (Mantel, $r_{(\text{matriz NIDOS}, \text{matriz PDS})} = -0,06$, $P = 0,46$), *S. continuus* 2007-II (Mantel, $r_{(\text{matriz NIDOS}, \text{matriz PDS})} = 0,07$, $P = 0,36$) y *B. zonata* 2010 (Mantel, $r_{(\text{matriz NIDOS}, \text{matriz PDS})} = 0,21$, $P = 0,29$). Sin embargo, se encontró una fuerte asociación positiva entre las distancias existentes entre los nidos y la disimilitud taxonómica de presas en *B. zonata* 2009 (Mantel, $r_{(\text{matriz NIDOS}, \text{matriz PDS})} = 0,55$, $P < 0,0001$) (Fig. 4-d), indicando que las avispas que nidificaban más próximas entre sí compartían una parte mayor de su espectro taxonómico de presas.

DISCUSIÓN

Todas las poblaciones estudiadas mostraron una partición significativa de recursos a nivel intraespecífico con respecto a los taxones de presas capturados. Este patrón confirma lo que ya ha sido observado en *B. merceti* y *S. continuus* (Santoro *et al.*, 2011; Capítulo 1). Adicionalmente, dicha partición entre los individuos de una misma especie se describe por primera vez en *B. zonata*, aumentando así el número de avispas depredadoras para las que se ha confirmado la presencia de especialización individual (Araújo y Gonzaga, 2007; Polidori *et al.*, 2010, 2011, 2012; Santoro *et al.*, 2011).

Por el contrario, la variación interindividual con respecto al tamaño de las presas capturadas no fue significativa en la mitad de las poblaciones/generaciones estudiadas, de manera que parece ser menos frecuente en avispas. La novedad real del presente

trabajo reside en el análisis de los factores probablemente implicados en la variación interindividual de la dieta, y su influencia es discutida a continuación.

Distancia morfológica y disimilitud de la dieta

En dos casos (*B. zonata* 2009 y *S. continuus* 2007-II) se detectó una correlación positiva entre la diferencia de tamaño de las avispas y la disimilitud taxonómica de presas; es decir, avispas con tamaños similares compartían una proporción importante de taxones de presa, lo cual encaja con la hipótesis de partida. Un resultado similar ha sido hallado recientemente por Bolnick y Paull (2009), utilizando el mismo tipo de aproximación estadística, en una especie depredadora de pez (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758), pero hasta la fecha no había sido llevada a cabo dicha aproximación en invertebrados. Es destacable que tanto las diferencias de tamaño por pares como las diferencias de morfología trófica en *G. aculeatus* explicaran solo un pequeño porcentaje de la varianza en el solapamiento de dietas (aproximadamente el 0,3-0,9%, dependiendo del rasgo morfológico considerado), en comparación con los presentes hallazgos (en los que explica aproximadamente el 4%, en ambas especies de avispa) (Bolnick y Paull, 2009; Ingram *et al.*, 2011).

Aunque es la primera vez que la relación entre distancia morfológica y disimilitud de la dieta es testada en avispas, ya existía información bibliográfica que sugería la posibilidad de que este fenómeno tuviera lugar. Por ejemplo, en las avispas excavadoras *Cerceris arenaria* (Linnaeus, 1758) y *Sphecius speciosus* (Drury, 1773), la segregación en la dieta se debe, en gran medida, a la selección de tamaños específicos, dada la gran diferencia de tamaño entre las especies de presa pequeñas (capturadas por avispas pequeñas) y las especies de presa grandes (cazadas por avispas grandes) (Polidori *et al.*, 2005), las cuales (al menos en el caso de *C. arenaria*) se dan en microhábitats diferentes. En *Cerceris rubida* (Jurine, 1807), una avispa cazadora de

escarabajos, la correlación existente entre el tamaño de la hembra y el de su presa también sugiere que la especialización individual en la dieta se debe, al menos en parte, a limitaciones impuestas por el tamaño, si bien las diferencias entre los microhábitats explotados por hembras individuales (que son básicamente los mismos) no explicarían la segregación de la dieta (Polidori *et al.*, 2010). En la avispa cazadora de grillos *Palmodus laeviventris* (Cresson, 1865), las hembras más grandes capturan presas más grandes, y esta selección de tamaños puede, además, explicar el fuerte sesgo hacia la captura de hembras (Gwynne y Dodson, 1983).

En la muestra estudiada en el presente trabajo, la relación entre el tamaño de las avispas y el de las presas fue significativamente positiva solo en *S. continuus*, en contraste con la tendencia general en avispas apoideas (e.g. Gwynne y Dodson, 1983; Polidori *et al.*, 2005, 2010; Grant, 2006; revisión en Polidori *et al.*, 2011). De cualquier modo, en las especies de *Bembix* Fabricius, 1775 las hembras más grandes no suelen descartar las presas pequeñas, eliminando este tipo de correlación (Capítulo 1). Adicionalmente, las avispas del género *Bembix* mantienen, normalmente, un margen entre la presa más grande que son, teóricamente, capaces de transportar y la presa más grande realmente capturada (Coelho, 2011; Capítulo 1; Capítulo 2), probablemente debido a una escasez de presas que se aproximen a la máxima carga teórica en el entorno, o bien con el propósito de conservar una cierta maniobrabilidad, que les beneficie en caso de ataque por parte de parásitos (Coelho, 2011; Capítulo 1). En *S. continuus*, por el contrario, las avispas, por término medio, maximizan su carga (Santoro *et al.*, 2011). La tendencia a maximizar la carga transportada (i.e. a transportar presas que producen una disminución del *FMR* hasta alcanzar prácticamente la relación marginal) no está muy extendida en avispas y es generalmente imprecisa, debido a que la masa de las presas capturadas, además de venir determinada por la masa de la propia

avispa, está modulada por los tamaños de presa disponibles, por la práctica de robos de presas por parte de hembras conespecíficas o por la localización de los nidos (revisión en Coelho, 2011). De acuerdo, en parte, con esta relación positiva entre el tamaño de la avispa y el tamaño medio de las presas en *S. continuus* 2007-II, en el presente estudio se halló una relación significativa entre el tamaño de las avispas y el solapamiento con respecto al tamaño de presas en este caso. Esta relación doble (la distancia de tamaño de las avispas está correlacionada con la disimilitud de taxones de presa, así como con la disimilitud en el tamaño de presa) se debe probablemente al hecho de que las matrices PDS_{ij} y SDS_{ij} están altamente correlacionadas, de manera que diferentes especies de presa se corresponden con diferentes tamaños de presa. Además, la tendencia observada en *S. continuus* en la segunda generación de 2007 no se encontró para la primera generación. En la última generación, el tamaño de la avispa y el tamaño medio de las presas no estaban correlacionados, y las distribuciones de PDS_{ij} mostraron una tendencia claramente bimodal, con la mayor parte de los individuos compartiendo todos o ninguno de los taxones de presa. La combinación de estas dos características en la primera generación explica, probablemente, la ausencia de un efecto de la diferencia de tamaño sobre la disimilitud de la dieta. Posiblemente, las limitaciones de tamaño fueron más fuertes en la segunda generación debido al crecimiento de los saltamontes a lo largo de la temporada de nidificación de las avispas (Santoro *et al.*, 2011). La ausencia de correlación entre el tamaño de las avispas y de las presas en *Bembix*, por otro lado, apoya la ausencia de particiones significativas entre individuos con respecto al tamaño de las presas, en todos los casos menos en uno. De hecho, en *B. zonata* 2009, las avispas de tamaño similar compartieron más taxones de presa pero no cazaron presas de tamaño similar.

Los presentes resultados podrían, teóricamente, reflejar los efectos causados por la presión de la competencia intraespecífica. De hecho, varios modelos evolutivos y de especiación asumen que la competencia es más fuerte entre individuos morfológicamente idénticos (Roughgarden, 1972; Dieckmann y Doebeli, 1999; Ackermann y Doebeli, 2004). Asumiendo que la competencia estuviera positivamente correlacionada con el solapamiento dietético (Abrams *et al.*, 2008), nuestros resultados sugerirían que, en al menos una generación de *B. zonata* y de *S. continuus*, las hembras están posiblemente sometidas a un reducido estrés por causas relacionadas con la competencia.

Distancia entre nidos y disimilitud de dieta

Se detectó un efecto significativo de la distancia entre nidos sobre el solapamiento taxonómico de presas en uno de los casos (*B. zonata* 2009), de acuerdo con la hipótesis inicial. En este caso, las hembras que nidificaron más cerca entre sí tuvieron un espectro de presas más semejante, aunque con los datos actuales no es posible identificar las razones que motivan este comportamiento. Podría lanzarse la hipótesis de que las avispas son activadas por la información recibida en el nido a partir de hembras forrajeadoras que hayan tenido éxito (Nieh, 2009), de manera que tenderían a viajar, para cazar, a localizaciones donde han observado a hembras conespecíficas cazando; asimismo, también podrían ser activadas debido a la facilitación local (e.g. Brown, 1986). Dicho fenómeno es conocido en avispas sociales (Nieh, 2009) pero, aunque también podría darse en avispas solitarias, que suelen nidificar en agregaciones densas (Polidori *et al.*, 2006, 2008), debe ser testado experimentalmente. La hipótesis más sencilla sería que las avispas simplemente cazan en los parches más cercanos, existiendo parches asociados a los dos grupos de nidos (que están separados por una distancia de aproximadamente 100 m), los cuales contienen diferentes especies de

presas. Se sabe que varias especies de bombílidos y sírfidos (las presas mayoritarias de *B. zonata* en 2009) son muy específicos con respecto a la elección de sus flores (Toft, 1983; Haslett, 1989), pudiendo, potencialmente, constituir parches. Es importante tener en cuenta que las áreas individuales de caza de las avispas podrían solaparse, ya que la distancia entre grupos de nidos es menor que la distancia máxima de forrajeo de las avispas, dado que esporádicamente fueron observadas avispas marcadas cazando a un máximo de unos 300 m de sus nidos, y dada también la distancia máxima observada para abejas de tamaño similar (> 1 km) (Greenleaf *et al.*, 2007). Además, las familias de presas capturadas por *B. zonata* en 2009 fueron también abundantemente cazadas por la misma especie en 2010, así como por *B. merceti*, indicando, en apariencia, una igualdad de condiciones en cuanto a la diversidad de presas presente en los diferentes parches. El hecho de que en el resto de los casos la relación entre la distancia entre los nidos y la disimilitud taxonómica de presas no fuera significativa, sugiere que la distribución espacial de nidos, extremadamente agrupada en *B. zonata* 2009, puede ser la condición clave que favorezca la tendencia observada en dicho caso. Es interesante el hecho de que en tres especies de hormigas del desierto (Ryti y Case, 1984), así como en el abejorro *Bombus ardens* Smith, 1879 (Munidasa y Toquenaga, 2010), el solapamiento de dietas entre colonias esté positiva (y no negativamente, como en *B. zonata*) correlacionado con la distancia media al vecino más próximo, sugiriendo que la competencia por el alimento regula la distancia intercolonial. De cualquier modo, en *B. zonata* 2009, la competencia por el alimento probablemente no tenga ningún efecto sobre la organización espacial de nidos, ya que la diferencia de tamaño está correlacionada con la disimilitud por pares en la dieta, actuando probablemente como un tampón para paliar la competencia intraespecífica (ver más arriba).

CONCLUSIONES

- 1) Tanto la distancia morfológica como la distancia entre nidos pueden ser potencialmente importantes a la hora de modelar el solapamiento en el uso de recursos en avispas, aunque probablemente sólo bajo ciertas condiciones, tales como distribuciones de nidos altamente agregadas y la existencia de selección basada en el tamaño, lo cual es posible solo en contextos medioambientales particulares.
- 2) Posibles diferencias en la disponibilidad de presas en las inmediaciones de las áreas de nidificación, también podrían explicar algunas de las diferencias observadas en los patrones de especialización individual. A nivel específico, la preferencia por determinadas presas (i.e. captura de taxones de presa en diferentes proporciones a las existentes en el medio) y/o la selección de las mismas (i.e. experimentos de laboratorio) han sido estudiadas en detalle para al menos 10 especies de avispas excavadoras (revisión en Polidori *et al.*, 2010). Aunque la disponibilidad de presas puede explicar, en gran parte, la selección de presas en algunos casos (e.g. Stubblefield *et al.*, 1993), en otros apenas es capaz de explicar dicha selección, como sucede en *Cerceris rubida* (Polidori *et al.*, 2010), *Sceliphron spirifex* (Linnaeus, 1758) y *S. caementarium* (Drury, 1773) (Polidori *et al.*, 2007), *Sphecius speciosus* (Hastings *et al.*, 2010) y *Stizus continuus* (Santoro *et al.*, 2011), en los cuales una fuerte tendencia hacia la captura de ciertos taxones, los particulares rasgos etológicos/ecológicos de las presas, la distribución de los tamaños de presa, o la varianza en los microhábitats asociados a los diferentes taxones de presas, son claramente más importantes. Adicionalmente, en *B. merceti* ha sido observado un importante papel de la disponibilidad de presas, si bien el análisis fue llevado a cabo a nivel de familia (Capítulo 1), sin aportar datos

adicionales sobre la selección de presas a nivel de especie. Debido a estos resultados variables, el oportunismo taxonómico de presas (i.e. la concordancia entre las frecuencias de presas potenciales y reales) ha sido recientemente discutido como un fenómeno de dudosa ocurrencia en avispa apoideas (ver Polidori *et al.*, 2010). Por ejemplo, se está atribuyendo una importancia creciente a la hipótesis de la *ventana sensorial*, que establece que taxones diferentes son incluidos o excluidos de la dieta basándose en umbrales químicos de reconocimiento, sin importar su abundancia en el medio (Anton y Gnatzy, 1998; T. Schmitt, comunicación personal). A pesar de que en la actualidad no existen estudios sobre este tema, a nivel individual la disponibilidad de presas probablemente tenga un papel significativo si las diferentes especies de presa se agrupan en parches en el medio (cazando, los distintos individuos, en diferentes parches) (ver más arriba), o bien debido a la existencia de una variación intraespecífica en las dinámicas de reconocimiento sensorial o habilidades de manejo.

REFERENCIAS

- Abrams, P. A, Rueffler, C. y Dinnage, R. (2008): Competition-similarity relationships and the nonlinearity of competitive effects in consumer-resource systems. *Am. Nat.* **12**: 463 - 474.
- Ackermann, M. y Doebeli, M. (2004): Evolution of niche width and adaptive diversification. *Evolution* **58**: 2599 - 2612.
- Anton, S. y Gnatzy, W. (1998): Prey specificity and the importance of close-range chemical cues in prey recognition in the digger wasp, *Liris niger*. *J. Insect. Behav.* **11**: 671 - 690
- Araújo, M. S y Gonzaga, M. O. (2007): Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargylum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**: 1855 -1863.
- Asís, J. D, Tormos, J. y Gayubo, S. F. (2004): Nesting behaviour and provisioning in *Bembix merceti* and *Bembix zonata* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Nat. Hist.* **38**: 1799 - 1809

- Bolnick, D. I.** (2001): Intraspecific competition favours niche width expansion in *Drosophila melanogaster*. *Nature* **410**: 463 - 466.
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M., Burger, R., Levine, J., Novak, M., Rudolf, V., Schreiber, S., Urban, M. y Vasseur, D.** (2011): Why intraspecific trait variation matters in ecology. *Trends Ecol. Evol.* **26**: 183 - 192.
- Bolnick, D. I., Ingram, T., Snowberg, L. K., Stutz, W. E., Lau, O. L. y Paull, J. S.** (2010): Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche widths. *Proc. R. Soc. B.* **277**: 1789 - 1797.
- Bolnick, D. I. y Paull, J. E.** (2009): Morphological and dietary differences between individuals are weakly but positively correlated within a population of threespine stickleback. *Evol. Ecol. Res.* **11**: 1217 - 1233.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Araújo, M. y Persson, L.** (2007): Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **104**: 10075 - 10079.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. y Forister, M. L.** (2003): The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.* **161**: 1 - 28.
- Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M. y Svanbäck, R.** (2002): Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* **83**: 2936 - 2941.
- Brown, C. R.** (1986): Cliff swallow colonies as information centers. *Science* **234**: 83 - 85.
- Coelho, J. R.** (2011): Effects of prey size and load carriage on the evolution of foraging strategies in wasps. En: *Predation in the Hymenoptera: an evolutionary perspective* (Polidori, C., ed.). Transworld Research Network, Kerala, India, pp. 23 - 38.
- Dieckmann, U. y Doebeli, M.** (1999): On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* **400**: 354 - 357.
- Evans, H. E. y O'Neill, K. M.** (2007): *The Sand Wasps: natural history and behaviour*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Field, J.** (1992): Guild structure in solitary spider-hunting wasps (Hymenoptera, Pompilidae) compared with null model predictions. *Ecol. Entomol.* **17**: 198 - 208.

- Grant, P. R.** (2006): Opportunistic predation and offspring sex ratios of cicada-killer wasps (*Sphecius speciosus* Drury). *Ecol. Entomol.* **31**: 539 - 547.
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R. y Kremen, C.** (2007): Bee foraging ranges and their relationship with body size. *Oecologia* **153**: 589 - 596.
- Gwynne, D. T. y Dodson, G. N.** (1983): Nonrandom provisioning by the digger wasp, *Palmodes laeviventris* (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **76**: 434 - 436.
- Haslett, J. R.** (1989): Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. *Oecologia* **78**: 433 - 432.
- Hastings, J. M., Holliday, C. W., Long, A., Jones, K. y Rodriguez, G.** (2010): Size-specific provisioning by cicada killers, *Sphecius speciosus*, (Hymenoptera: Crabronidae) in North Florida. *Fla. Entomol.* **93**: 412 - 421.
- Ingram, T., Stutz, W. E. y Bolnick, D. I.** (2011): Does intraspecific size variation in a predator affect its diet diversity and top-down control of prey? *PLoS ONE* **6**:e20782.
- Karsai, I., Somogyi, K. y Hardy, I. C. W.** (2006): Body size, host choice and sex allocation in a spider hunting pompilid wasp. *Biol. J. Linnean Soc.* **87**: 285 - 296.
- Martins, E. G., Araújo, M. S., Bonato, V. y dos Reis, S. F.** (2008): Sex and season affect individual-level diet variation in the Neotropical marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). *Biotropica* **40**: 132 - 135.
- Munidas, D. T. y Toquenaga, Y.** (2010): Do pollen diets vary among adjacent bumble bee colonies? *Ecol. Res.* **25**: 639 - 646.
- Nieh, J. C.** (2009): Convergent evolution of food recruitment mechanisms in bees and wasps. En: *Organization of insect societies: from genome to sociocomplexity* (Gadau, J. y Fewell, J., eds). Harward University Press, Cambridge, pp. 266 - 288.
- O'Neill, K. M.** (2001): *Solitary wasps: behaviour and natural history*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- O'Neill, K. M. y Evans, H. E.** (1982): Patterns of prey use in four sympatric species of *Philanthus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a review of prey selection in the genus. *J. Nat. Hist.* **16**: 791 - 801.

- Polidori, C., Boesi, R., Isola, F. y Andrietti, F.** (2005): Provisioning patterns and choice of prey in the digger wasp *Cerceris arenaria* (Hymenoptera: Crabronidae): the role of prey size. *Eur. J. Entomol.* **102**: 801 - 804.
- Polidori, C., Casiraghi, M., di Lorenzo, M., Valarani y B., Andrietti, F.** (2006): Philopatry, nest choice and aggregation temporal-spatial change in the digger wasp *Cerceris arenaria* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Ethol.* **24**: 155 - 163.
- Polidori, C., Federici, M., Pesarini, C. y Andrietti, F.** (2007): Factors affecting spider prey selection by *Sceliphron* mud-dauber wasps (Hymenoptera: Sphecidae) in northern Italy. *Anim. Biol.* **57**: 11 – 28.
- Polidori, C., Gobbi, M., Chatenaud, L., Santoro, D., Montani, O. y Andrietti, F.** (2010): Taxon-biased diet preference in the ‘generalist’ beetle hunting wasp *Cerceris rubida* provides insights on the evolution of prey specialization in apoid wasps. *Biol. J. Linnean Soc.* **99**: 544 - 558.
- Polidori, C., Mendiola, P., Asís, J. D., Tormos, J., Garcia, M. D. y Selfa, J.** (2009): Predatory habits of the grasshopper-hunting wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae): diet preference, predator-prey size relationships and foraging capacity. *J. Nat. Hist.* **43**: 2985 - 3000.
- Polidori, C., Mendiola, P., Asís, J. D., Tormos, J., Selfa, J. y Andrietti, F.** (2008): Female-female attraction influences nest establishment in the digger wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae). *Anim. Behav.* **75**: 1651 - 1661.
- Polidori, C., Santoro, D., Asís, J. D. y Tormos, J.** (2011): Individual prey specialization in wasps: predator size is a weak predictor of taxonomic niche width and niche overlap. En: *Predation in the Hymenoptera: an evolutionary perspective* (Polidori, C., ed.). Transworld Research Network, Kerala, India, pp. 101 - 122.
- Quevedo, M., Svanbäck, R. y Eklöv, P.** (2009): Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology* **90**: 2263 - 2274.
- Rendell, L. y Whitehead, H.** (2001): Culture in whales and dolphins. *Behav. Brain. Sci.* **24**: 309 - 382.
- Roughgarden, J.** (1972): Evolution of niche width. *Am. Nat.* **106**: 683 - 718.
- Roughgarden, J.** (1974): Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *Am. Nat.* **108**: 429 - 442.
- Ryti, R. T. y Case, T. J.** (1984): Spatial arrangement and diet overlap between colonies of desert ants. *Oecologia* **62**: 401 - 404.

- Santoro, D., Polidori, C., Asís, J. D. y Tormos, J.** (2011): Complex interactions between components of individual prey specialization affect mechanisms of niche variation in a grasshopper hunting wasp. *J. Anim. Ecol.* **80**: 1123 - 1133.
- Shimada, M.** (1985): Niche modification and stability of competitive systems. II. Persistence of interspecific competitive systems with parasitoid wasps. *Res. Popul. Ecol.* **27**: 203 – 216.
- Stubblefield, J. W., Seger, J., Wenzel, J. W. y Heisler, M. M.** (1993): Temporal, spatial, sex-ratio, and body-size heterogeneity of prey species taken by the beewolf *Philanthus sanbornii* (Hymenoptera: Sphecidae). *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* **339**: 397 - 423.
- Svanbäck, R. y Bolnick, D. I.** (2007): Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proc. R. Soc. B.* **274**: 839 - 844.
- Svanbäck, R. y Persson, L.** (2004): Individual specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *J. Anim. Ecol.* **73**: 973 - 982.
- Toft, C. A.** (1983): Community patterns of nectivorous adult parasitoids (Diptera, Bombyliidae) on their resources. *Oecologia* **57**: 200 - 215.

CAPÍTULO 4

Patrones de variación interindividual en la dieta de *Bembix merceti* (Hymenoptera: Crabronidae): una aproximación basada en las teorías de redes.

RESUMEN

La consecución de energía es fundamental para la supervivencia de los organismos, y el estudio de los factores que modelan sus nichos tróficos ha sido el objetivo de numerosos de trabajos. Aunque tradicionalmente la dieta ha sido considerada como una propiedad de las especies o poblaciones en su conjunto, en la actualidad se sabe con seguridad que la especialización individual está extendida en el mundo animal, y que poblaciones que se comportan como generalistas que consumen un amplio rango de recursos pueden estar, a su vez, compuestas por especialistas individuales que consumen subconjuntos más pequeños del nicho de la población. Sin embargo, la especialización individual ha sido escasamente cuantificada entre las avispas. En una población de la avispa excavadora *Bembix merceti*, se estudió la variación intraespecífica con respecto al uso de recursos durante tres estaciones de vuelo consecutivas (2008, 2009 y 2010). La variación interindividual en la selección, tanto de especies de presa como de tamaños de presa, se evaluó mediante índices basados en las teorías de redes. Con respecto a las especies de presas capturadas, se observó variación interindividual en los tres años, probablemente debido a la adquisición de estrategias de caza particulares por parte de avispas individuales. Las hembras constituyeron *clusters*

dietéticos en 2009, los cuales no estuvieron organizados en función de la masa corporal de las avispas ni basados en la distancia espacial entre sus nidos. Las hembras originaron patrones anidados en 2008 y 2010, en los que las avispas más grandes consumieron una proporción más elevada del número total de especies de presa capturado por la población en su conjunto, y las especies de presa más abundantes estuvieron presentes en la dieta de un número mayor de avispas. El patrón en *checkerboard* detectado en 2009 apoya la idea de que la variación interindividual observada viene motivada por la adquisición de estrategias de caza específicas por parte de hembras individuales, ya que el desarrollo de estrategias específicas de caza podría impedir que las hembras emplearan recursos cuya manipulación requiere técnicas diferentes. En relación con la selección de tamaños de presa, de manera general también se detectó variación interindividual, la cual estuvo ausente únicamente en 2010, un hecho que pudo obedecer al incremento de la densidad poblacional observada durante ese año. La población no exhibió *clustering* en ninguno de los tres años, pero mostró sobredispersión en 2008 y 2009. Este hecho, junto con la ausencia de variación interindividual en 2010, podría indicar la afiliación de la población al *modelo de las preferencias distintas* (Svanbäck y Bolnick, 2005). El anidamiento de las hembras con respecto al tamaño de las presas estuvo ausente en los tres años.

INTRODUCCIÓN

La adquisición de energía es un requerimiento fundamental para la supervivencia y el desarrollo de los procesos vitales de los organismos, y el estudio de los factores implicados en el modelado de sus nichos tróficos ha sido, y continúa siendo, el propósito de un gran número de trabajos. Los ecólogos han llegado a la conclusión de que la dieta de un organismo es un aspecto fundamental de su nicho ecológico, y su

estudio y cuantificación son primordiales para conocer la ecología básica de una especie (Sih y Christensen, 2001).

Durante mucho tiempo se ha considerado que las especies, o poblaciones, estaban compuestas por individuos ecológicamente equivalentes, que empleaban el mismo conjunto de recursos (Bolnick *et al.*, 2002), de manera que el nicho era tratado como una propiedad de las especies, o poblaciones, en su conjunto (e.g. Colwell y Futuyma, 1971; Pielou, 1972). Así, tradicionalmente, ni los modelos de ecología de poblaciones (Grimm y Uchmański, 2002) ni los análisis de redes (e.g. May, 1973; Dunne *et al.*, 2002; Ebenman *et al.*, 2004; Brose *et al.*, 2006) han tenido en cuenta la variación entre los individuos dentro de una especie, considerándolos como idénticos.

Sin embargo, en la actualidad existe una amplia evidencia de que la especialización individual está extendida en el mundo animal, y de que las poblaciones que se comportan como generalistas que consumen un amplio rango de recursos, pueden estar a su vez compuestas por especialistas individuales que consumen pequeños subconjuntos del nicho de la población (Bolnick *et al.*, 2007). En términos generales, puede considerarse que un individuo es especialista cuando éste consume un subconjunto de recursos más estrecho que el de la población a la que pertenece, o cuando posee un nicho de forrajeo que muestra un bajo grado de solapamiento con el de su población (Bolnick *et al.*, 2002; Svanbäck y Persson, 2004).

El volumen de trabajos sobre especialización individual se ha incrementado en gran medida en los últimos años, ya que se concede una importancia cada vez mayor a la especialización individual, debido a las implicaciones que ésta puede tener sobre las dinámicas poblacionales o sobre la estabilidad, persistencia o coexistencia de las especies (Lomnicki, 1988; Kendall y Fox, 2002; Lichstein *et al.*, 2007; Okuyama, 2008; Lankau, 2009). Entre los insectos sociales, por ejemplo, se ha considerado que la

variación interindividual puede ofrecer algunas recompensas a nivel de colonia (e.g. Mattila y Seeley, 2007; Burns y Dyer, 2008; Muller y Chittka, 2008), siendo adaptativa.

La presencia de especialización individual se encuentra bien documentada en taxones tanto de animales vertebrados como invertebrados (revisiones en Bolnick, 2003 y Araújo *et al.*, 2011), pero los estudios que cuantifican dicha especialización son mucho menos abundantes. Entre los arácnidos o los insectos, dichas cuantificaciones son extremadamente escasas (e.g. Wells y Wells, 1986; Hocking *et al.*, 2007; Konuma y Chiba, 2007), y concretamente en avispas, la especialización individual se ha medido únicamente para unas 10 especies (Araújo y Gonzaga, 2007; Polidori *et al.*, 2010, 2011; Santoro *et al.*, 2011; Capítulo 3).

A pesar de la creciente lista de especies animales para las que la variación individual en el uso de recursos está siendo documentada, aún no está claro de qué manera se lleva a cabo la partición de recursos entre los miembros de una población (Araújo *et al.*, 2010). En algunos casos, esta partición sucede a través de los rasgos morfológicos diferenciales de los individuos (e.g. Svanbäck y Eklöv, 2002; Svanbäck *et al.*, 2008; Bolnick y Paull, 2009). Sin embargo, es común que estas diferencias no sean atribuibles a la morfología (Bolnick *et al.*, 2003), de manera que se han propuesto otros factores, relacionados principalmente con el aprendizaje y la estructura parcheada del medio, como causas potenciales que pueden producir especialización individual o partición de recursos entre los individuos de una población (Lewis, 1986; Prokopy *et al.*, 1989; Bolnick, 2001; Svanbäck y Persson, 2004; Sargeant *et al.*, 2005; Cook *et al.*, 2006; Polidori *et al.*, 2009, 2010; Santoro *et al.*, 2011).

Estudios previos han demostrado que el análisis de redes puede ser una herramienta potente para descubrir patrones de uso individual de recursos (Araújo *et al.*, 2008, 2010; Pires *et al.*, 2011). En el presente estudio, se analizan los patrones de

utilización de presas en una población de la avispa de la arena *Bembix merceti* Parker, 1929 (Hymenoptera: Crabronidae), desde la perspectiva de las teorías de redes. En particular, se utilizan cuatro parámetros basados en redes: la variación interindividual, el *clustering* (o agrupamiento), el anidamiento y la existencia de patrones en *checkerboard* (o tablero de ajedrez), para estudiar la partición individual de recursos en la población de estudio.

La variación interindividual mide el grado en el que difieren pares de individuos de una población (Araújo *et al.*, 2010), y su presencia puede tener consecuencias relacionadas con la competencia a nivel intraespecífico: por ejemplo, los individuos que utilizan eficientemente un recurso particular podrían ser seleccionados (Bolnick *et al.*, 2003), o la competencia podría reducirse entre los individuos de una población a través del uso de recursos diferentes (Polis, 1984; Smith, 1990; Swanson *et al.*, 2003). De hecho, varios estudios han encontrado una correlación entre el grado de especialización individual (ya sea en la utilización de recursos o del hábitat), y el grado de limitación de los recursos o la densidad poblacional (Svanbäck y Persson, 2004; Tinker, 2004; Svanbäck y Bolnick, 2007; Huss *et al.*, 2008; Frederich *et al.*, 2010).

Una población estaría organizada en *clusters* (o grupos) cuando diferentes grupos de individuos se especializan en diferentes subconjuntos de recursos, de manera que los individuos pertenecientes a un *cluster* compiten fuertemente con el resto de los miembros de ese grupo, pero muestran una competencia limitada con los individuos pertenecientes a otros grupos (Araújo *et al.*, 2008).

El anidamiento, por su parte, aparece cuando dentro de una población se encuentran tanto individuos con un nicho estrecho (individuos especialistas) como individuos con nichos amplios (individuos generalistas) (Cantor *et al.*, 2012), de manera que los recursos consumidos por los especialistas son subconjuntos ordenados y

predecibles de los recursos consumidos por los generalistas (Araújo *et al.*, 2010; Tinker *et al.*, 2012). El *modelo de las preferencias compartidas* de Svanbäck y Bolnick (2005), basado en la *ODT*, predice que dicha situación sucede cuando todos los individuos dentro de una población comparten el mismo orden de preferencias pero difieren en su predisposición para incluir en sus dietas recursos pertenecientes a las posiciones más bajas del *ranking*. Los patrones anidados parecen estar extendidos en las poblaciones naturales, apareciendo tanto a nivel interespecífico (Bascompte *et al.*, 2003; Burns, 2007; Guimarães *et al.*, 2007; Ollerton *et al.*, 2007) como intraespecífico (Araújo *et al.*, 2010; Pires *et al.*, 2011; Cantor *et al.*, 2012), en taxones tan heterogéneos como ranas, lagartos y marsupiales.

Araújo *et al.* (2010), en su trabajo con la zarigüeya *Gracilinanus microtarsus* (Wagner, 1842), proporcionó un marco para el estudio de patrones de uso individual de recursos: dichos autores propusieron cuatro situaciones diferentes en las que las poblaciones naturales pueden clasificarse en función de sus niveles de variación interindividual, *clustering* y anidamiento: (a) un solapamiento considerable entre los nichos individuales y el de la población (ausencia de variación interindividual); (b) existencia de individuos generalistas y especialistas, de manera que las dietas de los especialistas se encuentran anidadas dentro de las dietas de los generalistas; (c) solapamiento limitado entre pares de individuos y entre los individuos y la población (dietas sobredispersas); y (d) existencia de *clusters*, compuestos por individuos que emplean subconjuntos del nicho de la población.

Adicionalmente, podrían emerger patrones anti-anidados si el anidamiento es más bajo de lo esperado por azar (Ulrich, 2004), como sucede en los patrones en *checkerboard*, en los cuales existen pares de especies que nunca co-ocurren (Diamond, 1975).

El objetivo del presente estudio es obtener información acerca de los mecanismos que subyacen bajo los patrones observados en el uso individual de recursos en *B. merceti*, a través de la utilización de índices basados en teorías de redes. En particular, se proponen como objetivos los siguientes: (1) investigar si en la población estudiada existe variación interindividual, así como si permanece constante a lo largo de los años, en relación con la partición de las especies de presas, así como de los tamaños de presas; (2) detectar cuáles de los cuatro patrones de partición de recursos propuestos por Araújo *et al.* (2010) están teniendo lugar en la población estudiada, asignándola a uno de ellos; y (3) desvelar las causas últimas que podrían explicar la presencia/ausencia de variación interindividual y/o la presencia de patrones específicos de partición de recursos.

El estudio de la variación en el uso de recursos a nivel intraespecífico en el marco de las teorías de redes constituye una aproximación relativamente inexplorada, ya que únicamente unos pocos trabajos (e.g. Araújo *et al.*, 2008, 2010; Dupont *et al.*, 2011; Pires *et al.*, 2011) han abordado la utilización de recursos en este contexto; además, en el caso de los himenópteros, los estudios en relación con ello son incluso más escasos, de manera que existe únicamente otro trabajo al respecto (Polidori *et al.*, 2013).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sujetos y lugar de estudio

Bembix merceti es una especie de avispa solitaria que lleva a cabo un aprovisionamiento de tipo progresivo, cuyas hembras capturan adultos de diferentes especies de dípteros para alimentar a sus larvas. Su distribución es bastante restringida, habiendo sido citada únicamente en la Península Ibérica (Evans y O'Neill, 2007). Los nidos son unicelulares, y se establecen en agregaciones pequeñas o difusas en suelos

arenosos (Asís *et al.*, 2004). El estudio fue llevado a cabo en julio-agosto de 2008, 2009 y 2010, en una antigua parcela en barbecho con suelo arenoso que constaba de unos 700 m², en las proximidades de Almarail (Soria). En algún momento entre las estaciones de nidificación de 2008 y 2009 se colocó una valla atravesando una parte del área en la que las hembras nidificaban. Para la instalación de la misma, el estrato superior del suelo fue excavado, probablemente destruyendo una proporción de los capullos de los que los adultos habrían emergido durante los meses siguientes, y/o cambiando la compacidad del suelo. Los nidos se marcaron individualmente a medida que fueron descubiertos, utilizando un palo con puntos de colores colocado cerca de la entrada, y sus coordenadas se registraron en un sistema cartesiano (ver Polidori *et al.*, 2008). Las distancias entre nidos se calcularon mediante el teorema de Pitágoras.

Avispas, dípteros-presa y dípteros ambientales

Un total de 136 hembras de *B. merceti* fueron marcadas individualmente a lo largo de los tres años de estudio (71 en 2008, 43 en 2009 y 22 en 2010), con combinaciones únicas de tres puntos de color sobre el tórax, empleando rotuladores con tintas de secado rápido (pinturas con base acuosa) (Asís *et al.*, 2004; Ballesteros *et al.*, 2012). Sin embargo, únicamente fueron incluidas en los análisis aquellas para las que estaba disponible un número mínimo de 4 presas (10 hembras en 2008, 14 en 2009 y 12 en 2010), para evitar potenciales problemas estadísticos derivados de tamaños muestrales bajos (Santoro *et al.*, 2011). Un total de 153 (año 2008), 176 (2009) y 141 (2010) dípteros presa, pertenecientes a las 36 hembras seleccionadas, fueron analizados. Las presas se identificaron, siempre que fue posible, hasta el nivel de especie; en caso contrario, se determinaron hasta familia y se agruparon en morfoespecies.

Se evaluó la disponibilidad de presas en las inmediaciones del área de nidificación. Para ello, se recogieron muestras de dípteros durante 5 minutos con una

manga entomológica, una vez cada hora entre las 11:00-18:00 (GMT + 2), durante 12-16 días, en 2008, 2009 y 2010. El muestreo era llevado a cabo caminando desde el centro del área hacia la periferia (~ 300 m), en diferentes direcciones (sectores de aproximadamente 45°) seleccionadas al azar para cada muestra. Los dípteros fueron identificados *in situ* hasta especie/morfoespecie, pesados en una balanza Ohaus Scout Pro ($\pm 0,001$ g) y posteriormente liberados. Un total de 779 moscas del entorno, pertenecientes a 51 especies, fueron recogidas.

Cálculos basados en redes

Se valoró la segregación individual en el uso de taxones de presas (i.e. especies o morfoespecies de presa), así como en el uso de tamaños de presa (i.e. masa corporal), en cada uno de los tres años (2008, 2009 y 2010). Para el análisis de los tamaños, la muestra total de presas fue dividida en 6 categorías discretas de tamaño (1-9, 10-14, 15-19, 20-30, 31-40 y ≥ 41 mg), tratando de distribuir homogéneamente las frecuencias de cada clase de tamaño.

Variación interindividual

Para detectar la posible existencia de variación interindividual, se calculó el índice E (Araújo *et al.*, 2008). E se basa en el grado general de solapamiento por pares de la red (O):

$$O = \sum w_{ij}$$

en el que w_{ij} representa el solapamiento por pares entre los individuos i y j :

$$w_{ij} = 1 - 0,5 \sum_{k=1}^K |p_{ik} - p_{jk}|$$

donde p_{ik} es la frecuencia de la categoría k en la dieta del individuo i , y p_{jk} es la frecuencia de la categoría k en la dieta del individuo j . A partir de O , la medida de variación interindividual de nicho $\check{O}$ es definida como:

$$\check{O} = \frac{O}{n(n-1)} = 2O/n(n-1)$$

donde n es el número de nodos (i.e. individuos) en la red, y restada de 1 para obtener el índice E , más intuitivo:

$$E = 1 - \check{O}$$

E varía entre 0 (cuando las dietas entre los individuos son similares) y 1 (para una variación interindividual máxima) (Araújo *et al.*, 2010). Los valores empíricos de E fueron comparados con los originados a partir de un modelo nulo construido con 10.000 repeticiones, en las que a cada individuo le era re-asignado aleatoriamente el mismo número de presas que había capturado, mediante un procedimiento de Monte Carlo, de manera que se consideraba que existía variación interindividual significativa si el valor observado de E era más alto que el 95% de los valores nulos de E (Guimarães y Araújo, 2007).

Clustering

La posible presencia de *clustering* se analizó mediante el índice C_{ws} para el grado relativo de *clustering* (Araújo *et al.*, 2008):

$$C_{ws} = \frac{(C_w - \check{O})}{(C_w + \check{O})}$$

donde C_w es el coeficiente ponderado de *clustering* de la red. C_{ws} toma valores entre -1 (indicando entonces dietas individuales sobredispersas) y +1 (en el caso de *clustering* máximo). Un modelo nulo similar al realizado para la variación interindividual se generó para el *clustering* (también con 10.000 repeticiones). En este caso, se trata de un

test de dos colas, de manera que existe *clustering* significativo si el valor empírico de C_{ws} es más elevado que el 97,5% de los valores generados por el modelo nulo ($C_{ws} > 0$), y sobredispersión significativa si el valor empírico se encuentra por debajo del 97,5% de los mismos ($C_{ws} < 0$) (Araújo *et al.*, 2010).

El cálculo de la variación interindividual y del *clustering*, así como de los modelos nulos para ambos, fueron realizados con el programa Dieta1 (Guimarães y Araújo, 2007). Dieta1 también exporta matrices que pueden ser empleadas para dibujar redes en programas específicos. Para visualizar la distribución de la dieta de los individuos a partir de las matrices binarias (debido a que éstas pueden ser utilizadas para determinar la afiliación de los individuos a diferentes *clusters*, Guimarães y Araújo, 2007) calculadas en Dieta1 se utilizó el software gratuito Pajek (Batagelj y Mrvar, 1998).

Anidamiento y anti-anidamiento

Para medir el anidamiento se empleó la métrica *NODF* (*Nestedness based on Paired Overlap* (PO) and *Decreasing Fill* (DF)) (Almeida-Neto *et al.*, 2008). En una matriz con m filas y n columnas, donde la fila i se encuentra posicionada más elevada que la fila j , y la columna k situada a la izquierda con respecto a la columna l , y donde MT hace referencia a los totales marginales para cada columna o fila, en la comparación de un par de filas i y j , DF_{ij} sería igual a 100 si $MT_j < MT_i$, y equivaldría a 0 si $MT_j \geq MT_i$. Puede seguirse el mismo razonamiento para los pares de columnas (DF_{kl} sería igual a 100 si $MT_l < MT_k$, y equivaldría a 0 si $MT_l \geq MT_k$). PO_{ij} se calcula como el porcentaje de 1s en una fila j localizados en las mismas columnas que aquellos pertenecientes a la fila i , y un cálculo similar puede hacerse para las columnas (donde PO_{kl} equivale al porcentaje de 1s en una columna l situados en la misma fila que los 1s observados en la columna k). A partir de aquí puede obtenerse un grado de anidamiento

por pares (N_{paired}): si DF_{paired} toma el valor de 0, entonces N_{paired} también tomará el valor de 0; si DF_{paired} equivale a 100, entonces N_{paired} será igual a PO. A continuación, el grado de anidamiento se calcula como:

$$NODF = \frac{\sum N_{\text{pareado}}}{\left[\frac{n(n-1)}{2} \right] + \left[\frac{m(m-1)}{2} \right]}$$

$NODF$ varía entre 0 (para una ausencia de anidamiento) y 100 (indicando máximo anidamiento). Los valores experimentales de $NODF$ fueron testados con un modelo nulo (modelo CE) construido con 10.000 reinicios, en el cual la probabilidad de que un individuo i capture una presa j se calcula como:

$$p_{ij} = \left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{R} \right) / 2$$

donde P_i es el número de recursos diferentes consumidos por el individuo i , y P_j es el número de individuos que consumen el tipo de presa j ; C es el número de tipos de presa diferentes, y R es el número de individuos. Puede considerarse que existe anidamiento si el valor empírico de $NODF$ es más elevado que el 95% de los valores nulos (Araújo *et al.*, 2010). Se utilizó CE porque es el modelo nulo biológicamente más realista incluido en el programa, y el que posee errores de tipo I más reducidos (Nielsen y Bascompte, 2007; Ulrich *et al.*, 2009; Meskens *et al.*, 2011), así como para seguir el precedente de Araújo *et al.* (2010). Tanto $NODF$ como los modelos nulos se calcularon en ANINHADO 3.0 (Guimarães y Guimarães, 2006).

Cuando se combinan, E , C_{ws} y $NODF$ pueden constituir una potente herramienta para estudiar la distribución de recursos entre los individuos de una población, debido a que proporcionan información que hace posible la identificación de los diferentes patrones descritos por Araújo *et al.* (2010): (a) ausencia de variación en la dieta, cuando E y C_{ws} tienden a 0 (en este caso, se espera que $NODF$ tome un valor al azar); (b)

presencia de individuos generalistas y especialistas en la población, de manera que las dietas de los especialistas son subconjuntos ordenados y predecibles de las dietas de los generalistas, cuando E tiende a 1 pero C_{ws} tiende a 0 (se espera que $NODF$ se aproxime a 100); (c) dietas sobredispersas, debidas a una variación continua en la dieta, cuando E tiende a 1, pero C_{ws} tiende a -1 (en cuyo caso $NODF$ debería acercarse a 0); y (d) variación discreta de la dieta (i.e. los individuos constituyen *clusters*) si E tiende a 1 y C_{ws} a +1 (se espera que $NODF$ se aproxime a 0).

Para la detección de patrones en *checkerboard*, se empleó el programa NODF 2.0 (Almeida-Neto y Ulrich, 2011) para calcular la métrica de co-ocurrencia *C-Score* (Stone y Roberts, 1990), que mide la co-ocurrencia media entre pares de especies:

$$C = \sum \sum C_{ij} / P$$

donde P es igual al número de pares de especies, y M es el número de especies:

$$P = M(M - 1)/2$$

y

$$C_{ij} = (r_i - S_{ij})(r_j - S_{ij})$$

donde S_{ij} es el número de co-ocurrencias de especies de presa que comparten dos hembras, r_i es la suma de 1s de la fila i , y r_j es la suma de 1s de la fila j . Para la obtención de los P -valores del índice *C-Score* los valores empíricos fueron comparados con un modelo nulo construido a partir de 10.000 repeticiones. La métrica varía entre 0 y 1, donde 0 indica ausencia de *checkerboarders* (pares de especies que no co-ocurren), y 1 denota un patrón en *checkerboard* perfecto.

Análisis adicionales

Para testar la posibilidad de que los *clusters* dietéticos estuvieran basados en la simultaneidad en el tiempo de las avispas pertenecientes a cada *cluster*, a cada presa

capturada por las avispas en 2009 le fue asignado un número correspondiente al día de captura (el cual varió entre 1, para las capturas llevadas a cabo durante el primer día de observación, y 17 para las capturas efectuadas el último día); posteriormente, se calculó el valor medio de las fechas de captura de presas para cada una de las hembras, y se realizó un ANOVA (con un test post-hoc HSD de Tukey para llevar a cabo comparaciones por pares) para testar las posibles diferencias existentes entre los valores de las avispas de los tres grupos, de manera que diferencias significativas entre *clusters* indicarían que las capturas fueron realizadas en momentos diferentes de la estación de nidificación (y que, por lo tanto, las avispas se encontraban activas en momentos diferentes de la misma). También se emplearon ANOVAs para analizar si la masa corporal de las hembras de los diferentes *clusters*, o bien la masa de las presas capturadas por las hembras de diferentes *clusters*, podrían explicar la agregación de las hembras en *clusters* dietéticos (con tests post-hoc HSD de Tukey para las comparaciones por pares); así como para testar la posibilidad de que las masas de las diferentes presas pudieran ser inferidas en función de la especie a la que éstas pertenecían (sólo fueron incluidas aquellas especies capturadas por las avispas).

Para analizar la posibilidad de que los pares de especies que nunca co-ocurren tuvieran masas corporales extremadamente diferentes, de manera que la elección de un tamaño de presa determinado habría implicado necesariamente el rechazo de otras especies de presa de diferente tamaño, se calculó la diferencia entre las masas corporales medias de todos los pares de especies de presa, y posteriormente los valores de las diferencias entre las especies que co-ocurrían fueron comparados con los valores de la diferencia entre los pares de especies que nunca co-ocurrían, utilizando un test *t* de Student. También se utilizó un test *t* de Student para comparar las distancias medias

entre los pares de nidos que pertenecen al mismo *cluster*, con las distancias medias entre los pares que pertenecen a *clusters* diferentes.

Para valorar si el porcentaje de recursos empleados por las hembras individuales (considerando como 100% el número total de especies de presa o de categorías de tamaño capturadas por la población en su conjunto en cada año) se encontraba relacionado con la masa corporal de la hembra se emplearon regresiones lineales.

Para analizar si el número de avispa que depredan sobre una especie de presa o rango de tamaño particular dependía de su disponibilidad en los alrededores, y también para buscar una correlación entre el número de especies de presa con las que una determinada especie de presa nunca es capturada por las hembras, y la disponibilidad ambiental de esa especie de presa, se emplearon tests de correlación de Pearson.

Para estudiar si el nivel de especialización de las hembras varió a través de los nidos consecutivos, se comparó el porcentaje de especies de presa o de grupos de tamaño (considerando como el 100% el número total de especies de presa o de categorías de tamaño capturadas por la población en su conjunto en cada año) capturados por cada hembra para su primer y su último nido, con tests *t* de Student pareados .

La disponibilidad de especies de dípteros para cada año fue transformada en su logaritmo neperiano, y las distancias entre nidos transformadas en su raíz cuadrada, para lograr la distribución normal de los datos.

Todos los cálculos fueron realizados con el software XlStat 2012 (Addinsoft).

RESULTADOS

Variación interindividual y *clustering*

En relación con el tipo de presas consumido, el índice E de variación interindividual tomó valores significativos en los tres años (2008, 2009 and 2010). La existencia de *clustering* significativo fue detectada únicamente en 2009 (Tabla 1-1), cuando las hembras se concentraron en tres grupos (Fig. 1-a). Tras mapear las presas sobre los grupos, puede afirmarse que el Grupo_1 se caracteriza por la captura simultánea de *Amictus variegatus* (Meigen in Walzl, 1835) y *Systoechus gradatus* (Wiedemann in Meigen, 1820), y por la ausencia de capturas de la especie *Sphaerophoria scripta* (Linnaeus, 1758), por parte de todas las hembras. El Grupo_2 es más diverso, y aglutina a hembras que capturan la especie de *Odontomyia* Meigen, 1803 presente en el medio, más *S. scripta*; o bien *S. scripta* más una o varias de las siguientes especies: Miltogramminae (II), Tachinidae_no_identificado (I), *Eupeodes corollae* (Fabricius, 1794), o una especie de *Peleteria* Robineau-Desvoidy, 1830, ninguna de las cuales están presentes en el resto de los grupos. En el Grupo_2, *S. scripta* no representa, necesariamente, un gran porcentaje de las capturas, variando entre el 22-70% de las capturas de las hembras individuales. El Grupo_3, por su parte, se caracteriza por la predominancia de *S. scripta* (más del 50% de las capturas para cada hembra individual), más una de las siguientes especies: *Bombylisoma croaticum* (Kertész, 1901), Miltogramminae (I) o Tachinidae_no_identificado (II), ninguna de las cuales aparece en los otros dos grupos. El peso medio de las avispas no fue significativamente diferente entre los distintos grupos (ANOVA, $F_{2,11} = 0,139$, $R^2_{adj.} = -0,153$, $P = 0,872$) (Tabla 2). Las distancias medias entre los nidos de las hembras pertenecientes a un mismo *cluster* no fueron diferentes de aquellas observadas entre los nidos de hembras pertenecientes a diferentes *clusters* (t de Student, $t_{64} = -0,266$, $P = 0,791$) (Tabla 2). Las hembras de los

tres *clusters* capturaron presas con diferentes masas corporales (ANOVA, $F_{2,174} = 4,995$, $R^2_{\text{adj.}} = 0,043$, $P = 0,008$) (Tabla 2), aunque el test post-hoc HSD de Tukey para las comparaciones por pares entre los grupos reveló que las diferencias aparecían únicamente entre el Grupo_1 y el Grupo_3. Los *clusters* dietéticos no se organizaron en función de la simultaneidad temporal de sus hembras (ANOVA, $F_{2,12} = 0,760$, $R^2_{\text{adj.}} = 0,036$, $P = 0,489$).

Tabla 1. Valores y probabilidad asociada de E , valores experimentales de C_{ws} , e intervalos de confianza (97,5%) para C_{ws} , para las especies capturadas (1-1), así como para los grupos de tamaño de presas (1-2). Se resaltan en negrita los valores significativos.

Población	Especies (Tabla 1-1)				Grupos de tamaño (Tabla 1-2)			
	E	$P (E)$	C_{ws}	97,5% IC (C_{ws})	E	$P (E)$	C_{ws}	97,5% IC (C_{ws})
2008	0,772	0	0,099	0,061 - 0,179	0,648	0,016	0	0,074 - 0,190
2009	0,762	0	0,182	0,034 - 0,139	0,6	0	-0,038	0,024 - 0,107
2010	0,672	< 0,001	0,102	0,027 - 0,144	0,452	0,742	0,057	0,023 - 0,108

Tabla 2. Masas medias ($\pm$ SD) de las avispas y presas para los tres *clusters* observados en 2009 para las especies de presa consumidas, junto con las distancias medias entre los nidos en 2009.

	Masa media avispas (mg)	Masa media presas (mg)	Distancia entre nidos (cm)	
Grupo_1	92,333 $\pm$ 7,767	19,548 $\pm$ 17,359	intra-grupo=	inter-grupo=
Grupo_2	98,625 $\pm$ 20,206	15,973 $\pm$ 12,682	33,204 $\pm$	34,303 $\pm$
Grupo_3	97,333 $\pm$ 15,044	12,236 $\pm$ 4,065	16,051	15,147

Figura 1. Representación espacial de las hembras de 2009 realizada en Pajek (Batagelj y Mrvar, 1999). **a.** Para la población real: tres *clusters* (elipses) son visibles, en función de la similitud o disimilitud de las capturas entre los individuos. **b.** Para una población hipotética del mismo tamaño muestral: se muestra una red aleatoria creada por Pajek, la cual exhibe un grado menor de *clustering*.

En relación con el tamaño de las presas consumidas, *E* mostró valores significativos en 2008 y 2009, mientras que dicha variación estuvo ausente en 2010. Ninguno de los grupos presentó *clustering*, y, adicionalmente, la población mostró, en 2008 y 2009, una tendencia significativa de C_{ws} hacia -1 (Tabla 1-2), sugiriendo un patrón sobredisperso de variación interindividual.

Patrones anidados y en *checkerboard*

Se halló anidamiento para las especies de presa consumidas en 2008 y 2010, aunque no en 2009 (Tabla 3-1); por otro lado, no se observaron patrones anidados para el tamaño de las presas en ninguno de los años (Tabla 3-2).

NODF 2.0 detectó valores de *C-Score* mayores que los esperados por azar en 2009, tanto para las especies como para los grupos de tamaño de las presas (Tablas 3-1 y 3-2).

Tabla 3. Valores experimentales de *NODF* con sus *P*-valores asociados, y valores de *C-Score* con sus *P*-valores y sus intervalos de confianza, para las especies capturadas (3-1), así como para los grupos de tamaño (3-2) para cada año.

Población	Especies (Tabla 3-1)						Grupos de tamaño (Tabla 3-2)					
	<i>NODF</i>	<i>P</i> (<i>NODF</i>)	<i>C-Score</i>	<i>P</i> (<i>C-Score</i>)	97.5% IC (<i>C-Score</i>)		<i>NODF</i>	<i>P</i> (<i>NODF</i>)	<i>C-Score</i>	<i>P</i> (<i>C-Score</i>)	97.5% IC (<i>C-Score</i>)	
2008	42,80	0,010	0,045	0,267	0,018 - 0,062		68,69	0,080	0,025	0,324	0,005 - 0,073	
2009	29,15	0,110	0,048	0,003	0,014 - 0,041		63,47	0,980	0,067	0,012	0,006 - 0,061	
2010	30,11	0,020	0,030	0,061	0,008 - 0,033		65,87	0,150	0,036	0,477	0,514 - 0,077	

La masa de las avispas fue un factor que explicó el porcentaje de especies de presa que captura una avispa (tomando como 100% el número total de especies de presa capturado por la población en cada año) (regresión lineal, $R^2_{\text{adj.}} = 0,229$, $F_{1,20} = 7,220$, $P = 0,014$), de manera que las hembras más grandes capturaron un porcentaje más elevado de especies de presa; sin embargo, la masa corporal de la avispa no estuvo relacionada con el porcentaje de categorías de tamaño de presa consumidas (regresión lineal, $R^2_{\text{adj.}} = 0,004$, $F_{1,20} = 1,087$, $P = 0,309$), de manera que las hembras más grandes no capturaron más o menos categorías de tamaño de presas que las pequeñas. El número de avispas que depreda sobre un determinado tipo de presa se encuentra correlacionado positivamente con la disponibilidad ambiental de esa especie de presa (Pearson, en 2008: $r = 0,867$, $P < 0,0001$, $N = 15$; en 2010: $r = 0,738$, $P = 0,0005$, $N = 18$). La

comparación de los porcentajes de especies de presas capturados por hembras individuales para su primer y último nido no mostró diferencias significativas (test t pareado, $t_7 = -0,179$, $P = 0,470$). El número de especies de presa con las que una determinada especie de presa nunca aparece dentro del *pool* de una avispa (Fig. 2) varía inversamente con la disponibilidad ambiental de esa especie de presa (Pearson, $r = -0,631$, $P = 0,009$, $N = 16$). Las únicas categorías de tamaño que nunca aparecieron de manera simultánea fueron las de 1-9 y 31-40 mg. No existieron diferencias entre las diferencias de masa de las presas que nunca co-ocurrieron y las que co-ocurrieron al menos una vez ($t_{118} = 0,242$, $P = 0,809$).

Los resultados sugieren una fuerte relación entre la masa de una presa y la especie a la que ésta pertenece (ANOVA, $F_{28,1212} = 110,312$, $R^2_{adj.} = 0,712$, $P < 0,0001$).

Figura 2. Lista de especies que no co-ocurrieron en ninguna ocasión (celdas negras), o que co-ocurrieron en al menos una ocasión (celdas blancas). SpSc= *Sphaerophoria scripta*; Odo= *Odontomyia* sp.; SysG= *Systoechus gradatus*; AmVa= *Amictus variegatus*; UsAe= *Usia aenea*; HeVe= *Hemipenthes velutinus*; StLu= *Stomorphina lunata*; Pel= *Peleteria* sp.; ViHo= *Villa hottentotta*; Mi(II)= Miltogramminae (II); UTa(I)= Tachinidae_no_identificado (I); ChAr= *Chrysotoxum arcuatum*; UTa(II)= Tachinidae_no_identificado (II); BoCr= *Bombylisoma croaticum*; EupC= *Eupeodes corollae*.

DISCUSIÓN

Variación interindividual

Se ha demostrado que la especialización individual se encuentra extendida entre las poblaciones animales (revisiones en Bolnick *et al.*, 2003 y Araújo *et al.*, 2011), de manera que aparece en la naturaleza mucho más comúnmente de lo que tradicionalmente se creía. La presencia de variación interindividual ha sido el patrón general observado en todos los años en la población estudiada, en relación tanto con las especies de presa, como con los tamaños de las presas cazadas, y únicamente la ausencia de especialización en los tamaños de las presas capturadas en 2010 se desvía del patrón común de *E* significativo experimentado durante los tres años. Este comportamiento diferente de las hembras de 2010 con respecto a los tamaños de presa podría estar relacionado con el aumento de la densidad poblacional observado durante ese año, que se incrementó notablemente con respecto a los años anteriores (Capítulo 5), un resultado que estaría en consonancia con las predicciones de la *Teoría del Forrajeo Óptimo (ODT)*, la cual establece la existencia de individuos especialistas en condiciones de abundancia de recursos, pero una ampliación de los nichos individuales cuando los recursos son escasos (Emlen, 1966; MacArthur y Pianka, 1966; Pulliam, 1974), de manera que los individuos se volverían más oportunistas (e.g. Kunin e Iwasa, 1996; Fontaine *et al.*, 2008). Existen evidencias de que un aumento de la densidad poblacional puede acentuar la competencia intraespecífica o producir la escasez de los recursos disponibles para la población, de manera que en algunas ocasiones la densidad poblacional ha sido incluso considerada como un *proxy* para la competencia por los recursos (Svanbäck y Persson, 2004, 2009; Svanbäck *et al.*, 2008; Frederick *et al.*, 2010). Adicionalmente, el consumo de recursos de una forma no aleatoria puede tener impactos específicos sobre las poblaciones de presas (Paine, 1966; Sih *et al.*, 2005). En

el presente estudio, el patrón exhibido por las avispas en relación con los grupos de tamaño consumidos parece seguir el *modelo de las preferencias distintas* (Svanbäck y Bolnick, 2005): aunque existía sobredispersión cuando las densidades poblacionales eran bajas (años 2008 y 2009), los tamaños de presa predilectos para cada hembra pudieron haberse tornado difíciles de encontrar cuando la densidad fue más elevada, de manera que rápidamente todas las hembras de la población en 2010 podrían haber empezado a compartir sus nichos individuales de tamaño de presas, causando la desaparición de la variación interindividual.

Varios factores potenciales han sido propuestos como causas que intervienen en la partición de recursos entre los individuos de una población. Entre ellos se han sugerido la morfología (Pfennig, 1992; Svanbäck y Eklöv, 2002; Svanbäck *et al.*, 2008; Bolnick y Paull, 2009), la experiencia previa del forrajeador (Prokopy *et al.*, 1989; Hughes y O'Brien, 2001), la estructura parcheada del medio o el uso consistente de estrategias de forrajeo individuales, incluyendo preferencias por determinadas localizaciones de forrajeo (Durell, 2000; Eltz *et al.*, 2001; Davoren *et al.*, 2003; Estes *et al.*, 2003; Cook *et al.*, 2006; Tinker *et al.*, 2007; Woo *et al.*, 2008; Darimont *et al.*, 2009; Polidori *et al.*, 2009, 2010; Santoro *et al.*, 2011), limitaciones neurológicas relacionadas con el aprendizaje o con el procesamiento de información, que hacen ineficiente tener más de uno, o unos pocos, tipos de presa como objetivos (Werner *et al.*, 1981; Courtney, 1983; Persson, 1985; Lewis, 1986; Werner y Sherry, 1987; Bernays y Funk, 1999; Estes *et al.*, 2003; Araújo *et al.*, 2010), estrategias especializadas de rara ocurrencia que son favorecidas en un contexto frecuencia-dependiente (Partridge y Green, 1985; Beauchamp *et al.*, 1997; Estes *et al.*, 2003), la transmisión cultural o el aprendizaje social de comportamientos forrajeadores (Werner y Sherry, 1987; Rendell y Whitehead, 2001; Estes *et al.*, 2003; Sargeant *et al.*, 2005; Hunt y Gray, 2007; Mann *et*

al., 2008; Sargeant y Mann, 2009; Torres y Read, 2009), y características relacionadas con los atributos de las presas (pistas químicas o movilidad de las presas, Polidori *et al.*, 2013; Capítulo 2). Para la población estudiada de *B. merceti*, podría ser la adquisición de estrategias individuales de caza por parte de avispa individuales lo que cause la variación interindividual con respecto a las especies de presa (ver más abajo). Estas estrategias pueden incluir el uso de diferentes parches de caza o la fidelidad a áreas de forrajeo particulares (Durell, 2000; Eltz *et al.*, 2001; Davoren *et al.*, 2003; Darimont *et al.*, 2009; Polidori *et al.*, 2009; Santoro *et al.*, 2011), el empleo de diferentes técnicas (Torres y Read, 2009), hora del día (Cook *et al.*, 2006), o características de las presas objetivo (Polidori *et al.*, 2013; Capítulo 2), entre otros. Sea cual sea el mecanismo que conduce a la especialización, se han identificado ventajas relacionadas con el forrajeo o con la reproducción asociadas a comportamientos especializados (Cunningham y Hughes, 1984; Laverly y Plowright, 1988; Voslamber *et al.*, 1995; Golet *et al.*, 2000; Katzner *et al.*, 2005; Araújo y Gonzaga, 2007; Finke *et al.*, 2008; pero ver Woo *et al.*, 2008), siendo particularmente importante la reducción del tiempo requerido para procesar una unidad de la fuente de alimento a medida que se suceden los eventos de captura o manipulación de ese recurso particular (Heinrich, 1979; Muller, 1996; Punzo, 2005). Esto indica que una fidelidad hacia las fuentes de alimento podría ser ventajosa, ventaja que puede ser reforzada, adicionalmente, por un potencial ahorro de energía y tiempo en el caso de que los recursos similares se encuentren agrupados en el espacio (Ackermann y Doebeli, 2004).

Partición de recursos dentro de la población: especies de presa

En relación con las especies de presa consumidas, se detectó un patrón anidado en 2008 y 2010. Este tipo de patrón es común en redes naturales (Wright *et al.*, 1998), y ha sido observado en una gran variedad de taxones animales a nivel intraespecífico (e.g.

Araújo *et al.*, 2010; Pires *et al.*, 2011; Cantor *et al.*, 2012). El anidamiento en el consumo de presas puede esperarse cuando en una población están presentes dos características: (a) cuando la población está compuesta de individuos generalistas y especialistas, y (b) cuando la variedad de presas capturadas por los individuos especialistas son subconjuntos ordenados de la variedad capturada por los generalistas (Araújo *et al.*, 2010). En relación con el primero de los requerimientos, (a), la cuestión reside en valorar por qué razón algunos individuos se comportan como especialistas mientras que otros actúan como generalistas. La edad de la hembra ha sido considerada como un factor que puede influir sobre el nivel de especialización, de manera que las hembras jóvenes serían generalistas, pero aumentarían su nivel de especialización a medida que pasa el tiempo (Cook *et al.*, 2006). En este punto, podría ser de interés valorar si el patrón anidado observado en la población de estudio estaba causado por la coexistencia de hembras mayores y jóvenes dentro de la población, de manera que las jóvenes podrían estar comportándose como generalistas y las mayores como especialistas. Sin embargo, el porcentaje medio de especies de presa capturado por las hembras para su primer nido (tomando como 100% el número total de especies de presa capturadas por la población en su conjunto para cada año) no difirió del porcentaje capturado para aprovisionar su último nido (aunque es necesario tener en cuenta que se consideraron el primer y el último nido observados, los cuales pudieron no corresponder al primer y último nido realmente aprovisionados por las avispas). De manera alternativa, otros estudios han explicado el anidamiento dentro de una población a través de la presencia de individuos dominantes (los cuales utilizarían los recursos óptimos) y subordinados (que consumirían los recursos subóptimos) (Goss-Custard y Durell, 1998). Sin embargo, en *B. merceti* no se ha observado, en investigaciones previas, la presencia de jerarquía; no obstante, la diferencia de tamaño entre las

hembras, si bien no es estrictamente una jerarquía, podría imponer preferencias o limitaciones a la hora de cazar los diferentes tipos de dípteros (e.g. Gwynne y Dodson, 1983; Polidori *et al.*, 2005, 2010; Santoro *et al.*, 2011; Capítulo 1). De acuerdo con ello, los resultados presentes indican la existencia de una correlación significativa entre la masa de la avispa y el porcentaje de especies de presas diferentes capturadas por la misma (al igual que en el caso anterior, tomando como 100% el número total de especies capturadas por la población en su conjunto en un determinado año). En otras palabras, las hembras más grandes serían más generalistas, debido a que son capaces de poner en práctica una cantidad elevada de estrategias de caza diferentes, mientras que las hembras más pequeñas se comportarían como especialistas, de manera que su número de estrategias estaría presumiblemente limitado a aquellas necesarias para la captura de especies de presa pequeñas. Esta explicación tiene sentido, puesto que en el presente estudio se ha observado que la especie de díptero tiene un efecto sobre la masa del mismo, de manera que esto significaría que las hembras más grandes tienen acceso a un número de tamaños (y consecuentemente, a un número de especies) de presa más alto.

En adición a la presencia de individuos tanto generalistas como especialistas, un patrón anidado en una red se caracteriza también porque las dietas de los especialistas son subconjuntos ordenados y predecibles de las dietas de los generalistas (segundo requerimiento, (b)). La pregunta, en este caso, es por qué algunas especies de presa son capturadas por un mayor número de avispas (estando presentes en la dieta de generalistas y especialistas), mientras que otras son capturadas por un menor número de ellas (de manera que están presentes únicamente en la dieta de los generalistas). En la presente investigación se encontró una correlación entre el número de avispas que captura cada especie de presa, y la disponibilidad de los tipos de presa; así, las distintas

especies de presa serán capturadas por un mayor número de avispas a medida que dichas especies sean más abundantes. Tinker *et al.* (2009) sugirieron que las especies de presa que cumplen con los requisitos de ser rentables y fáciles de capturar, serán capturadas por todos los individuos. En el presente estudio, puede considerarse que la definición de “presa rentable y fácil de capturar” encaja con las presas más abundantes, debido a que el número de encuentros con ellas será, únicamente por azar, teóricamente más elevado, y aunque un porcentaje de los encuentros probablemente resultará en un ataque no exitoso, en términos generales una elevada abundancia en el medio ambiente facilitará la captura de determinadas especies (siempre y cuando su tamaño no exceda la capacidad máxima que una avispa puede levantar, ver Marden, 1987; Capítulo 1). En el presente estudio, el anidamiento observado parece no ser concordante con el *modelo de las preferencias compartidas* de Svanbäck y Bolnick (2005), debido a que ha sido observado anidamiento tanto en el caso de bajas como de altas densidades poblacionales. Como ha sido remarcado anteriormente, podría ser, por el contrario, el producto de la adquisición de un mayor o menor número de estrategias de caza diferentes por parte de hembras de distintos tamaños corporales, lo que produzca el anidamiento.

En 2009, la población se desvía del patrón generalizado de anidamiento, dando lugar a una organización en *clusters*. Este patrón diferente podría ser el resultado de la perturbación sucedida en el área en relación con la colocación de una valla (ver Materiales y Métodos), que pudo haber causado una alteración lo suficientemente importante como para afectar a los patrones de depredación de las avispas de la población en 2009. En dicho año son visibles tres *clusters*, cada uno de ellos caracterizado por la presencia o la ausencia, o la captura en diferentes proporciones, de distintas presas por parte de las hembras que constituyen cada uno de ellos. Esta

diferenciación en tres *clusters* no fue explicada ni por una diferencia entre las masas corporales de las hembras de los tres grupos (lo cual podría crear una separación por tamaños de presa, que a su vez podría implicar una separación por especies de presa), ni por una localización cercana de los nidos de las hembras de cada *cluster*, ya que la proximidad espacial no es un factor que explique la pertenencia a uno de los *clusters* tróficos. Además, la simultaneidad temporal tampoco es un factor que cause la afiliación a uno u otro *cluster*. Se sugiere que es la utilización de diferentes estrategias el factor que podría determinar la existencia de los tres *clusters*, si bien no está claro por qué en este caso originan un patrón en *clusters*, mientras que uno anidado emerge en los otros dos años. Causas relacionadas con la perturbación motivada por la colocación de la valla pueden estar implicadas en la existencia de la tendencia diferente observada en 2009.

En relación con las especies de presas capturadas, y a la vista de los índices E , C_{ws} y $NODF$, en 2008 y 2010 la población se ajusta perfectamente a la categoría (b) de Araújo *et al.* (2010), mientras que en 2009 se ajustaría a (d).

Partición de recursos dentro de la población: selección de los tamaños de presa

En relación con los tamaños de presa capturados, el anidamiento estuvo ausente en los tres años, y en los casos donde se observó variación interindividual (i.e. 2008 y 2009), los individuos siguieron un patrón sobredisperso (las dietas individuales se solaparon en baja medida con la dieta de la población, y con la dieta de cada uno de los otros individuos, dando lugar a una variación continua de la dieta, Araújo *et al.*, 2010). Las posibles causas que pueden haber producido la ausencia de variación interindividual en 2010 han sido discutidas en los párrafos anteriores. A pesar de la correlación observada entre las especies de presa y sus masas medias, el patrón anidado para las

especies de presa detectado en 2008 y 2010 no se refleja en un patrón anidado de los tamaños de presa.

Se propone que un primer nivel de selección está posiblemente basado en estrategias particulares desarrolladas por hembras individuales, que tienen como objetivos presas susceptibles de ser cazadas utilizando esa estrategia concreta (como ya ha sido mencionado, en el presente estudio “estrategia” podría referirse al uso de diferentes parches de caza o fidelidad a áreas de forrajeo, técnicas, características de las presas objetivo, u otros); la selección prioritaria de la estrategia de caza sobre otras características de la presa potencial ha sido observada en otro taxón (Torres y Read, 2009), de manera que los individuos seleccionarían, en primer lugar, su estrategia o estrategias de caza.

En relación con los tamaños de presa capturados, y a la vista de los índices E , C_{ws} y $NODF$, la población, en 2008 y 2009, se ajusta sin duda a la categoría (c) de Araújo *et al.* (2010), mientras que en 2010 correspondería a la categoría (a).

Patrones en *checkerboard*

Se observó un patrón en *checkerboard* en 2009 tanto para las especies de presa como para los tamaños capturados. El hecho de que haya sido detectado anti-anidamiento para las especies de presa es significativo, ya que también ha sido observado *clustering* en este caso. Es interesante que Dupont *et al.* (2003) consideraron el anidamiento y la compartimentalización (un concepto que podría ser equiparado al *clustering*) como los extremos opuestos de un continuo, de manera que la existencia de un patrón anti-anidado respaldaría de alguna manera la existencia de *clustering* en 2009 a nivel de especies de presa. El número de especies de presa que nunca co-ocurren con una especie de presa dada en la dieta de una avispa viene determinado por la disponibilidad ambiental de esa especie de presa, de manera que este número se

incrementará a medida que las especies de presa son más escasas. Las especies de presa que nunca co-ocurren en 2009 se muestran en la Fig. 2. La correlación negativa entre el número de especies que nunca co-ocurren con una especie de presa dada dentro de las capturas de una avispa determinada y su disponibilidad ambiental es esperable, ya que las especies más abundantes podrían ser halladas junto con un número más grande de especies de presa únicamente porque la probabilidad de encontrarlas durante el forrajeo es más elevada. En este punto, surge la duda del motivo por el que algunos pares de especies nunca son encontrados juntos. Para controlar por la posibilidad de que estos pares tuvieran masas corporales extremadamente diferentes, de manera que la elección de un determinado tamaño de presa habría implicado necesariamente el rechazo de otras especies de presa de diferente tamaño (debido, por ejemplo, al tamaño diferencial de las avispas que los capturan, ya que la captura de presas de un tamaño concordante con el de la propia avispa parece ser común en avispas, e.g. Gwynne y Dodson, 1983; Polidori *et al.*, 2005, 2010; Santoro *et al.*, 2011; Capítulo 1), se calculó la diferencia entre las masas corporales medias de cada par de especies, y posteriormente los valores de las diferencias entre las especies que co-ocurrían fueron comparados con los de las especies que no co-ocurrían. Dado que no se hallaron diferencias entre estos valores (ver sección de Resultados), la hipótesis de que las especies de presa no co-ocurren debido a que tienen diferencias remarcables de masa corporal fue descartada.

De manera alternativa, la existencia de un patrón en *checkerboard* podría ser indicativo de que diferentes especies de presa requieren estrategias distintas por parte de las avispas para poder ser capturadas, reforzando la idea de que un primer requisito para la existencia de variación interindividual es la selección de una o de unas pocas estrategias de forrajeo; así, es lógico que especies de presa para las cuales se necesitan diferentes técnicas, no aparezcan simultáneamente entre las capturas de las avispas

individuales. Poulin y Guégan (2000) sugirieron que los patrones anti-anidados son tan comunes en la naturaleza como los anidados (e.g. Poulin y Guégan, 2000; Poulin y Valtonen, 2002; Heino *et al.*, 2005; Krasnov *et al.*, 2005), si bien este concepto ha sido escasamente desarrollado en el contexto de la variación intrapoblacional en la dieta. El bajo número de datos en relación con las categorías de tamaño que nunca coexisten hizo imposible establecer conclusiones claras acerca de los patrones en *checkerboard* a este respecto.

CONCLUSIONES

- 1) Con respecto a las especies de presa consumidas, la existencia de variación interindividual fue el patrón general observado en la población de estudio, estando presente durante los tres años.
- 2) La población mostró anidamiento para las especies de presa consumidas en 2008 y 2010, debido a que las hembras más grandes fueron más generalistas, mientras que las más pequeñas se comportaron como especialistas, así como debido a la captura de las especies con mayor disponibilidad por un número más elevado de avispas. En contraste, las hembras de 2009 se organizaron en *clusters*, que no pueden explicarse por diferencias de tamaño corporal, proximidad de los nidos o simultaneidad temporal de las hembras que formaron cada uno de los *clusters*.
- 3) En relación con los tamaños de presa, existió una ausencia de variación interindividual en 2010, probablemente relacionada con el incremento de la densidad poblacional en ese año. Sin embargo, sí fue detectada variación interindividual en 2008 y 2009, años en los cuales los individuos mostraron un patrón sobredisperso en el uso de recursos. Si se tiene en cuenta la variación de la densidad poblacional, podría considerarse que esta población está afiliada al *modelo de las preferencias distintas* (Svanbäck y Bolnick, 2005).

- 4) Se propone la adquisición de estrategias de caza específicas por parte de hembras diferentes para explicar la existencia de la variación interindividual observada. Esta sugerencia se encuentra respaldada por la existencia de un patrón en *checkerboard* en 2009, un hecho que puede indicar que diferentes tipos de presa requieren estrategias distintas para ser capturados por las avispas.

REFERENCIAS

- Ackermann, M. y Doebeli, M. (2004): Evolution of niche width and adaptive diversification. *Evolution* **58**: 2599 - 2612.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D. y Ulrich, W. (2008): A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* **117**: 1227 - 1239.
- Almeida-Neto, M. y Ulrich, W. (2011): A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environm. Modell. Software* **26**: 173 - 178.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I. y Layman, B. C. (2011): The ecological causes of individual specialization. *Ecol. Lett.* **14**: 948 - 958.
- Araújo, M. S. y Gonzaga, M. O. (2007): Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**: 1855 - 1863.
- Araújo, M. S., Guimarães, P. R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P., dos Reis, S. F. y Bolnick, D. I. (2008): Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology* **89**: 1981 - 1993.
- Araújo, M. S., Martins, E. G., Cruz, L. D., Fernandes, F. R., Linhares, A. X., dos Reis S. R. y Guimarães, P. R. (2010): Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos* **119**: 81 - 88.
- Asís, J. D., Tormos, J. y Gayubo, S. F. (2004): Nesting behaviour and provisioning in *Bembix merceti* and *Bembix zonata* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Nat. Hist.* **38**: 1799 - 1809.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. y Olesen, J. M. (2003): The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **100**: 9383 - 9387.

- Batagelj, V. y Mrvar, A.** (1998): Pajek-Program for Large Network Analysis. *Connections* **21**: 47 - 57.
- Beauchamp, G., Giraldeau, L. A. y Ennis, N.** (1997): Experimental evidence for the maintenance of foraging specializations by frequency-dependent choice in flocks of spice finches. *Ethol. Ecol. Evol.* **9**: 105 - 117.
- Bernays, E. A. y Funk, D. J.** (1999): Specialists make faster decisions than generalists: experiments with aphids. *Proc. R. Soc. B.* **266**: 151 - 156.
- Bolnick, D. I.** (2001): Intraspecific competition favours niche width expansion in *Drosophila melanogaster*. *Nature* **410**: 463 - 466.
- Bolnick, D. I. y Paull, J. E.** (2009): Morphological and dietary differences between individuals are weakly but positively correlated within a population of threespine stickleback. *Evol. Ecol. Res.* **11**: 1217 - 1233.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Araújo, M. S. y Persson, L.** (2007): Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Ecology* **104**: 10075 - 10079.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. y Forister, M. L.** (2003): The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Amer. Nat.* **161**: 1 - 28.
- Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M. y Svanbäck, R.** (2002): Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* **83**: 2936 - 2941.
- Brose, U., Williams, R. J. y Martinez, N. D.** (2006): Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecol. Lett.* **9**: 1228 - 1236.
- Burns, K. C.** (2007): Network properties of an epiphyte metacommunity. *J. Ecol.* **95**: 1142 - 1151.
- Burns, K. C. y Dyer, A. G.** (2008): Diversity of speed-accuracy strategies benefits social insects. *Curr. Biol.* **18**: 953 - 954.
- Cantor, M., Pires, M. M., Longo, G. O., Guimaraes, P. R. y Setz, E. Z. F.** (2012): Individual variation in resource use by opossums leading to nested fruit consumption. *Oikos*, DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.00070.x.

- Colwell, R. K. y Futuyma, D. J.** (1971): On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* **52**: 567 - 576.
- Cook, T. R., Cherel, Y. y Tremblay, Y.** (2006): Foraging tactics of chick-rearing Crozet shags: individuals display repetitive activity and diving patterns over time. *Polar Biol.* **29**: 562 - 569.
- Courtney, S. P.** (1983): Models of hostplant location by butterflies: the effect of search images and search efficiency. *Oecologia* **59**: 317 - 321.
- Cunningham, P. N. y Hughes, R. N.** (1984): Learning of predatory skills by shorecrabs, *Carcinus maenas*, feeding on mussels and dogwhelks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **16**: 21 - 26.
- Darimont, C. T., Paquet, P. C. y Reimchen, T. E.** (2009): Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *J. Anim. Ecol.* **78**: 126 - 133.
- Davoren, G. K., Montevocchi, W. y Anderson, J. T.** (2003): Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecol. Monogr.* **73**: 463 - 481.
- Diamond, J. M.** (1975): Assembly of species communities. En: *Ecology and evolution of communities* (Cody, M. L. y Diamond, J. M., eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 342 - 444.
- Dunne, J. A., Williams, R. J. y Martinez, N. D.** (2002): Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **99**: 12917 - 12922.
- Dupont, Y. L.** (2011): Scaling down from species to individuals: a flower-visitation network between individual honeybees and thistle plants. *Oikos* **120**: 170 - 177.
- Dupont, Y. L., Hansen, D. M. y Olesen, J. M.** (2003): Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Island. *Ecography* **26**: 301 - 310.
- Durell, S. E. A. L. V. D.** (2000): Individual feeding specialisation in shorebirds: population consequences and conservation implications. *Biol. Rev.* **75**: 503 - 518.
- Ebenman, B., Law, R. y Borrvall, C.** (2004): Community viability analysis: the response of ecological communities to species loss. *Ecology* **85**: 2591 - 2600.

- Eltz, T., Brühl, C. A., van der Kaars, S., Chey, V. K. y Linsenmair, K. E. (2001): Pollen foraging and resource partitioning of stingless bees in relation to flowering dynamics in a Southeast Asian tropical rainforest. *Insectes Soc.* **48**: 273 - 279.
- Emlen, J. M. (1966): The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* **100**: 611 - 617.
- Estes, J. A., Riedman, M. L., Staedler, M. M., Tinker, M. T. y Lyon, B. E. (2003): Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes, and implications. *J. Anim. Ecol.* **72**: 144 - 155.
- Evans, H. E. y O'Neill, K. M. (2007): *The Sand Wasps: natural history and behaviour*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Finke, D. L. y Snyder, W. E. (2008): Niche partitioning increases resource exploitation by diverse communities. *Science* **321**: 1488 - 1490.
- Fontaine, C., Collin, C. L. y Dajoz, I. (2008): Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *J. Ecol.* **96**: 1002 - 1010.
- Frédérich, B., Lehane, O., Vandewalle, P. y Lepoint, G. (2010): Trophic niche width, shift and specialization of *Dasyllus aruanus* in Toliara Lagoon, Madagascar. *Copeia* **2**: 218 - 226.
- Golet, G., Kuletz, K. J., Roby, D. D. e Irons, D. B. (2000): Adult prey choice affects chick growth and reproductive success in pigeon guillemots. *The Auk* **117**: 82 - 91.
- Goss-Custard, J. D. y Durell, S. E. A. L. V. D. (1998): The effect of dominance and feeding method on the intake rates of oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*. *J. Anim. Ecol.* **57**: 827 - 844.
- Grimm, V. y Uchmański, J. (2002): Individual variability and population regulation: a model of the significance of within-generation density dependence. *Oecologia* **131**: 196 - 202.
- Guimarães, P. R. y Guimarães, P. (2006): Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environm. Modell. Software* **21**: 1512 - 1513.
- Guimarães, P. R., Sazima, C., dos Reis, S. F. y Sazima, I. (2007): The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? *Biol. Lett.* **3**: 51 - 54.
- Gwynne, D. T. y Dodson, G. N. (1983): Nonrandom provisioning by the digger wasp, *Palmodes laeiventris* (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **76**: 434 - 436.

- Heinrich, B.** (1979): *Bumblebee Economics*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Hocking, M. D., Darimont, C. T., Christie, K. S. y Reimchen, T. E.** (2007): Niche variation in burying beetles (*Nicrophorus* spp.) associated with marine and terrestrial carrion. *Can. J. Zool.* **85**: 437 - 442.
- Hughes, R. N. y O'Brien, N.** (2001): Shore crabs are able to transfer learned handling skills to novel prey. *Anim. Behav.* **61**: 711 - 714.
- Hunt, G. R. y Gray, R. D.** (2007): Parallel tool industries in New Caledonian crows. *Biol. Lett.* **3**: 173 - 175.
- Huss, M., Byström, P. y Persson, L.** (2008): Resource heterogeneity, diet shifts and intra-cohort competition: effects on size divergence in YOY fish. *Oecologia* **158**: 249 - 257.
- Katzner, T. E., Brgin, E. A., Knick, S. T. y Smith, A. T.** (2005): Relationship between demographics and diet specificity of Imperial Eagles *Aquila heliaca* in Kazakhstan. *Ibis* **147**: 576 - 586.
- Kendall, B. E. y Fox, G. A.** (2002): Unstructured individual variation and demographic stochasticity. *Conserv. Biol.* **16**: 109 - 116.
- Konuma, J. y Chiba, S.** (2007): Trade-offs between force and fit: extreme morphologies associated with feeding behavior in carabid beetles. *Am. Nat.* **170**: 90 - 100.
- Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S. y Poulin, R.** (2005): Nested pattern in flea assemblages across the host's geographic range. *Ecography* **28**: 475 - 484.
- Kunin, W. e Iwasa, Y.** (1996): Pollinator foraging strategies in mixed floral arrays: density effects and floral constancy. *Theor. Popul. Biol.* **49**: 232 - 263.
- Lankau, R. A.** (2009): Genetic variation promotes long-term coexistence of *Brassica nigra* and its competitors. *Am. Nat.* **174**: 40 - 53.
- Laverty, T. M. y Plowright, R. C.** (1988): Flower handling by bumblebees: a comparison of specialists and generalists. *Anim. Behav.* **36**: 733 - 740.
- Lewis, A. C.** (1986): Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. *Science* **232**: 863 - 865.
- Lichstein, J. W., Dushoff, J., Levin, S. A. y Pacala, S. W.** (2007): Intraspecific variation and species coexistence. *Am. Nat.* **170**: 807 - 818.
- Lomnicki, A.** (1988): *Population Ecology of Individuals*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

- MacArthur, R. H. y Pianka, E. R.** (1966): On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* **100**: 603 - 609.
- Mann, J., Sargeant, B. L., Watson-Capps, J. J., Gibson, Q. A., Heithaus, M. R., Connor, R. C. y Patterson, E.** (2008): Why do dolphins carry sponges? *PLoS ONE*, DOI: 10.1371/journal.pone.0003868.
- Marden, J. H.** (1987): Maximum lift production during takeoff in flying animals. *J. Exp. Biol.* **130**: 235 - 258.
- Mattila, H. R. y Seeley, T. D.** (2007): Genetic diversity in honey bee colonies enhances productivity and fitness. **317**: 362 - 364.
- May, R. M.** (1973): Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology* **54**: 638 - 641.
- Muller, A.** (1996): Host-plant specialization in western palearctic anthidiine bees (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). *Ecol. Monogr.* **66**: 235 - 257.
- Muller, H. y Chittka, L.** (2008): Animal personalities: the advantage of diversity. *Curr. Biol.* **18**: 961 - 963.
- Okuyama, T.** (2008): Individual behavioral variation in predator-prey models. *Ecol. Res.* **23**: 665 - 671.
- Ollerton, J., McCollin, D., Fautin, D. G. y Allen, G. R.** (2007): Finding NEMO: nestedness engendered by mutualistic organization in anemonefish and their hosts. *Proc.R. Soc. B.* **274**: 591 - 598.
- Paine, R. T.** (1966): Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.* **100**: 65 - 75.
- Partridge, L. y Green, P.** (1985): Intraspecific feeding specializations and population dynamics. En: *Behavioral Ecology* (Sibley, R. M y Smith, R. H., eds.). Blackwell Press, Oxford, pp. 207 - 226.
- Persson, L.** (1985): Optimal foraging: the difficulty of exploiting different feeding strategies simultaneously. *Oecologia* **67**: 338 - 341.
- Pfennig, D. W.** (1992): Polyphenism in spadefoot toad tadpoles as a locally adjusted evolutionarily stable strategy. *Evolution* **46**: 1408 - 1420.
- Pielou, E. C.** (1972): 2^k Contingency tables in ecology. *J. Theor. Biol.* **34**: 337 - 352.
- Pires, M. M., Guimarães, P. R., Araújo, M. S., Giaretta, A. A., Costa, J. C. L. y dos Reis, S. F.** (2011): The nested assembly of individual-resource networks. *J. Anim. Ecol.* **80**: 896 - 903.

- Polidori, C., Boesi, R., Isola, F. y Andrietti, F.** (2005): Provisioning patterns and choice of prey in the digger wasp *Cerceris arenaria* (Hymenoptera: Crabronidae): the role of prey size. *Eur. J. Entomol.* **102**: 801 - 804.
- Polidori, C., Gobbi, M., Chatenaud, L., Santoro, D., Montani, O. y Andrietti, F.** (2010): Taxon-biased diet preference in the “generalist” beetle-hunting wasp *Cerceris rubida* provides insights on the evolution of prey specialization in apoid wasps. *Biol. J. Linn. Soc.* **99**: 544 - 558.
- Polidori, C., Mendiola, P., Asís, J. D., Tormos, J., Garcia, M. D. y Selfa, J.** (2009): Predatory habits of the grasshopper-hunting wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae): diet preference, predator-prey size relationships and foraging capacity. *J. Nat. Hist.* **43**: 2985 - 3000.
- Polidori, C., Mendiola, P., Asís, J. D., Tormos, J., Selfa, J. y Andrietti, F.** (2008): Female-female attraction influences nest establishment in the digger wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae). *Anim. Behav.* **75**: 1651 - 1661.
- Polidori, C., Santoro, D., Asís, J. D. y Tormos, J.** (2011): Individual prey specialization in wasps: predator size is a weak predictor of taxonomic niche width and niche overlap. En: *Predation in the Hymenoptera: An Evolutionary Perspective* (Polidori, C., ed.). Transworld Research Network, Kerala, India, pp. 101 - 121.
- Polidori, C., Santoro, D. y Blüthgen, N.** (2013): Does prey mobility affect niche width and individual specialization in hunting wasps? A network-based analysis. *Oikos* **122**: 385 - 394.
- Polis, G.** (1984): Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *Amer. Nat.* **123**: 541 - 564.
- Poulin, R. y Guégan, J. F.** (2000): Nestedness, anti-nestedness, and the relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species coexistence. *Int. J. Parasitol.* **30**: 1147 - 1152.
- Poulin, R. y Valtonen, E. T.** (2002): The predictability of helminth community structure in space: a comparison of fish populations from adjacent lakes. *Int. J. Parasitol.* **32**: 1235 - 1243.
- Prokopy, R. J., Green, T. A. y Wong, T. T. Y.** (1989): Learning to find fruit in *Ceratitis capitata* flies. *Entomol. Exp. Appl.* **53**: 65 - 72.
- Pulliam, H. R.** (1974): On the theory of optimal diets. *Am. Nat.* **108**: 59 - 74.

- Punzo, F.** (2005): Experience affects hunting behavior of the wasp, *Pepsis mildei* Stål (Hymenoptera: Pompilidae). *J. N. Y. Entomol. Soc.* **113**: 222 - 229.
- Rendell, L. y Whitehead, H.** (2001): Culture in whales and dolphins. *Behav. Brain Sci.* **24**: 309 - 382.
- Santoro, D., Polidori, C., Asís, J. D. y Tormos, J.** (2011): Complex interactions between components of individual prey specialization affect mechanisms of niche variation in a grasshopper-hunting wasp. *J. Anim. Ecol.* **20**: 1123 - 1133.
- Sargeant, B. L. y Mann, J.** (2009): Developmental evidence for foraging traditions in wild bottlenose dolphins. *Anim. Behav.* **28**: 715 - 721.
- Sargeant, B. L., Mann, J., Berggren, P. y Krützen, M.** (2005): Specialization and development of beach hunting, a rare foraging behavior, by wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Can. J. Zool.* **83**: 1400 - 1410.
- Sih, A. y Christensen, B.** (2001): Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Anim. Behav.* **61**: 379 - 390.
- Sih, A., Crowley, P., McPeck, M., Petranka, J. y Strohmeier, K.** (1985): Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 269 - 311.
- Smith, T. B.** (1990): Resource use by bill morphs of an African finch: evidence for intraspecific competition. *Ecology* **71**: 1246 - 1257.
- Stone, L. y Roberts, A.** (1990): The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* **85**: 74 - 79.
- Svanbäck, R. y Bolnick, D. I.** (2005): Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory model. *Evol. Ecol. Res.* **7**: 993 - 1012.
- Svanbäck, R. y Bolnick, D. I.** (2007): Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proc. R. Soc. B.* **274**: 839 - 844.
- Svanbäck, R. y Eklöv, P.** (2002): Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. *Oecologia* **131**: 61 - 70.
- Svanbäck, R., Eklöv, P., Fransson, R. y Holmgren, K.** (2008): Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities. *Oikos* **117**: 114 - 124.
- Svanbäck, R. y Persson, L.** (2004): Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *J. Anim. Ecol.* **73**: 973 - 982.

- Swanson, B. O., Gibb, A. C., Marks, J. C. y Hendrickson, D. A. (2003): Trophic polymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in a cichlid, *Herichthys minckleyi*. *Ecology* **84**: 1441 - 1446.
- Tinker, M. T. (2004): Sources of variation in the foraging behavior and demography of the sea otter, *Enhydra lutris*. Tesis doctoral, University of California, Santa Cruz, CA.
- Tinker, M. T., Costa, D. P., Estes, J. A. y Wieringa, N. (2007): Individual dietary specialization and dive behaviour in the California sea otter: using archival time-depth data to detect alternative foraging strategies. *Deep-Sea Res. Pt. II* **54**: 330 - 342.
- Tinker, M. T., Guimarães, P. R., Novak, M., Marquitti, F. M. D., Bodkin, J. L., Staedler, M., Bentall, G. y Estes, J. A. (2012): Structure and mechanism of diet specialization: testing models of individual variation in resource use with sea otters. *Ecol. Lett.* **15**: 475 - 483.
- Tinker, M. T., Mangel, M. y Estes, J. A. (2009): learning to be different: acquired skills, social learning, frequency dependence, and environmental variation can cause behaviourally mediated foraging specializations. *Evol. Ecol. Res.* **11**: 841 - 869.
- Torres, L. G. y Read, A. J. (2009): Where to catch a fish? The influence of foraging tactics on the ecology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Florida Bay, Florida. *Mar. Mammal Sci.* **25**: 797 - 815.
- Ulrich, W. (2004): Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos* **107**: 603 - 609.
- Voslamber, B., Platteeuw, M. y van Eerden, M. R. (1995): Solitary foraging in sand pits by breeding cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*: does specialized knowledge about fishing sites and fish behaviour pay off? *Ardea* **83**: 213 - 222.
- Wells, H. y Wells, P. H. (1986): Optimal diet, minimal uncertainty and individual constancy in the foraging of honey bees, *Apis mellifera*. *J. Anim. Ecol.* **55**: 881 - 892.
- Werner, E. E., Mittelbach, G. G. y Hall, D. J. (1981): The role of foraging profitability and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology* **62**: 116 - 125.
- Werner, T. K. y Sherry, T. W. (1987): Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the "Darwin's finch" of Cocos Island, Costa Rica. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **84**: 5506 - 5510.

Woo, K. J., Elliot, K. H., Davidson, M., Gaston, A. J. y Davoren, G. K. (2008): Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *J. Anim. Ecol.* **77**: 1082 - 1091.

Wright, D. H., Patterson, B. D., Mikkelsen, G. M., Cutlyer, A. y Atmar, W. (1998): A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* **113**: 1 - 20.

CAPÍTULO 5

Las avispas excavadoras del género *Bembix* confían en la localización de los conespecíficos, y no en la experiencia previa o en la presencia de heteroespecíficos, durante la toma de decisiones para el asentamiento del nido

RESUMEN

En comparación con los factores ambientales abióticos, los comportamientos de atracción o repulsión hacia los conespecíficos o heteroespecíficos han sido menos investigados como fuerzas conductoras de la organización espacial de los individuos. Las hembras solitarias de las avispas excavadoras a menudo nidifican en agregaciones densas, lo cual hace de estos insectos buenos modelos para el estudio de la organización espacial. En la presente investigación, empleando como modelo una agregación multiespecífica de nidos pertenecientes a tres especies del género *Bembix*, se estudia por primera vez si las hembras de estas especies son atraídas hacia, o repelidas por, los nidos de los conespecíficos, los de los heteroespecíficos o los nidos propios establecidos anteriormente, durante la selección del emplazamiento para la excavación del nido. Un patrón agrupado de los nidos fue evidente en etapas tempranas de la estación para cada especie, pero en momentos más avanzados de la estación fue más común una distribución al azar de los nidos, sugiriendo que existe una atracción hacia los conespecíficos en los momentos tempranos de la estación. Dicho comportamiento fue confirmado por el hecho de que las hembras iniciaron sus nidos más frecuentemente en

lugares donde otras hembras de la especie se encontraban ya excavando. Los nidos subsecuentes excavados por hembras individuales estuvieron más cerca de sus nidos previos que en simulaciones efectuadas al azar. Sin embargo, este patrón pareció responder a la tendencia de las avispas a excavar cerca de los conespecíficos, más que a quedarse en la proximidad de sus nidos anteriores, sugiriendo que la experiencia de las hembras sólo es importante para la toma de decisiones futuras a gran escala. Los parches de nidificación se solaparon en gran medida entre las tres especies, pero los nidos de cada especie no se localizaron particularmente cerca de los nidos de los heteroespecíficos, sugiriendo que las hembras no son ni repelidas ni atraídas hacia los congéneres. Así, las agregaciones de nidos de las avispas excavadoras del género *Bembix* parecen ser el resultado, principalmente, de la atracción hembra-hembra durante la toma de las decisiones para el establecimiento de los nidos, de acuerdo con los mecanismos de “tradición” y de “copia”, que han sido propuestos para vertebrados nidificantes.

INTRODUCCIÓN

La disposición espacial de los individuos y de las poblaciones tiene importantes efectos sobre las interacciones bióticas dentro de una comunidad, y aporta pistas importantes sobre los motivos que propician el comportamiento de dispersión (Tilman y Kareiva, 1997; Krause y Ruxton, 2002). Gran parte de la información precisa que se tiene acerca de los patrones espaciales observados en los animales procede de estudios sobre especies que se comportan como *central-place foragers* (aquellas que construyen un nido y lo visitan repetidamente para aportar alimento a su descendencia), tales como aves (Fisher *et al.*, 2007; Jovani y Tella, 2007), abejas (Potts y Willmer, 1998), avispas (Polidori *et al.*, 2008) y hormigas (Kenne y Dejean, 1998; Santamaría *et al.*, 2009; Tanner y Keller, 2012). Las hipótesis que han sido empleadas para explicar los patrones

de nidificación no aleatorios incluyen que estos patrones constituyen estrategias de antidepredación o antiparasitismo (Hamilton, 1971), que suponen un incremento de la eficiencia de forrajeo debido a la caza en grupo (Creel y Creel, 1995) o un incremento de la probabilidad de encontrar una pareja (Nordell y Valone, 1998), que la presencia de conespecíficos es empleada como pista para conocer la idoneidad o calidad de un parche (Stamps, 1988), que producen una disminución de la competencia intra o interespecífica (Cushman *et al.*, 1988; Boulay *et al.*, 2010) o que surgen en respuesta a la heterogeneidad ambiental a la limitación de la disponibilidad de recursos (Fraenkel y Gunn, 1961; Foitzik y Heinze, 1988). Cuando las variables ambientales explican sólo parcialmente la organización espacial observada, el espacio existente entre los individuos puede ser considerado como el producto de fuerzas de atracción (que conducirían a un patrón agrupado) o de fuerzas de repulsión (que generarían un patrón regular) entre ellos.

En abejas y avispas terrícolas, la nidificación en agregaciones densas parece ser un patrón extendido (Evans y O'Neill, 1988; Evans y O'Neill, 2007). En especies solitarias, dicho fenómeno incrementa las interacciones intraespecíficas entre las hembras nidificantes, de manera que, al menos para algunos linajes, se ha sugerido que representan un estadio preliminar en la evolución de las colonias semisociales (Alcock, 1975; Polidori *et al.*, 2006a, b). Se ha observado que la existencia de áreas limitadas de sustrato adecuado para excavar el nido, así como el agrupamiento de recursos clave, son factores importantes para explicar la agregación de los nidos (Brockmann, 1979; Yanega, 1990; Polidori *et al.*, 2006a), mientras que los factores bióticos han sido investigados menos frecuentemente (Rosenheim, 1990). Además, muchos de los trabajos que han tratado los factores bióticos tienen la contrapartida de haber considerado únicamente la densidad de nidos como estimador de la estructura espacial

de las agregaciones de nidos, mientras que análisis espaciales más detallados, tales como el análisis del vecino más próximo, han sido escasamente empleados en estudios previos sobre estos insectos (e.g. Rubink, 1982; Potts y Willmer, 1998; Polidori *et al.*, 2008).

El objetivo del presente trabajo es testar la importancia de tres factores bióticos posiblemente implicados en la formación y organización espacial de las agregaciones de nidos de las avispas excavadoras (Hymenoptera: Crabronidae), empleando como modelo el género *Bembix* Fabricius, 1775. En particular, se plantea por primera vez el objetivo de conocer si las hembras de las avispas excavadoras que construyen más de un nido durante su vida en áreas de nidificación compartidas por varias especies, son afectadas, durante la selección de una localización para excavar sus nidos: (1) por la posición de los nidos de los conespecíficos; (2) por la posición de los nidos de otras especies; y (3) por la posición de sus nidos anteriores. Los tres factores han sido citados, en el pasado, como potencialmente importantes para explicar la existencia de los procesos de agregación o dispersión en animales. El uso de conespecíficos como pistas para escoger un lugar correcto para ovipositar ha sido observado en organismos tan diversos como anuros (Waldman, 1982; Krupa, 1994), serpientes (Brown y Shine, 2005), aves (Muller *et al.*, 1997) y dípteros (Mokany y Shine, 2002), en los cuales las hembras ponen sus huevos en emplazamientos escogidos en respuesta directa a la deposición de huevos por parte de otras hembras. En avispas excavadoras, este patrón ha sido observado en una especie (Polidori *et al.*, 2008), aunque la repulsión por parte de los conespecíficos ha sido documentada en otra especie (Rubink, 1982). La experiencia asociada a unas condiciones favorables de la localización del nido anterior por parte de una hembra también puede influir sobre la selección del lugar para el establecimiento de su próximo nido (Hoi *et al.*, 2012). El papel que tienen las diferentes

especies simpátricas y filogenéticamente cercanas, presentes en una misma área, sobre el establecimiento de nidos, también puede influir sobre la distribución de cada especie, debido, por ejemplo, a la competencia interespecífica, que conduciría a las hembras de una especie a maximizar el espacio con los nidos heteroespecíficos (Hölldobler y Wilson, 1990; Puntila *et al.*, 1996). Esta predicción, sin embargo, no se ha cumplido en algunas ocasiones (Fernández-Escudero y Tinaut, 1999; Soares y Schoereder, 2001; Katzner *et al.*, 2003), de manera que podría existir la posibilidad de que los animales utilicen información pública procedente de otras especies con requerimientos ecológicos similares (Parejo *et al.*, 2005). En su conjunto, estos tres factores están unidos al concepto de “tradición”, es decir, la transferencia de cualquier tipo de información entre individuos y especies (Avital y Jablonka, 2001; Danchin *et al.*, 2004) (aquí extendida también a la información adquirida durante la propia experiencia del individuo), un mecanismo que ha sido subestimado a la hora de explicar la selección de un lugar para la nidificación, la cual se trata de evaluar aquí para avispa excavadoras.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar y especies de estudio

Las agregaciones de nidos de las tres especies simpátricas *Bembix merceti* Parker, 1929, *Bembix sinuata* Panzer, 1808 y *Bembix zonata* Klug, 1835 se localizaron en un área de unos 700 m² en las proximidades de Almarail (Soria). El paisaje se encontraba dominado por cultivos de cereal con pequeños parches de bosque, y las áreas que sirvieron como lugares de nidificación para las avispa durante el periodo de estudio (1 de junio-30 de julio de 2008, 2009 y 2010, coincidiendo con la estación de vuelo de las avispa) fueron antiguas parcelas en barbecho (Fig. 1). El sustrato dentro y

a través de las porciones del área donde se establecieron las agregaciones fue homogéneo, y constó de suelos arenosos suaves y vegetación herbácea dispersa.

Las tres especies de *Bembix* son avispa solitarias cazadoras de Diptera, cuyas hembras excavan sus nidos en el suelo, los cuales consisten en una galería que finaliza en una única celda de cría (Asís *et al.*, 1992, 2004). El nido es completamente aprovisionado (se aportan presas suficientes para el desarrollo de la larva) y cerrado en un periodo de 5-7 días tras su excavación (Asís *et al.*, 1992, 2004; Evans y O'Neill, 2007).

Datos de campo

Las hembras (13-28 por especie y año) fueron marcadas individualmente con una combinación de puntos de color sobre el tórax, empleando rotuladores con tintas de secado rápido (pintura con base acuosa) (Alexander y Asís, 1997; Ballesteros *et al.*, 2012). Los nidos (22-44 por especie y año) se marcaron individualmente en el momento de la excavación de los mismos, ó 1-2 días después, utilizando un palillo coloreado que se colocaba cerca de la entrada, y sus coordenadas fueron registradas en un sistema cartesiano con un error de $\pm 0,5$ cm (Fig. 1). Los nidos marcados fueron inspeccionados durante los días siguientes para confirmar que las avispas estaban aprovisionando los nidos (i.e. que los agujeros no eran falsos nidos, contruidos para disuadir a los parasitoides y depredadores, ver Evans y O'Neill, 2007). Todos los nidos subsiguientes excavados por las hembras marcadas fueron, también, marcados, y sus coordenadas registradas. En el área completa monitorizada, no todas las especies de avispa fueron estudiadas durante los tres años, y sus parches de nidificación variaron en función del año (Fig. 1). En 2008, la especie dominante (y la única estudiada) fue *B. merceti*; el bajo número de nidos ($N < 3$) establecidos por *B. zonata* en el parche no permitió el estudio de su distribución espacial, y *B. sinuata* se encontró ausente. También en 2009, *B.*

zonata y *B. sinuata* fueron extremadamente infrecuentes o incluso se encontraron ausentes, de manera que no fueron estudiadas, mientras que en 2010 las tres especies nidificaron juntas en un nuevo parche (Fig. 1). La inspección de las áreas de nidificación fue llevada a cabo desde las 09:00 hasta las 17:00 cada día (GMT + 2).

¿Se ve afectado el establecimiento de los nidos por la posición de los nidos de los conespecíficos?

Para buscar un posible efecto de la posición de los nidos de los conespecíficos sobre la decisión del emplazamiento para establecer el nido se utilizaron dos métodos.

En primer lugar, se registró el comportamiento de las hembras que se encontraban iniciando nidos en el área. En 2008, se estableció un retículo con 30 cuadrados de muestreo (de 3 x 3 m cada uno) en un parche de 15 x 18 m situado en el núcleo del área de nidificación de *B. merceti* (el cual incluía el 80% de los nidos hallados durante esta estación). En cada uno de estos cuadrados se registró, durante 3 minutos, el número de hembras excavando simultáneamente nuevos nidos en el mismo cuadrado. Las observaciones fueron realizadas entre las 12:00 y las 13:00 durante dos días consecutivos (30 de junio y 1 de julio), en una secuencia de cuadrados establecida aleatoriamente. Únicamente aquellos orificios de más de 1,5 cm de profundidad fueron considerados como nidos reales, ya que profundidades menores podrían indicar que se trataba de un falso nido (Evans y O'Neill, 2007). Para determinar si el número de nidos nuevos iniciados simultáneamente en el mismo cuadrado se ajustaba a una distribución binomial negativa se utilizó un test de bondad del ajuste (Quinn y Keough, 2002). Si las avispas fueran atraídas hacia los conespecíficos, la probabilidad de que éstas establecieran sus nidos simultáneamente en los mismos cuadrados sería mayor.

En segundo lugar, se analizó la distribución espacial de todos los nidos al final de la estación de nidificación (incluyendo en el análisis todos los nidos completados y

cerrados), así como de los nidos excavados al inicio de la estación (primera semana) y de los nidos nuevos excavados en los subsiguientes uno o dos periodos de una semana de duración (en función de la duración de la estación de vuelo). Se seleccionó la duración de una semana para los periodos debido a que representa aproximadamente el tiempo durante el cual un nido se encuentra activo (i.e. desde su excavación hasta su cierre definitivo por la hembra) (Asís *et al.*, 2004). Para analizar si las distancias al vecino más próximo (en adelante: DVPs) variaban en función de las especies, años o semanas, se emplearon ANOVAs. Para analizar la distribución espacial de los nidos, se utilizó la distribución K de Ripley (1976) (o función K). La función K representa la distribución de las frecuencias acumuladas de las observaciones efectuadas punto por punto a una distancia dada. Las funciones estadísticas de segundo orden, tales como la función K de Ripley, son más valiosas que las de primer orden, debido a que aquéllas no se limitan a describir la intensidad de puntos a través del espacio, sino que también proporcionan información sobre el grado y la escala de las interacciones punto-punto (Ripley, 1981). El análisis de Ripley se llevó a cabo utilizando el programa de Duncan (1991), y los resultados obtenidos fueron transformados siguiendo la función $L(t) = (K(t)/\pi)^{1/2} - t$, donde t es el paso espacial (escala) con el que el test se realiza (Haase, 1995). Si las avispas son atraídas hacia los conespecíficos, los nidos (en particular los que se encuentran activos en el mismo periodo) tendrán una distribución agrupada (Polidori *et al.*, 2008). Si la distribución es aleatoria, no habrá efecto de los conespecíficos, mientras que en caso de distribución regular, los comportamientos de repulsión influirán sobre las decisiones de asentamiento de los nidos.

¿La posición de los nidos anteriores de las avispas individuales afecta a la posición de sus nidos futuros?

Para analizar si las hembras tienden a establecer nidos nuevos cerca de sus nidos propios completados anteriormente, se midió la distancia entre los nidos anteriores y subsiguientes. Posteriormente se compararon, con un test t de Student pareado, las distancias observadas con las distancias medias obtenidas a partir de 1.000 simulaciones al azar (Urbaniak y Plous, 2013), teniendo en cuenta la distancia máxima que la avispa podría alcanzar si no se dispersara hacia otras agregaciones de nidos o hacia áreas aún no colonizadas (Polidori *et al.*, 2010). Se consideró como distancia máxima la distancia al nido más alejado excavado en el parche. Debido a que los nidos de otras hembras podrían ser, sin embargo, aún más importantes para el asentamiento de los nidos, que los nidos anteriores, también se compararon las distancias observadas entre el nido anterior y el nuevo, con las DVP a los nidos conespecíficos activos, empleado un test t de Student pareado. Si las avispas prefieren excavar su nido cerca del completado previamente, las distancias observadas entre los nidos anterior y nuevo serán, por término medio, menores que las distancias simuladas entre nidos, y más pequeñas que las DVPs.

¿Afecta a las dinámicas espaciales del establecimiento de nidos la posición de los nidos de los heteroespecíficos?

Para comprobar la existencia de un posible efecto de la posición de los nidos de los heteroespecíficos sobre la distribución espacial de los nidos de las tres especies, se construyeron los polígonos mínimos convexos de los grupos de nidos por especies y periodos (datos de 2010), y a continuación se calcularon las coordenadas ponderadas de sus centroides (Casiraghi *et al.*, 2003). Posteriormente, las DVPs entre las hembras de

una especie fueron comparadas con las DVPs entre las hembras de diferentes especies, a través de un test t de Student pareado. También se compararon las distancias interespecíficas entre los centroides de los grupos de nidos y las distancias intraespecíficas entre los centroides de grupos de nidos a través de los tres periodos con tests t de Student. Debido a que la localización de los centroides a pequeña distancia podría ser un producto de un patrón anidado de polígonos más pequeños dentro de otros más grandes, también se testó si la distancia máxima nido-nido dentro de las especies difería de la distancia máxima nido-nido entre especies, empleando un test t de Student pareado. Si los nidos de los heteroespecíficos desempeñaran algún papel en las decisiones para el establecimiento de nidos, las distancias entre especies serían o más pequeñas (atracción) o más grandes (repulsión) que las distancias dentro de las especies.

Las comprobaciones para el uso de estadísticas paramétricas se realizaron con el test de Jarque-Bera (para la normalidad) y con el test de Bartlett (para la homocedasticidad). En varias ocasiones los datos no estuvieron normalmente distribuidos (Jarque-Bera: $0,8 < JB < 46,9$ (siendo el valor crítico igual a 5,99)), y en estos casos los tests se llevaron a cabo a partir de los datos transformados en su raíz cuarta. No siempre se observó homocedasticidad en los residuales (test de Bartlett: $0,1 < X^2 < 14,9$ (siendo el valor crítico igual a 5,99 para comparaciones múltiples, e igual a 3,8 para comparaciones de dos muestras)), de manera que en estos casos se emplearon ANOVAs llevados a cabo con el test de Welch, o tests t con la corrección de Welch-Satterthwaite (Brown y Forsythe, 1974). Todos los cálculos estadísticos se realizaron con XLStat 2012 (Addinsoft).

RESULTADOS

Patrones espaciales generales de los nidos

La densidad de nidos y el área del parche ocupado (mínimo polígono convexo que incluye todos los nidos) varió entre las tres especies y, dentro de cada especie, entre diferentes años y periodos, teniendo lugar un incremento del área en el segundo periodo (Tabla 1). En general, las DVPs variaron a través de las especies/años/periodos.

Figura 1. Vista aérea del área de estudio (las áreas de nidificación para los tres años de estudio aparecen representadas por rectángulos), junto con los mapas de los nidos para las tres especies durante los tres años del estudio.

Sin embargo, las comparaciones post-hoc revelaron variaciones significativas únicamente para *B. merceti* a lo largo de los años, con una única diferencia significativa dentro de la especie en uno de los años, y sin diferencias significativas en ninguna de las especies a través de los periodos en ninguno de los años (Tabla 2).

Tabla 1. Área ocupada (tamaño del parche) (polígono mínimo convexo que incluye todos los nidos), número observado de nidos, densidad y valor medio ($\pm$ SD) para todas las distancias al vecino más próximo (DVPs) medidas entre nidos para las diferentes especies, años y periodos.

Especie/ año/ periodo	Tamaño parche (m ²)	N nidos	Densidad (nidos/m ²)	Media (DVP) (cm)
<i>B. merceti</i> -2008-I	220,7	26	0,12	182 $\pm$ 205
<i>B. merceti</i> -2008-II	238,5	18	0,08	259 $\pm$ 185
<i>B. merceti</i> -2009-I	164,6	16	0,10	258 $\pm$ 281
<i>B. merceti</i> -2009-II	71,4	12	0,17	109 $\pm$ 98
<i>B. merceti</i> -2010-I	8,5	10	1,18	98 $\pm$ 58
<i>B. merceti</i> -2010-II	12,3	16	1,30	54 $\pm$ 23
<i>B. merceti</i> -2010-III	20,9	15	0,72	70 $\pm$ 53
<i>B. sinuata</i> -2010-I	45,7	15	0,33	116 $\pm$ 123
<i>B. sinuata</i> -2010-II	48,8	9	0,18	194 $\pm$ 217
<i>B. sinuata</i> -2010-III	63,3	13	0,21	166 $\pm$ 156
<i>B. zonata</i> -2010-I	28,3	10	0,35	173 $\pm$ 90
<i>B. zonata</i> -2010-II	56,2	6	0,11	428 $\pm$ 479
<i>B. zonata</i> -2010-III	80,2	13	0,16	172 $\pm$ 101

¿Se ve afectado el establecimiento de los nidos por la posición de los nidos de los conespecíficos?

Las avispas tendieron a agrupar sus nidos (la distribución es agrupada si la función *K* de Ripley transformada se sitúa por encima de la línea de confianza superior, Fig. 2). Un patrón agrupado fue claramente evidente a cualquier escala cuando se tuvieron en cuenta todos los nidos (Fig. 2), y para los nidos del primer periodo en cada especie (Fig. 3). Los nidos del segundo periodo (excepto en el caso de *B. merceti* en

2009 y en 2010) tendieron, sin embargo, a mostrar una distribución al azar para distancias superiores a los 350 cm (Fig. 3), y el mismo patrón fue hallado para el tercero de los periodos de 2010.

El número de nidos nuevos iniciados simultáneamente por las hembras de *B. merceti* en 2008 en un mismo cuadrado se ajustó a una distribución binomial negativa (Chi-cuadrado, 30 de junio: $X_1^2 = 1,98$, $P = 0,16$; 1 de julio: $X_1^2 = 2,00$, $P = 0,16$), revelando un patrón agrupado: las hembras iniciaron sus nidos más frecuentemente en cuadrados en los que otras hembras ya se encontraban excavando, mientras que las áreas sin hembras excavadoras de nidos fueron explotadas menos frecuentemente.

Tabla 2. Resultados de los ANOVAs para las comparaciones de las distancias al vecino más próximo (DVP) (transformadas en su raíz cuarta) entre los nidos para las diferentes especies, años y periodos estudiados. Se empleó el test de Welch debido a la ausencia de homocedasticidad en los residuales (test de Bartlett con $P < 0,05$). Se muestran los tests *post-hoc* de Bonferroni significativos para las comparaciones por pares.

Modelo	R ²	F	GL	P
DVP	0,14	4,934	12; 54,28	< 0,0001
Comparaciones <i>post-hoc</i> por pares	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	P
<i>B. zonata</i> 2010-I x <i>B. merceti</i> 2010-II	1,369	3,591	3,362	0,025
<i>B. merceti</i> 2009-II x <i>B. merceti</i> 2010-II	1,17	4,277	3,362	0,002
<i>B. merceti</i> 2008-II x <i>B. merceti</i> 2010-III	1,092	3,921	3,362	0,008
<i>B. merceti</i> 2009-I x <i>B. merceti</i> 2010-II	1,047	3,719	3,362	0,016
<i>B. merceti</i> 2009-I x <i>B. merceti</i> 2010-III	0,969	3,384	3,362	0,047

¿Afecta a la posición de los nidos de las avispa la ubicación de sus nidos anteriores?

En *B. merceti*, el 49% de las 61 hembras marcadas durante los tres años establecieron al menos dos nidos (hasta un máximo de 4) en el mismo parche de nidificación, mientras que en *B. sinuata* y *B. zonata* las cifras fueron más bajas (29% y 26%, respectivamente) (hasta un máximo de 3 nidos para ambas especies) (Tabla 3).

Para estas hembras, en torno al 50% de los nidos nuevos se localizaron dentro del rango correspondiente al 25% de la máxima distancia posible (Tabla 3). En todas las especies y años, los nidos subsiguientes fueron excavados más cerca del nido anterior en comparación con las distancias simuladas (Tabla 3) (*t* de Student, con la corrección de Welch-Satterthwaite para todos ellos, en *B. merceti* 2008: $t_{15,61} = -3,39$, $P = 0,003$; en *B. merceti* 2009: $t_{9,4} = -2,77$, $P = 0,02$; en *B. merceti* 2010: $t_{21,6} = -3,64$, $P = 0,001$; en *B. sinuata* 2010: $t_{9,17} = -2,63$, $P = 0,027$; en *B. zonata* 2010: $t_{6,43} = -2,61$, $P = 0,037$). Sin embargo, los nidos subsiguientes fueron excavados aún más próximos a los nidos activos de conespecíficos (con sólo una excepción) (Tabla 3), en comparación con los nidos propios excavados previamente (*t* de Student, para *B. merceti* 2008: $t_{15} = 2,58$, $P = 0,021$; para *B. merceti* 2009: $t_{12,1} = 3,31$, $P = 0,006$ (corrección de Welch-Satterthwaite); para *B. merceti* 2010: $t_{20} = 5,19$, $P < 0,001$; para *B. sinuata* 2010: $t_8 = 3,51$, $P = 0,007$; para *B. zonata* 2010: $t_6 = 0,88$, $P = 0,41$).

Figura 2. Funciones K de Ripley para las tres especies (todos los nidos pertenecientes a los tres periodos de cada año juntos). **a.** todas las especies de *Bembix*. **b.** *B. merceti* 2008. **c.** *B. merceti* 2009. **d.** *B. merceti* 2010. **e.** *B. sinuata* 2010. **f.** *B. zonata* 2010. Línea continua: función K de Ripley transformada ($L(t) = (K(t)/\pi)^{1/2} - t$), calculada a partir de los datos observados y para pasos espaciales determinados; línea de guiones: intervalo superior de la simulación (límite para la significación); línea de puntos: intervalo inferior de la simulación (límite para la significación). El paso espacial empleado fue de 25 cm. El eje x muestra la escala en cm.

Figura 3. Funciones K de Ripley para las tres especies estudiadas, separadas por periodos. **a.** *B. merceti* 2008-I. **b.** *B. merceti* 2008-II. **c.** *B. merceti* 2009-I. **d.** *B. merceti* 2009-II. **e.** *B. merceti* 2010-I. **f.** *B. merceti* 2010-II. **g.** *B. sinuata* 2010-I. **h.** *B. sinuata* 2010-II. **i.** *B. zonata* 2010-I. **j.** *B. zonata* 2010-II. Línea continua: función K de Ripley transformada ($L(t) = (K(t)/\pi)^{1/2} - t$), calculada a partir de los datos observados y para pasos espaciales (escala) determinados; línea de guiones: intervalo superior de la simulación (límite para la significación); línea de puntos: intervalo inferior de la simulación (límite para la significación). El paso espacial empleado fue de 25 cm. El eje x muestra la escala en cm.

Tabla 3. Número total de hembras marcadas durante el estudio, número de hembras con dos o más nidos observados en las agregaciones, número de nidos nuevos establecidos dentro de los diferentes rangos de distancias a partir de los nidos anteriores, distancias entre los nidos previo-nuevo observadas y simuladas, y distancia al vecino más próximo (DVP) de los nidos nuevos. La máxima distancia es aquella existente, desde el nido anterior, que podría ser alcanzada por las hembras en el caso de que no se dispersaran fuera de la agregación de nidos.

Especie (año)	% de hembras con ≥ 2 nidos (número total de hembras)	Número de nidos consecutivos	Número de nidos nuevos a $< 25\%$ de la distancia máxima	Número de nidos nuevos al $26-50\%$ de la distancia máxima	Número de nidos nuevos al $51-100\%$ de la distancia máxima	Distancia observada entre los nidos previo-nuevo (cm)	Distancia simulada entre los nidos previo-nuevo (cm)	DVP de los nidos nuevos (cm)
<i>B. merceti</i> (2008)	48% (27)	16	8 (50%)	6 (38%)	2 (12%)	578 $\pm$ 427	956 $\pm$ 111	241 $\pm$ 175
<i>B. merceti</i> (2009)	46% (13)	10	5 (50%)	3 (30%)	2 (20%)	795 $\pm$ 882	1372 $\pm$ 202	120 $\pm$ 67
<i>B. merceti</i> (2010)	52% (21)	21	10 (48%)	5 (24%)	6 (28%)	220 $\pm$ 169	329 $\pm$ 47	62 $\pm$ 41
<i>B. sinuata</i> (2010)	29% (28)	9	5 (56%)	3 (33%)	1 (11%)	393 $\pm$ 338	661 $\pm$ 141	118 $\pm$ 104
<i>B. zonata</i> (2010)	26% (23)	7	4 (57%)	2 (29%)	1 (14%)	409 $\pm$ 389	796 $\pm$ 129	231 $\pm$ 198

¿Afecta a las dinámicas espaciales del establecimiento de nidos la posición de los nidos de los heteroespecíficos?

En los tres periodos de 2010, *B. merceti*, *B. sinuata* y *B. zonata* solaparon sus polígonos mínimos convexos en gran medida (Fig. 4). En primer lugar, las DVPs entre las hembras de una especie (127,6 $\pm$ 101,1 cm, 167,3 $\pm$ 267,9 cm y 52,3 $\pm$ 75 cm, por término medio, para los tres periodos, respectivamente) no difirieron, o bien fueron ligeramente más pequeñas que las DVPs entre las hembras de especies distintas (148 $\pm$ 114,3 cm, 191 $\pm$ 114,4 cm y 39,7 $\pm$ 79,6 cm, por término medio, para los tres periodos, respectivamente) (*t* de Student, en la semana I: $t_{34} = -0,70$, $P = 0,48$; en la semana II: $t_{30} = -1,99$, $P = 0,06$; en la semana III: $t_{41} = 2,37$, $P = 0,023$). En segundo lugar, las distancias entre los centroides de las áreas de nidificación de las tres especies (206,1 $\pm$ 180,7 cm) son similares a las distancias entre los centroides dentro de una misma especie a lo largo de los tres periodos (166,7 $\pm$ 139,9 cm) (*t* de Student, $t_{16} = -0,5$, $P = 0,6$). En tercer lugar, las distancias máximas nido-nido dentro de cada especie (por término medio, 978 $\pm$ 435,2 cm, 987 $\pm$ 494,8 cm y 835,8 $\pm$ 302,5 cm para las tres semanas, respectivamente) fueron más pequeñas que las distancias máximas nido-nido entre las especies (1.200 $\pm$

229,8 cm, $1.450,4 \pm 299,7$ cm y $949,8 \pm 224,8$ cm, por término medio, para las tres semanas, respectivamente) (t de Student, en la semana I: $t_{44,02} = -3,13$, $P = 0,003$ (corrección de Welch-Satterthwaite); en la semana II: $t_{42,03} = -4,88$, $P < 0,0001$ (corrección de Welch-Satterthwaite); en la semana III: $t_{41} = -2,34$, $P = 0,024$). En particular, *B. merceti* tendió a nidificar en un área más pequeña, la cual se encontraba incluida en al menos una de las áreas de las otras dos especies, mientras que *B. sinuata* y *B. zonata* tuvieron áreas más extensas que se solaparon parcialmente.

Figura 4. Polígonos mínimos convexos que incluyen todos los nidos registrados para las tres especies de *Bembix*, en los tres periodos diferentes de la estación de nidificación en el año 2010 (a-c: primer, segundo y tercer periodo, respectivamente).

DISCUSIÓN

El presente trabajo revela que la agregación espacial de hembras nidificantes de *Bembix* puede ser explicada por la tendencia de los individuos hacia el uso de la posición de los conespecíficos como pista durante la toma de decisiones para el asentamiento de sus nidos, de manera similar a lo encontrado repetidamente en aves (Stamps, 1988; Muller *et al.*, 1997; Brown y Brown, 2000). Ello es evidente a partir del análisis con la función K de Ripley, así como a partir de las observaciones de 2008 acerca de las hembras que iniciaron nidos. Además, los patrones agrupados son más patentes a distancias menores de 350 cm, de manera que los nidos, a partir de dicha distancia, seguirían un patrón aleatorio. Un cambio desde el tipo de distribución agrupado hasta uno al azar o regular a medida que se incrementa la escala espacial ha sido observado para otros animales nidificantes (e.g. Gießelmann *et al.*, 2008), y confirma, una vez más, que los análisis a escala múltiple son necesarios para describir la organización espacial de una manera precisa. La importancia de la atracción hembra-hembra durante el establecimiento de nidos coincide con lo observado previamente para otra avispa excavadora, *Stizus continuus* (Klug, 1835) (Polidori *et al.*, 2008). Las hembras de *S. continuus*, sin embargo, excavan únicamente un nido en toda la estación (Asís *et al.*, 1988), y en el lugar en el que esta especie fue estudiada, nidifica prácticamente sola en la agregación (Polidori *et al.*, 2008). Por ello, el posible papel de la experiencia previa y de los nidos de heteroespecíficos permanecía, hasta la fecha, sin investigar en avispas excavadoras. Aquí se confirma el papel principal de la localización de los conespecíficos, al tener en cuenta los otros dos factores (experiencia previa y localización de los nidos de heteroespecíficos).

De manera interesante, los presentes resultados contrastan con lo que fue observado en otra especie del género, *Bembix pallidipicta* Smith, 1873, en la cual las

hembras reaccionaban negativamente ante la presencia de otras hembras, de manera que existía una tendencia entre ellas a espaciarse entre sí (Rubink, 1982). El robo de presas entre las hembras de esta especie (Evans, 1957) podría tener un papel importante en este comportamiento de repulsión o sobredispersión (Rubink, 1982), ya que al aumentar las distancias habría menos oportunidades de ser atacadas por un conespecífico. En otra avispa excavadora, *Ammophila sabulosa* (Linnaeus, 1758), las hembras que solapaban sus grupos de nidos sufrían un mayor cleptoparasitismo por parte de los conespecíficos que las hembras con grupos de nidos segregados (Casiraghi *et al.*, 2003), lo cual apoyaría, también, esta hipótesis. En hormigas, la competición intraespecífica ha sido citada a menudo como una causa principal que produce patrones espaciales regulares de las colonias (Ryti y Case, 1986; Cushman *et al.*, 1988; Boulay *et al.*, 2007), y un resultado similar ha sido hallado recientemente para una termita (Bourguignon *et al.*, 2011). En este estudio no fue observado ningún caso de robo de presas entre hembras en ninguna de las tres especies de *Bembix*, de manera que en esta ocasión el comportamiento de atracción no llevaría asociadas consecuencias negativas. Posiblemente, comportamientos agresivos entre individuos, relacionados con la competencia, subyacen bajo esta variabilidad comportamental. Un estudio reciente sobre hormigas concluyó que, en una de las especies, una baja agresividad mediada por la familiaridad produce una distribución espacial agrupada de las colonias (Tanner y Keller, 2012). Por otro lado, estudios con tres especies de abejas del género *Apis* Linnaeus, 1758, han demostrado que una distribución agrupada dentro de las agregaciones de nidos no se origina a partir del agrupamiento de colonias hijas alrededor de una única colonia fundadora, sino que, probablemente, enjambres no relacionados nidifican preferentemente cerca de nidos ya existentes (Oldroyd *et al.*, 2000; Paar *et al.*, 2004; Wattanachaiyingcharoen *et al.*, 2008). Que los conespecíficos

tengan un papel en la elección del lugar para el establecimiento de nidos es improbable, por el contrario, en las abejas terrícolas *Dieunomia triangulifera* (Vachal, 1897) (Halictidae) (Wuellner, 1999) y *Halictus rubicundus* (Christ, 1791) (Potts y Willmer, 1997). En estos casos, la dureza del suelo, la hidratación, la pendiente y otros factores abióticos fueron mucho más importantes que la presencia de conespecíficos nidificantes. Los factores edáficos son ciertamente importantes en las decisiones de nidificación de las especies de *Bembix* objeto de estudio, pero su aparente pequeña variación dentro de las agregaciones hace que sea improbable que tengan una mayor importancia que la presencia de conespecíficos. En *S. continuus*, especie para la que el área de estudio presentaba una importante variabilidad en la dureza del suelo, las avispa prefirieron nidificar en porciones de suelo más suaves bajo arbustos, pero, incluso así, la atracción de los conespecíficos fue el determinante principal del agrupamiento de los nidos (Polidori *et al.*, 2008).

Parece haber un efecto débil de la posición del nido anterior sobre las futuras decisiones de establecimiento de nidos, particularmente a pequeña escala, en la cual los nidos activos de conespecíficos parecen seguir jugando el papel principal. Este patrón es similar al observado en un ave paseriforme, en la cual la información social (en términos de la presencia de conespecíficos) influyó sobre la selección del lugar de nidificación; sin embargo, aunque los individuos regresaban año tras año a la misma área de cría, se asentaban en diferentes territorios (si éstos estaban disponibles) (Hoi *et al.*, 2012).

En el presente estudio, *B. merceti*, *B. sinuata* y *B. zonata* solaparon en gran medida sus áreas de nidificación, pero las hembras no nidificaron particularmente cerca de los nidos de los congéneres. Ello contrasta, al menos a pequeña escala (dentro de agregaciones de nidos de una sola especie), con la *hipótesis de copia del hábitat de los*

heteroespecíficos, la cual establece que los animales pueden emplear información pública procedente de otras especies con requerimientos ecológicos similares (Parejo *et al.*, 2005). De manera interesante, en otras agregaciones multiespecíficas de avispas excavadoras, las especies que pertenecían al mismo género parecieron segregar sus áreas de ocupación (revisión en Evans y O'Neill, 2007). Quizá, especies muy cercanas que tenían requerimientos específicos diferentes se mantuvieron, en cierto modo, separadas dentro de un hábitat compartido más amplio, mientras que las poblaciones objeto del presente estudio tienen, probablemente, requerimientos muy similares. Por otro lado, la competencia interespecífica parece ser importante para la sobredispersión de los nidos de hormigas (Hölldobler y Wilson, 1990).

La atracción hembra-hembra detectada en el modelo estudiado es congruente con el mecanismo de “tradición” para la selección del lugar de nidificación (Avital y Jablonka, 2001); además, podría responder a un comportamiento de “copia”, debido a que la localización de un nido que ha sido excavado y aprovisionado con éxito podría ser empleado como pista que aumente la precisión de la evaluación del lugar de nidificación, o bien podría reducir sus costes, de manera similar a lo que ocurre en algunos animales que se aparean de forma poligínica, en los cuales las hembras no siempre escogen sus apareamientos independientemente, sino que pueden copiar sus elecciones de otras hembras (Gibson y Höglund, 1992). Es necesario señalar que estudios comparativos que incluyan especies tanto solitarias como sociales de himenópteros, en los que un preciso análisis espacial de los nidos se integre con tests de agresividad entre hembras nidificantes, podría ser de gran ayuda para comprender de qué manera los comportamientos de atracción y repulsión desarrollan su papel a la hora de determinar la organización espacial dentro de agregaciones tanto monoespecíficas como multiespecíficas.

CONCLUSIONES

- 1) Existe una ligera influencia de la posición del nido anterior a la hora de tomar decisiones sobre la posición para establecer los nidos siguientes. Sin embargo, el principal factor biótico que influye en la formación y desarrollo de las agregaciones espaciales de nidos en las especies de avispa estudiadas parece ser la tendencia de las hembras a emplear la posición de los conespecíficos como pista para decidir el lugar de asentamiento de los propios nidos.
- 2) El papel principal de la atracción hembra-hembra a la hora de establecer los nidos puede responder a un comportamiento de “tradición” o de “copia”, que ofrecerían la posibilidad de aumentar la precisión para la elección de un emplazamiento correcto, así como de reducir los costes de la búsqueda.
- 3) Aunque *B. merceti*, *B. zonata* y *B. sinuata* solapan en gran medida sus áreas de nidificación, las hembras no nidifican particularmente cerca de los nidos de sus congéneres, de manera que no existe una influencia de la posición de los nidos de los congéneres sobre el establecimiento de nuevos nidos, y el solapamiento se debe, probablemente, a que las tres especies tienen requerimientos similares en cuanto al tipo de hábitat.

REFERENCIAS

- Alcock, J.** (1975): Social interactions in the solitary wasp *Cerceris simplex* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behaviour* **54**: 142 - 52.
- Alexander, B. A. y Asís, J. D.** (1997): Patterns of nest occupancy and provisioning in *Cerceris rufopicta* Smith (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Ins. Behav.* **10**: 871 - 893.
- Asís, J. D., Gayubo, S. F. y Tormos, J.** (1992): Data on the nesting behaviour of five european *Bembix* and description of the mature larvae of *B. merceti* and *B. rostrata*. *Deut. Entomol. Z.* **39**: 221 - 231.

- Asís, J. D., Tormos, J. y Gayubo, S. F.** (2004): Nesting behaviour and provisioning in *Bembix merceti* and *Bembix zonata* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Nat. Hist.* **38**: 1799 - 1809.
- Asís, J. D., Tormos, J. y Jimenez, R.** (1988): Contribution to the study of the biology of *Stizus continuus* (Hymenoptera: Sphecidae). *Entomol. News* **99**: 199 - 206.
- Avital, E. y Jablonka, E.** (2001): *Animal traditions: behavioural inheritance in evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ballesteros, Y., Tormos, J., Gayubo, S. F. y Asís, J. D.** (2012): Notes on the prey, nesting behaviour and natural enemies of three *Bembix* sand wasps (Hymenoptera: Crabronidae) in the Iberian Peninsula. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **48**: 281 - 288.
- Bonte, D.** (2005): Anthropogenic induced changes in nesting densities of the dune-specialised digger wasp *Bembix rostrata*. *Eur. J. Entomol.* **102**: 809 - 812.
- Boulay, R., Cerdá, X., Simon, T., Roldán, M. y Hefetz, A.** (2007): Intra-specific competition in the carpenter ant *Camponotus cruentatus*: should we expect the Dear Enemy Effect? *Anim. Behav.* **74**: 985 - 993.
- Boulay, R., Galarza, J. A., Chéron, B., Hefetz, A., Lenoir, A., van Oudenhove, L. y Cerdá, X.** (2010): Intraspecific competition affects population size and resource allocation in an ant dispersing by colony fission. *Ecology* **91**: 3312 - 3321.
- Bourguignon, T., Lepage, M. y Roisin, Y.** (2011): Are the spatio-temporal dynamics of soil feeding termite colonies shaped by intraspecific competition? *Ecol. Entomol.* **36**: 776 - 785.
- Brockmann, H. J.** (1979): Nest-site selection in the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus* L. (Sphecidae). *Ecol. Entomol.* **4**: 211 - 224.
- Brown, C. R. y Brown, M. B.** (2000): Nest spacing in relation to nest settlement time in colonial cliff swallows. *Anim. Behav.* **59**: 47 - 55.
- Brown, M. B y Forsythe, A. B.** (1974): The small sample behavior of some statistics which test the equality of several means. *Technometrics* **16**: 129 - 132.
- Brown, G. P. y Shine, R.** (2005): Nesting snakes (*Tropidonophis mairii*, Colubridae) selectively oviposit in sites that provide evidence of previous successful hatching. *Can. J. Zool.* **83**: 1134 - 1137.

- Casiraghi, M., Polidori, C., Ferreri, P., Preatoni, D. G., Andrietti, F. y Martinoli, A. (2003): Does the distance among nest clusters affect reproductive success in *Ammophila sabulosa* (Hymenoptera, Sphecidae)? *Ethol. Ecol. Evol.* **15**: 329 - 341.
- Creel, S. y Creel, N. M. (1995): Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Anim. Behav.* **50**: 1325 - 1339.
- Cushman, J. H., Martinsen, G. D. y Mazeroll, A. I. (1988): Density and size-dependent spacing of ant nests: evidence for intraspecific competition. *Oecologia* **77**: 522 - 525.
- Danchin, E., Giraldeau, L. A., Valone, T. J. y Wagner, R. H. (2004): Public information: from nosy neighbours to cultural evolution. *Science* **305**: 487 - 491.
- Duncan, R. P. (1991): Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *J. Ecol.* **69**: 559 - 564.
- Evans, H. E. (1957): *Studies on the comparative ethology of digger wasps of the genus Bembix*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, NY.
- Evans, H. E. y O'Neill, K. M. (1988): *The Natural History and Behavior of North American Beewolves*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Evans, H. E. y O'Neill, K. M. (2007): *The sand wasps. Natural history and behavior*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Fernández-Escudero, I. y Tinaut, A. (1999): Factors determining nest distribution in a high mountain ant. *Ethol. Ecol. Evol.* **11**: 325 - 338.
- Fisher, J. B., Trulio, L. A., Biging, G. S. y Chromczak, D. (2007): An analysis of spatial clustering and implications for wildlife management: a burrowing owl example. *Env. Manag.* **39**: 403 - 411.
- Foitzik, S. y Heinze, J. (1998): Nest site limitation and colony takeover in the ant *Leptothorax nylanderii*. *Behav. Ecol.* **9**: 367 - 375.
- Fraenkel, G. S. y Gunn, D. L. (1961): *The orientation of animals: kineses, taxes, and compass reactions*. Dover Publications, NY.
- Gibson, R. M. y Höglund, J. (1992): Copying and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* **7**: 229 - 232.
- Gießelmann, U. C., Wiegand, T., Meyer, J., Vogel, M. y Brandl, R. (2008): Spatial distribution of communal nests in a colonial breeding bird: benefits without costs? *Austral Ecol.* **33**: 607 - 613.

- Haase, P.** (1995): Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: introduction and methods of edge correction. *J. Veg. Sci.* **6**: 575 - 582.
- Hamilton, W. D.** (1971): Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* **31**: 295 - 311.
- Hoi, H., Krištin, A., Valera, F. y Hoi, C.** (2012): Traditional versus non-traditional nest-site choice: alternative decision strategies for nest-site selection. *Oecologia* **169**: 117 - 124.
- Hölldobler, B. y Wilson, E. O.** (1990): *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Jovani, R. y Tella, J.** (2007): Fractal bird nest distribution produces scale-free colony sizes. *Proc. R. Soc. B* **274**: 2465 - 2469.
- Katzner, T. E., Bragin, E. A., Knick, S. T. y Smith, A. T.** (2003): Coexistence in a multispecies assemblage of eagles in Central Asia. *Condor* **105**: 538 - 551.
- Kenne, M. y Dejean, A.** (1999): Spatial distribution, size and density of nests of *Myrmecaria opaciventris* Emery (Formicidae, Myrmecinae). *Insect. Soc.* **46**: 179 - 185.
- Krause, J. y Ruxton, G. D.** (2002): *Living in Groups*. Oxford University Press, Oxford.
- Krupa, J. J.** (1994): Breeding biology of the Great Plains Toad in Oklahoma. *J. Herpetol.* **28**: 217 - 224.
- Mokany, A. y Shine, R.** (2002): Oviposition site selection by mosquitoes is affected by cues from conspecific larvae and anuran tadpoles. *Austral. Ecol.* **28**: 33 - 37.
- Muller, K. L., Stamps, J. A., Krishnan, V. V. y Willits, N. H.** (1997): The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes aedon*). *Am. Nat.* **150**: 650 - 661.
- Nordell, S. E. y Valone, T. J.** (1998): Mate choice copying as public information. *Ecol. Lett.* **1**: 74 - 76.
- Oldroyd, B. P., Osborne, K. E. y Mardan, M.** (2000): Colony relatedness in aggregations of *Apis dorsata* Fabricius (Hymenoptera, Apidae). *Insect. Soc.* **47**: 94 - 95.
- Paar, J., Oldroyd, B. P., Huettinger, E. y Kastberger, G.** (2004): Genetic structure of an *Apis dorsata* population: the significance of migration and colony aggregation. *J. Hered.* **95**: 119 - 126.
- Parejo, D., Danchin, E. y Avilés, J. M.** (2005): The heterospecific habitat copying hypothesis: can competitors indicate habitat quality? *Behav. Ecol.* **16**: 96 - 105.

- Polidori, C., Casiraghi, M., Di Lorenzo, M., Valarani, B. y Andrietti, F.** (2006a): Philopatry, nestchoice and aggregation temporal-spatial change in the digger wasp *Cerceris arenaria* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Ethol.* **24**: 155 - 163.
- Polidori, C., Federici, M., Papadia, C. y Andrietti, F.** (2006b): Nest sharing and provisioning activity of females of the digger wasp, *Cerceris rubida* (Hymenoptera: Crabronidae). *It. J. Zool.* **73**: 55 - 65.
- Polidori C., Giordani I., Mendiola P., Asís J. D., Tormos J. y Selfa J.** (2010): Emergence and dispersal relative to natal nest in the digger wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae). *C. R. Biol.* **333**: 255 - 264.
- Polidori, C., Mendiola, P., Asís, J. D., Tormos, J., Selfa, J. y Andrietti, F.** (2008): Female-female attraction influences nest establishment in the digger wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae). *Anim. Behav.* **75**: 1651 - 1661.
- Potts, S. G. y Willmer, P.** (1997): Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground-nesting halictine bee. *Ecol. Entomol.* **22**: 319 - 328.
- Potts, S. G. y Willmer, P.** (1998): Compact housing in built-up areas: spatial patterning of nests in aggregations of a ground-nesting bee. *Ecol. Entomol.* **23**: 427 - 432.
- Punntila, P.** (1996): Succession, forest fragmentation, and the distribution of wood ants. *Oikos* **75**: 291 - 298.
- Quinn, G. P. y Keough, M. J.** (2002): *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ripley, B. D.** (1976): The second order analysis of stationary processes. *J. Appl. Probab.* **13**: 255 - 266.
- Ripley, B. D.** (1981): *Spatial Statistics*. John Wiley Sons, NY.
- Rosenheim, J. A.** (1990): Density-dependent parasitism and evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **83**: 277 - 286.
- Rubink, W. L.** (1982): Spatial patterns in a nesting aggregation of solitary wasps: evidence for the role of conspecifics in nest-site selection. *J. Kansas Entomol. Soc.* **55**: 52 - 56.
- Ryti, R. T. y Case, T. J.** (1986): Overdispersion of ant colonies: a test of hypotheses. *Oecologia* **69**: 446 - 453.

- Santamaría, C., Armbrrecht, I. y Lachaud, J. P.** (2009): Nest Distribution and Food Preferences of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae) in Shaded and Open Cattle Pastures of Colombia. *Sociobiology* **53**: 517 - 541.
- Soares, S. M. y Schoereder, J. H.** (2001): Ant-nest distribution in remnant of tropical rainforest in southeastern Brazil. *Insect. Soc.* **48**: 280 - 286.
- Stamps, J. A.** (1988): Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *Am. Nat.* **131**: 329 - 347.
- Tanner, C. J. y Keller, L.** (2012): Nest distribution varies with dispersal method and familiarity mediated aggression for two sympatric ants. *Anim. Behav.* **84**: 1151 - 1158.
- Tilman, D. y Kareiva, P.** (1997): *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton.
- Urbaniak, G. C. y Plous, S.** (2013): Research Randomizer (Version 4.0) [Computer software]. Retrieved on June 22, 2013, <http://www.randomizer.org/>.
- Waldman, B.** (1982): Adaptive significance of communal oviposition in wood frogs (*Rana sylvatica*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **10**: 169 - 174.
- Wattanachaiyingcharoen, W., Wongsiri, S. y Oldroyd, B. P.** (2008): Aggregations of unrelated *Apis florea* colonies. *Apidologie* **39**: 531 - 536.
- Wuellner, C. T.** (1999): Nest site preference and success in a gregarious, ground-nesting bee *Dieunomia triangulifera*. *Ecol. Entomol.* **24**: 471 - 479.
- Yanega, D.** (1990): Philopatry and nest founding in a primitively social bee, *Halictus rubicundus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **27**: 37 - 42.

CAPÍTULO 6

Comunicación química entre la avispa cuco *Parnopes grandior* (Hymenoptera: Chrysididae) y sus hospedadores, avispas excavadoras del género *Bembix* (Hymenoptera: Crabronidae)

RESUMEN

Las especies de avispas que almacenan grandes cantidades de provisiones en sus nidos son objetivos particularmente interesantes para determinados tipos de parásito (por ejemplo, para cleptoparásitos o avispas cuco). Los intereses de parásitos y hospedadores son altamente divergentes, en tanto que los primeros deben perfeccionar sus estrategias para evadir la detección por parte de los hospedadores, mientras que los segundos deben mejorar sus mecanismos para detectar y evitar a los parásitos. Las avispas cuco pueden pasar desapercibidas dentro de los nidos de sus hospedadores a través de la posesión de un olor similar al de los mismos (mimetismo o camuflaje) o, alternativamente, teniendo un olor débil (insignificancia química). En el presente trabajo fueron analizados químicamente ejemplares de tres especies excavadoras del género *Bembix* (*B. merceti*, *B. zonata* y *B. sinuata*) y del crisídido *Parnopes grandior*, con el propósito de describir el tipo y cantidad de compuestos hidrocarbonados presentes en su cutícula (CHCs), así como para descubrir si se han desarrollado estrategias de mimetismo, camuflaje, o insignificancia química por parte del parásito. Los análisis químicos fueron apoyados con la realización de pruebas comportamentales (tests *circle tube*, en los cuales se registraba el tipo de respuesta de las hembras de las diferentes

especies de avispa hacia la presencia de *P. grandior* y de un crisídido control, *Hedychrum longicolle*, que tiene hospedadores diferentes (abejas)), así como con la recolección de capullos para evaluar el grado de parasitismo por *P. grandior*. Si existiera mimetismo, camuflaje o insignificancia química en los sistemas *Bembix*-*P. grandior* estudiados, sería de esperar que las especies hospedadoras no detecten a este crisídido en los experimentos *circle tube*, pero que, por el contrario, reconozcan a *H. longicolle*. Adicionalmente, los perfiles cuticulares de *P. grandior* y de las especies de *Bembix* deberían ser similares (en el caso de que existiera mimetismo o camuflaje) o bien sería de esperar que la cantidad de CHCs fuese menor en *P. grandior* (en el caso de la insignificancia). Las especies de *Bembix* no fueron significativamente ni más agresivas ni más tolerantes hacia *P. grandior* que hacia *H. longicolle*. Sin embargo, *B. merceti* fue la única especie que nunca fue agresiva contra los crisídidos, y la que más frecuentemente evitó las interacciones con ellos. El análisis de similitud (ANOSIM) entre las especies reveló que *P. grandior* es químicamente mucho más semejante a *B. merceti* que el resto de *Bembix*, sugiriendo la existencia de mimetismo químico entre ambas especies. Por otro lado, no se detectaron señales de insignificancia química (en sentido estricto) por parte de *P. grandior*, aunque la presencia de grandes cantidades de CHCs de cadenas largas en *P. grandior* podría dificultar la detección del parásito por parte de *B. zonata* y *B. sinuata*, posibilitando la existencia de un cierto nivel de parasitismo sobre ambas.

INTRODUCCIÓN

Las abejas y avispas que llevan a cabo un cierto cuidado parental son objetivos particularmente interesantes para determinados tipos de parásitos (Wilson, 1971; Jacob-Remacle, 1986; Evans y O'Neill, 1988), ya que almacenan grandes cantidades de provisiones altamente nutritivas en el interior de los nidos para alimentar a su progenie.

Muchas de ellas ponen en práctica estrategias para contrarrestar el impacto del parasitismo al que son sometidas por parte de diferentes enemigos naturales: por ejemplo, construyen falsos nidos o celdas vacías (Evans, 1966; Tepedino *et al.*, 1979), llevan a cabo maniobras de evasión o *freeze-stops* durante el retorno al nido, así como la limpieza del mismo (Evans, 1970; Hager y Kurczewski, 1985; Spofford *et al.*, 1986; Evans y O'Neill, 1988; Rosenheim, 1988; Polidori *et al.*, 2009), dispersan los montículos de arena evacuada durante la construcción de los nidos y/o colocan cierres externos o internos en los mismos para evitar que éstos sean descubiertos (Batra, 1965; Kurczewski, 1967; Polidori *et al.*, 2009), habiéndose observado la presencia de cierres temporales y la dispersión de los montículos en diferentes especies de *Bembix* Fabricius, 1775 (Asís *et al.*, 1992, 2004; Ballesteros *et al.*, 2012). En otro crabronido, *Philanthus triangulum* (Fabricius, 1775), ha sido descrita toda una serie de estrategias comportamentales para luchar contra el parasitismo por parte del crisídido especializado *Hedychrum rutilans* Dahlbom, 1854, que incluyen ataques directos contra los parásitos cuando éstos son detectados visualmente por las hembras de *P. triangulum* en las proximidades del nido, así como el traslado de la máxima actividad de las hembras a la franja horaria en la que la actividad del crisídido es menor, o la sincronización temporal de los periodos de alta actividad de las hembras de *P. triangulum*, de manera que, debido a la gran densidad de huéspedes en determinados periodos del día, algunas de las hembras concentrarían la atención de los crisídidos, mientras que otras podrían pasar desapercibidas y no ser parasitadas (Bordon, datos no publicados, en Strohm *et al.*, 2001; Strohm *et al.*, 2001, 2008; Polidori *et al.*, 2010).

Sin embargo, a pesar de los esfuerzos de los himenópteros hospedadores, el parasitismo sigue estando presente, y, en algunas ocasiones, en tasas elevadas (con respecto al parasitismo por Chrysididae, por ejemplo, Strohm *et al.*, 2001 documentaron

que una proporción del 6,20% de las celdas de *P. triangulum* originaron individuos de *H. rutilans*). Se trata, por tanto, de una “carrera de armamentos” en la que, mientras las especies de hospedadores deben perfeccionar mecanismos para detectar a sus enemigos, evitando así los eventos de parasitismo, los parásitos deben desarrollar estrategias para evadir esa detección (Strohm *et al.*, 2008). Que la presencia actual o previa de un parásito en el nido sea percibida por los hospedadores puede tener consecuencias negativas para el parásito, tales como la retirada de sus huevos o la destrucción de los mismos (Rosenheim, 1988; Kimsey y Bohart, 1990), así como el abandono del nido, habiendo sido observados dichos abandonos en respuesta a la percepción de la presencia de parásitos en las inmediaciones del nido, o de la entrada previa de éstos al mismo (Cane y Miyamoto, 1979; Rosenheim, 1988; Asís *et al.*, 2004; Ballesteros *et al.*, 2012). Específicamente, el abandono de un nido en el que el parásito haya dejado un huevo por parte de la hembra hospedadora, en las especies que llevan a cabo un aprovisionamiento de tipo progresivo (siendo éste el caso de *Bembix*) podría significar la interrupción del suministro de presas al nido, y la consecuente muerte del parásito por inanición.

En aquellos himenópteros que construyen sus nidos bajo tierra, las pistas químicas se tornan primordiales a la hora de detectar intrusos debido a la ausencia de luz (Strohm *et al.*, 2008), de manera que volverse “invisible” a nivel químico podría ser de mayor importancia para los parásitos que atacan a este tipo de himenópteros. En la literatura se han citado tres mecanismos principales para conseguir esa indetectabilidad química en himenópteros y otros grupos de insectos, y todas ellas tienen como objetivo evitar el depósito en el nido de pistas químicas que puedan llamar la atención del hospedador u hospedadores: por un lado, está el *mimetismo químico*, que implica una biosíntesis activa de los compuestos típicos del hospedador por parte de los parásitos, siendo éste un mecanismo observado en numerosos casos (e.g. Howard *et al.*, 1982;

Martin *et al.*, 2010), que cuenta con una especial relevancia a nivel de parásitos sociales (D'Ettorre *et al.*, 2002; Errard *et al.*, 2006). Por otro lado, se encuentra el *camuflaje químico*, en el que, a diferencia del mimetismo, los parásitos (y en algunos casos los depredadores) adquieren los compuestos químicos a partir de los hospedadores gracias al contacto con los mismos o con materiales del nido, trofalaxis y otros métodos (Akino *et al.*, 1999), existiendo ejemplos en Martin *et al.* (2001), Allan *et al.* (2002) y D'Ettorre *et al.* (2002). Una tercera posibilidad es la *insignificancia química*, en la cual los individuos no poseen un perfil químico propio, o bien poseen una cantidad muy baja de compuestos químicos, de manera que no son reconocidos como extraños por los hospedadores (Jeral *et al.*, 1997; Lenoir *et al.*, 2001; D'Ettorre *et al.*, 2002; Lambardi *et al.*, 2007; Strohm *et al.*, 2008). Frecuentemente, en la naturaleza se dan estrategias combinadas, y a veces no definidas dentro de los límites discretos de una de ellas (e.g. Akino *et al.*, 1999; Kroiss *et al.*, 2008; Uboni *et al.*, 2012).

La cutícula de los insectos alberga una gran variedad de lípidos, tales como ésteres, ácidos grasos libres, alcoholes primarios y secundarios, cetonas y esteroides, si bien los CHCs (compuestos hidrocarbonados cuticulares) son los más investigados debido a su papel clave a nivel de comunicación (Blomquist y Bagnères, 2010), siendo eficiente para los sistemas parásito-hospedador dirigir sus esfuerzos hacia la mejora del mimetismo, camuflaje o insignificancia a nivel de este tipo de compuestos. Los CHCs recubren por completo la superficie externa de los insectos, y su función primaria es evitar la desecación, abrasión o infecciones de los mismos (Hadley, 1981; Lockey, 1988; Buckner, 1993; St. Leger, 1995; Gibbs, 1998; Martin *et al.*, 2010). Sin embargo, los CHCs tienen una importante función secundaria: actúan como semioquímicos para el reconocimiento entre dos o más individuos (Howard y Blomquist, 2005; Blomquist, 2010) a nivel de especie, género, casta, estado reproductivo, parientes o compañeros de

nido, o de parásitos y parasitoides (Greenberg, 1979; Howard, 1982; Takahashi y Gassa, 1995; Singer, 1998; Lahav *et al.*, 1999; Ruther *et al.*, 2002; Gamboa, 2004; Howard y Blomquist, 2005; Lucas *et al.*, 2005).

El estudio de los CHCs ha demostrado ser muy útil a la hora de explicar diversos comportamientos observados en la naturaleza, o de clarificar relaciones entre especies, o entre los individuos pertenecientes a una misma especie o población. En el presente estudio se proponen como objetivos: (1) llevar a cabo un análisis de los CHCs de diferentes especies de *Bembix* y de su potencial parásito, el crisídido *Parnopes grandior* (Pallas, 1771); (2) explicar los tipos de respuestas comportamentales mostrados por las diferentes especies de hospedador hacia el parásito, a través del grado de semejanza entre sus CHCs; y (3) testar si las hembras de *P. grandior* emplean alguna de las tres estrategias descritas (mimetismo, camuflaje o insignificancia) para tener éxito en sus eventos de parasitismo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sujetos de estudio

Las especies de hospedadores empleadas en el presente estudio, pertenecientes al género *Bembix* (*B. merceti* Parker, 1929, *B. zonata* Klug, 1835 y *B. sinuata* Panzer, 1804), capturan diferentes familias del orden Diptera para alimentar a sus larvas (Evans y O'Neill, 2007; Ballesteros *et al.*, 2012), aportando presas a través del método de aprovisionamiento *progresivo*, en el cual el aporte se solapa en el tiempo con la fase larvaria de la descendencia, y la hembra cierra el nido poco antes de que la larva comience a construir su capullo (Evans, 1966).

Además, se utilizaron dos crisídidos: *Parnopes grandior* y *Hedychrum longicolle* Abeille, 1877 (Hymenoptera: Chrysidae). *P. grandior* es un parásito

generalista, habiendo sido citado como enemigo natural de al menos siete especies de *Bembix* (Abeille, 1878; Grandi, 1930, 1934; Semenov y Nikolskaya, 1954; Asís *et al.*, 1992). *H. longicolle*, por su parte, ataca a larvas de abejas del género *Halictus* Latreille, 1804 (Abeille, 1878); de acuerdo con ello, en el área de estudio donde fueron capturados los ejemplares de *H. longicolle*, se encontraba también una agregación de una especie de *Halictus*, entremezclada con los nidos de *Bembix*. Sin embargo, *H. longicolle* no ha sido citado como parásito de *Bembix*, de manera que fue empleado como *outgroup* para llevar a cabo este análisis.

Obtención y conservación de muestras

Para el análisis de los CHCs, un total de 5 *B. merceti* hembras, 9 *B. merceti* machos, 5 *B. zonata* hembras, 9 *B. zonata* machos, 5 *B. sinuata* hembras, 6 *B. sinuata* machos, 11 *P. grandior* hembras, 4 *P. grandior* machos y 5 *H. longicolle* hembras, fueron capturados en julio-agosto de 2009 y 2010 con una manga entomológica y transferidos a viales individuales de vidrio, evitando el contacto con las manos para prevenir contaminaciones de la cutícula. Los viales fueron etiquetados y rápidamente colocados en una nevera portátil, transfiriéndolos a un congelador (-20 °C) al final de la jornada de campo.

Además, para la valoración del grado de parasitismo por *P. grandior* en las diferentes especies de *Bembix*, en julio-agosto de 2009, 2010 y 2011 fueron obtenidos un total de 22 capullos de *B. merceti*, 20 de *B. zonata* y 30 de *B. sinuata*, procedentes de la excavación de nidos pertenecientes a 22, 19 y 20 hembras, respectivamente. Estos capullos eran extraídos transcurrido un tiempo mínimo de dos días desde que la hembra cerraba el nido (para permitir que la larva tuviera tiempo suficiente para construir el capullo), y alojados en viales individuales de plástico junto con los restos del material pedotrófico encontrados en la celda. Los viales fueron etiquetados y sus tapas

perforadas para permitir la renovación del aire dentro de los mismos. Al comenzar la segunda quincena de octubre, los capullos obtenidos cada año se introducían en un refrigerador (a temperatura de unos 6 °C) durante aproximadamente 7 meses para simular la variación de temperaturas que tiene lugar en el campo, tras los cuales se extraían del refrigerador y se mantenían a temperatura ambiente hasta la emersión de los adultos. Los capullos que no daban lugar a adultos durante ese verano, eran sometidos a un nuevo ciclo de refrigeración-temperatura ambiente, junto con los nuevos capullos obtenidos del campo. Todos los capullos que no dieron lugar a adultos tras el segundo ciclo, fueron cuidadosamente abiertos utilizando un bisturí, para la observación de sus contenidos.

Pruebas *circle tube*

Las pruebas *circle tube* fueron llevadas a cabo en julio-agosto de 2011 y julio de 2013, para obtener información sobre el tipo de comportamiento mostrado por las diferentes especies de *Bembix* hacia los individuos de las dos especies de crisídido, de manera que pudiera contrastarse si existen diferencias entre el tipo de respuestas ejercidas hacia la presencia de un crisídido que actúa como parásito del género, y la de otro del que no existen citas de su parasitismo sobre *Bembix*. Para desarrollar el estudio, se definieron las siguientes combinaciones de hembra de *Bembix* + hembra de crisídido (de aquí en adelante, *tratamientos*), efectuándose un total de 60 pruebas (entre paréntesis aparece el número de pruebas realizado para cada tratamiento):

- *B. merceti* vs. *P. grandior* (12).
- *B. merceti* vs. *H. longicolle* (8).
- *B. sinuata* vs. *P. grandior* (8).
- *B. sinuata* vs. *H. longicolle* (7).
- *B. zonata* vs. *P. grandior* (12).

- *B. zonata* vs. *H. longicolle* (13).

Las hembras de *Bembix*, *P. grandior* y *H. longicolle* fueron marcadas en este punto del estudio, para evitar llevar a cabo el experimento con parejas repetidas, empleando rotuladores permanentes Uni Paint Mitsubishi ®, con los que se aplicaban combinaciones individuales de puntos de colores sobre el tórax (una técnica ya establecida en estudios comportamentales con avispa, Alexander y Asís, 1997; Asís *et al.*, 2004; Ballesteros *et al.*, 2012). Asimismo, los insectos se pesaban en una balanza Ohaus Scout Pro ($\pm 0,001$ g), encerrándolos previamente en un vial Eppendorf de 2 ml para restringir sus movimientos, siendo liberados posteriormente. Las parejas de insectos que constituían los diferentes tratamientos se introdujeron en tubos flexibles de silicona transparente, de 1 cm de diámetro y 45 cm de longitud, curvándolos hasta formar una circunferencia y uniéndolos por sus extremos para conformar un circuito cerrado. Se registraron las primeras 5 interacciones entre los dos individuos, siendo estas clasificadas como AG (si tenían lugar comportamientos agresivos de *Bembix* hacia el crisídido, englobándose en esta categoría acciones tales como morder, aguijonear, empujar, o correr hacia el crisídido), TOL (comportamientos tolerantes/cooperativos entre la pareja de insectos, que incluyen adelantamientos de *Bembix* al crisídido o viceversa, ya sea en interacciones frontales o traseras, y sin evidencia de agresividad); o EV (que incluye comportamientos en los cuales uno de los insectos evita un encuentro con el otro: *Bembix* se queda quieta, cambia de sentido o retrocede si encuentra al crisídido; mientras que éste cambia de sentido o se queda quieto; o bien *Bembix* camina tras el crisídido sin comportamiento aparentemente agresivo), registrándose también la duración total del experimento hasta la conclusión de las 5 interacciones. Los ensayos fueron realizados en el área de estudio, y las parejas de insectos fueron liberadas al finalizar los mismos. Cada experimento concluyó tras una duración máxima de 15

minutos, tras los cuales las parejas eran liberadas aunque no hubieran completado las 5 interacciones.

Extracción de los CHCs y cromatografía de gases-espectrometría de masas (GC-MS)

Con el objetivo de llevar a cabo un estudio comparativo de los CHCs de las diferentes especies de *Bembix* y de crisídidos, las muestras almacenadas en viales eran descongeladas y sus CHCs extraídos. Para la extracción, se utilizó pentano puro (> 99,0%), añadido en la cantidad necesaria para cubrir totalmente la muestra, dejando actuar 10 minutos; asimismo, se añadió una sustancia estándar de cuantificación (100 μ l de una disolución de octadecano en heptano, en concentración de 1 mg/100 ml). El extracto era después transferido a nuevos viales, conservando los ejemplares de *Bembix* y crisídidos en los viales originales y guardándolos para su posterior determinación. Los extractos eran reducidos en volumen con una corriente de N₂ y transferidos a un tercer vial con inserto cónico y membrana penetrable, y posteriormente dispuestos en el carrete del cromatógrafo.

Se utilizó un cromatógrafo de gases Hewlett Packard HP 6890 Series, acoplado a un detector selectivo de masas Hewlett Packard HP 5973 (Agilent Technologies, Böblingen, Alemania). El cromatógrafo estaba equipado con una columna capilar de sílice J&W DB-1 de 30 m de longitud y 0,25 mm de diámetro interno. La variación de temperatura fue programada de 60 a 300 °C a incrementos de 5 grados/min y con una permanencia de 10 min a 300 °C, utilizando helio como gas transportador a flujo constante de 1 ml/min. La inyección se efectuó a 250 °C en modo “*splitless*” (es decir, utilizando todo el volumen de muestra) durante un minuto, obteniendo el espectro de masas de los impactos de los electrones a 70 eV y 230 °C.

Análisis de datos

Para el análisis de los comportamientos exhibidos en las pruebas *circle tube*, la frecuencia de cada tipo de comportamiento entre parejas (AG, TOL o EV) fue normalizada para cada evento individual por la duración del ensayo, llevándose a cabo posteriormente tests de Kruskal-Wallis con comparaciones post-hoc de Dunn para analizar si el número de eventos por minuto difería entre los seis tratamientos en relación con cada uno de los tres comportamientos (AG, TOL o EV). Se emplearon tests no paramétricos de Kruskal-Wallis dado que, en muchos casos, no se pudo lograr la normalidad de los datos o las varianzas no fueron homogéneas.

Para el análisis de los CHCs, los picos de cada cromatograma fueron integrados manualmente, utilizando el Software ChemStation (Agilent Technologies, Böblingen, Alemania), y sus áreas relativas transformadas como:

$$\log_{10} \left(\left(\frac{\text{área relativa del pico}}{\text{media geométrica del área relativa del pico}} \right) + 1 \right)$$

siguiendo el precedente de Strohm *et al.* (2008). Cada especie y sexo se definió como un grupo (obteniéndose, en total, nueve grupos: hembras de *B. merceti*, machos de *B. merceti*, hembras de *B. zonata*, machos de *B. zonata*, hembras de *B. sinuata*, machos de *B. sinuata*, hembras de *P. grandior*, machos de *P. grandior* y hembras de *H. longicolle*), llevándose a cabo posteriormente un análisis de similitud (ANOSIM) de una vía con 999 repeticiones para testar si los grupos estaban correctamente definidos, así como un análisis *cluster* (empleando el método de agrupamiento “*group average*”). A la vista de los resultados del *cluster*, y previa elaboración de un gráfico de escalamiento multidimensional (MDS) (Fig. 2), obtenido a partir de 20 repeticiones, que permitió la asignación *a priori* de individuos a grupos, se realizó un ANOSIM adicional, incluyendo en el mismo grupo hembras de *P. grandior* y hembras de *B. merceti*, y en el

mismo grupo machos de *P. grandior* y machos de *B. merceti*. Tanto el gráfico MDS como los ANOSIM y el *cluster* fueron realizados en PRIMER v.5 (Primer-Ltd), a partir una matriz de similitud confeccionada con las distancias de Bray-Curtis.

Para testar si las hembras de *P. grandior* muestran algún tipo de reducción de la cantidad de CHCs con respecto a las hembras de *Bembix* (insignificancia química), se calculó el área total de los picos de cada individuo, hallando la cantidad equivalente de CHCs (nanogramos) a partir del área del pico originado por el estándar (añadido en cantidad conocida de 1000 ng), y normalizándolo por la masa corporal media de cada grupo (un método ya empleado por Uboni *et al.*, 2012). La masa corporal media fue hallada a partir de las hembras marcadas y pesadas de *Bembix*, *P. grandior* y *H. longicollis*. Se empleó un test no paramétrico de Kruskal-Wallis con comparaciones post-hoc de Dunn para testar posibles diferencias en las cantidades normalizadas de CHCs totales entre las hembras de las diferentes especies.

Para comparar el porcentaje de alcanos y alquenos compartidos por las hembras de las diferentes especies de *Bembix* con las hembras de las dos especies de crisídido, así como para comparar el porcentaje de alcanos y alquenos compartidos por las hembras de las diferentes especies de *Bembix* con un mismo crisídido, se realizaron tests *t* de Student pareados.

La cantidad total normalizada de CHCs para cada hembra fue transformada en su raíz cúbica para conseguir la distribución normal de los datos.

RESULTADOS

Análisis de la similitud de CHCs entre los diferentes grupos

En total, se detectaron 112 alcanos y alquenos diferentes, con cadenas de entre 19 y 35 átomos de carbono, siendo mucho más abundante el número de alquenos, que

aparecieron en proporción 6:1 con respecto a los alcanos. El número de compuestos en cada uno de los nueve grupos (hembras de *B. merceti*, machos de *B. merceti*, hembras de *B. zonata*, machos de *B. zonata*, hembras de *B. sinuata*, machos de *B. sinuata*, hembras de *P. grandior*, machos de *P. grandior* y hembras de *H. longicolle*) varió entre 35 y 67 (Tabla 1), siendo el número de CHCs presentes en los machos de las diferentes especies estudiadas menor, o similar, al de las hembras de su misma especie (Tabla 2).

En todos los grupos estudiados, los alcanos y alquenos con un número de carbonos impar, de entre 23 y 29 carbonos (según el grupo), fueron los compuestos predominantes, constituyendo un mínimo del 50% el área total de los picos en todos y cada uno de ellos (Tabla 1). Los compuestos que conformaban este 50% mínimo, fueron una mezcla de alcanos y alquenos en todos los casos, salvo en las hembras de *B. merceti* y en las de *B. zonata*, donde fueron únicamente alcanos (Tabla 1). El porcentaje de alcanos compartidos por cada especie y sexo de *Bembix* (hembras de *B. merceti*, machos de *B. merceti*, hembras de *B. zonata*, machos de *B. zonata*, hembras de *B. sinuata* y machos de *B. sinuata*) con las hembras de *P. grandior*, fue significativamente mayor que el porcentaje compartido con el crisídido control (*H. longicolle*) (test *t* pareado, $t_5=12,649$, $P<0,0001$), y lo mismo sucedió con respecto a los alquenos (test *t* pareado, $t_5=2,766$, $P=0,040$) (Tabla 3). De la misma manera, tanto en el caso de *P. grandior* como en el de *H. longicolle*, el porcentaje de alcanos fue mayor que el porcentaje de alquenos compartidos con los diferentes sexos y especies de *Bembix* (test *t* pareado, para *P. grandior*: $t_5=12,169$, $P<0,0001$; para *H. longicolle*: $t_5=17,020$, $P<0,0001$) (Tabla 3). El número de CHCs presentes en la cutícula fue diferente en las hembras de los distintos grupos (ANOVA, $F_{4,26}=40,908$, $R^2_{adj}=0,842$, $P<0,0001$), presentando las de *B. sinuata* y *H. longicolle* el menor número de compuestos y las de *P. grandior* el mayor (Tabla 2).

Tabla 1. Lista de CHCs y áreas relativas de los picos (%) de los mismos que aparecen, por término medio, en cada uno de los grupos analizados. Las cifras en negrita indican los compuestos que, ordenados decrecientemente según su área relativa, suman un mínimo del 50% del área total de todos los compuestos (se indica el % acumulado de los mismos). También se muestra el número total de CHCs diferentes en cada grupo. BmF: *B. merceti* hembras; BmM: *B. merceti* machos; BsF: *B. sinuata* hembras; BsM: *B. sinuata* machos; BzF: *B. zonata* hembras; BzM: *B. zonata* machos; PgF: *P. grandior* hembras; PgM: *P. grandior* machos; HeF: *H. longicollis* hembras.

Compuesto	BmF	BmM	BsF	BsM	BzF	BzM	PgF	PgM	HeF
C19alqueno1	0,284	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C19alqueno2	0,000	0,000	0,007	0,000	0,011	0,017	0,000	0,000	0,000
C19alqueno3	0,000	0,000	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C19alcano	0,000	0,000	0,021	0,013	0,074	0,077	0,060	0,064	0,341
C20alqueno1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000
C20alqueno2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,000	0,000	0,000	0,000
C20alqueno3	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C20alcano	0,000	0,000	0,006	0,016	0,032	0,025	0,037	0,026	0,281
C21alqueno1	1,988	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C21alqueno2	0,043	0,000	0,025	0,000	0,045	0,821	0,000	0,000	0,000
C21alqueno3	0,000	0,000	0,000	0,007	0,181	0,000	0,000	0,000	0,000
C21alqueno4	0,000	0,000	0,007	0,000	0,029	0,041	0,021	0,030	0,000
C21alqueno5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,979	0,011	0,000	0,000	0,000
C21alcano	0,028	0,014	0,068	0,065	1,657	2,394	0,195	0,329	1,706
C22alqueno1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,020	0,000	0,052	0,000	0,000
C22alqueno2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000	0,000
C22alqueno3	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,053	0,000	0,000
C22alqueno4	0,022	0,000	0,007	0,024	0,057	0,217	0,000	0,000	0,345
C22alqueno5	0,042	0,000	0,000	0,000	0,000	0,012	0,000	0,000	0,000
C22alqueno6	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,011	0,000	0,000	0,000
C22alcano	0,039	0,045	0,109	0,201	0,223	0,387	0,140	0,200	0,491
C23alqueno1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,018	0,000	0,000	0,000	0,000
C23alqueno2	0,062	0,800	0,748	2,298	2,185	0,000	0,156	0,307	0,578
C23alqueno3	0,000	0,000	0,000	0,000	0,075	13,259	0,000	0,000	0,000
C23alqueno4	0,025	0,009	0,125	0,138	0,102	0,262	0,155	0,322	0,825
C23alqueno5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,031	0,000	0,000	0,000	0,000
C23alqueno6	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,015
C23alqueno7	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000	0,000	0,039
C23alqueno8	0,054	0,000	0,035	0,098	0,028	0,066	0,000	0,000	0,105
C23alcano	2,856	4,247	11,442	15,415	11,506	12,009	1,410	1,304	12,627
C24alqueno1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,085	0,000	0,000
C24alqueno2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,077	0,000	0,000
C24alqueno3	0,131	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,099	0,000	0,000
C24alqueno4	0,000	0,000	0,000	0,000	0,102	0,000	0,000	0,000	0,000
C24alqueno5	0,012	0,168	0,728	1,402	0,070	0,259	0,121	0,000	1,388
C24alqueno6	0,000	0,000	0,000	0,168	0,034	0,057	0,061	0,000	0,651
C24alqueno7	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,013	0,000	0,000	0,000
C24alcano	0,164	0,246	0,569	0,748	0,305	0,395	0,215	0,194	0,610
C25alqueno2	0,000	0,000	0,000	0,000	1,217	0,000	0,000	0,000	0,684
C25alqueno3	1,091	6,133	0,000	0,000	0,752	4,398	0,424	0,153	4,278
C25alqueno4	0,397	6,133	17,025	0,000	0,201	0,613	0,445	0,356	12,947
C25alqueno5	0,801	0,160	9,716	32,593	0,361	0,000	0,000	0,000	0,000
C25alqueno6	0,000	0,000	0,015	0,018	0,000	0,005	0,000	0,000	0,187
C25alqueno7	0,598	0,000	0,000	0,019	0,007	0,018	0,000	0,000	0,000
C25alcano	5,129	6,597	12,436	11,500	10,324	7,333	3,528	1,438	8,423
C26alqueno1	0,678	0,169	0,000	0,000	0,000	0,000	0,102	0,000	0,000
C26alqueno2	0,298	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,309	0,000	0,000
C26alqueno3	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,115	0,000	0,000
C26alqueno4	0,138	0,415	1,048	0,549	0,044	0,352	0,159	0,000	1,297
C26alqueno5	0,272	0,000	0,000	0,000	0,074	0,042	0,183	0,409	0,601
C26alqueno6	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000
C26alcano	0,849	0,525	0,283	0,348	0,545	0,510	0,996	0,647	1,345

C27aqueno1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,000	0,000
C27aqueno2	0,361	0,547	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C27aqueno3	0,163	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C27aqueno4	0,445	0,003	0,000	0,000	0,979	0,000	0,000	0,000	1,060
C27aqueno5	1,265	2,070	0,000	0,000	0,000	0,000	1,559	0,486	1,515
C27aqueno6	0,938	8,634	14,103	5,264	0,833	8,649	0,724	0,000	0,000
C27aqueno7	3,922	10,704	0,000	0,049	0,433	0,873	3,644	15,167	4,139
C27aqueno8	2,414	0,000	0,000	0,000	0,087	0,000	0,000	0,000	0,138
C27acano	27,020	11,549	4,434	4,839	18,622	10,523	21,161	17,971	14,983
C28aqueno1	0,836	0,139	0,000	0,000	0,000	0,000	0,415	0,000	0,000
C28aqueno2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,036	0,000	0,000
C28aqueno3	0,035	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,111	0,000	0,000
C28aqueno4	0,297	0,002	0,000	0,000	0,000	0,039	0,206	0,000	0,000
C28aqueno5	0,039	0,000	0,000	0,000	0,087	0,000	0,000	0,000	0,000
C28aqueno6	0,244	0,526	0,270	0,241	0,240	0,919	1,864	0,000	1,606
C28aqueno7	0,222	0,000	0,000	0,000	0,070	0,000	0,000	0,558	0,000
C28aqueno8	0,075	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,250	0,000	0,000
C28acano	1,132	0,629	0,605	0,728	0,824	0,868	0,860	1,197	1,349
C29aqueno1	0,048	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C29aqueno2	0,247	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,529
C29aqueno3	1,237	0,698	0,029	0,000	3,868	0,000	0,240	0,000	0,000
C29aqueno4	0,000	7,147	0,000	0,000	1,558	0,000	27,106	5,785	2,079
C29aqueno5	3,020	0,000	3,787	1,696	2,336	0,000	0,000	0,000	0,000
C29aqueno6	0,940	6,498	0,000	0,400	0,000	15,349	4,628	0,000	0,844
C29aqueno7	1,659	0,000	1,543	0,000	0,627	0,503	1,033	10,518	0,669
C29aqueno8	2,722	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,254
C29acano	22,213	12,852	12,297	11,922	17,096	12,768	9,540	13,427	6,800
C30aqueno1	0,385	0,134	0,000	0,000	0,000	0,000	1,272	0,000	0,000
C30aqueno2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,145	0,000	0,000
C30aqueno3	0,526	0,123	0,000	0,000	0,000	0,000	0,255	0,840	0,000
C30aqueno4	0,039	0,000	0,000	0,000	0,470	0,000	0,000	0,000	0,000
C30aqueno5	0,023	0,000	0,000	0,000	0,035	0,000	1,183	2,659	0,000
C30aqueno6	0,148	0,128	0,137	0,182	0,128	0,333	0,000	0,000	0,000
C30aqueno7	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,378	0,000
C30acano	0,399	0,416	0,555	0,642	0,403	0,336	0,339	0,458	0,000
C31aqueno1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,035	0,000	0,000	0,000
C31aqueno2	0,037	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C31aqueno3	0,040	0,000	0,000	0,000	0,000	0,066	0,000	0,000	0,000
C31aqueno5	0,000	0,000	0,000	0,000	8,281	0,000	0,527	1,638	0,503
C31aqueno6	0,736	0,953	0,835	0,775	0,761	1,910	4,697	3,534	0,000
C31aqueno7	0,175	0,000	0,000	0,150	1,170	0,000	0,747	3,194	0,000
C31acano	3,698	4,628	5,749	5,813	3,978	2,070	1,383	4,415	1,509
C32aqueno1	4,629	4,628	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C32aqueno2	0,000	0,047	0,000	0,000	0,000	0,000	0,430	0,000	0,000
C32aqueno3	0,000	0,007	0,000	0,000	0,000	0,000	0,211	0,903	0,000
C32aqueno4	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,046	0,000	0,000
C32aqueno5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,276	0,000	0,159	0,000	0,000
C32aqueno6	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,025	0,000	0,000
C32aqueno7	0,006	0,000	0,000	0,000	0,063	0,000	0,349	2,538	0,000
C32aqueno8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,035	0,000	0,000	0,000	0,000
C32acano	0,000	0,063	0,112	0,203	0,142	0,000	0,191	0,454	0,000
C33aqueno1	0,000	0,000	0,000	0,000	2,081	0,000	0,832	3,063	0,000
C33aqueno2	0,000	0,000	0,000	0,103	0,273	0,097	0,239	0,110	0,000
C33aqueno3	0,000	0,000	0,000	0,000	0,097	0,000	0,049	0,378	0,000
C33aqueno4	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,357	0,000	0,000
C33acano	0,078	0,316	0,465	0,577	0,503	0,231	0,202	0,867	0,000
C34aqueno	0,000	0,000	0,000	0,000	0,046	0,000	0,000	0,000	0,000
C35aqueno1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,590	0,000	0,189	0,781	0,000
C35aqueno2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,161	0,000	0,000
C35acano	0,000	0,000	0,000	0,000	0,077	0,000	0,000	0,144	0,000
Nº total de compuestos	63	40	35	35	66	45	67	39	37
% área de los picos acumulada (valores en negrita)	54,362	50,885	55,861	59,929	57,548	53,385	57,806	57,082	55,780

Tabla 2. Número medio de compuestos y cantidad media de CHCs totales en cada uno de los nueve grupos estudiados ($\pm$ SD). Se añaden resultados del test t de Student comparando el número de CHCs diferentes en machos y hembras de la misma especie. H: hembras; M: machos.

Grupo	Nº compuestos	t	P	ng CHCs/mg insecto ($\pm$ SD)
<i>B. sinuata</i> H	29,400 $\pm$ 2,408	$t_9 = -0,794$	0,448	968,652 $\pm$ 227,245
<i>B. sinuata</i> M	30,667 $\pm$ 2,805			-
<i>B. merceti</i> H	49,200 $\pm$ 6,458	$t_5 = 4,773$	0,006	668,612 $\pm$ 134,563
<i>B. merceti</i> M	34,889 $\pm$ 2,421			-
<i>B. zonata</i> H	47,200 $\pm$ 6,017	$t_4 = 1,438$	0,217	550,776 $\pm$ 115,890
<i>B. zonata</i> M	43,222 $\pm$ 1,922			-
<i>P. grandior</i> H	54,364 $\pm$ 3,355	$t_{12} = 15,002$	< 0,0001	663,505 $\pm$ 168,836
<i>P. grandior</i> M	38,000 $\pm$ 0,816			745,710 $\pm$ 194,549
<i>H. longicollae</i> H	30,000 $\pm$ 4,970	-	-	995,185 $\pm$ 720,028

Tabla 3. Porcentaje medio de alcanos y alquenos compartidos por las hembras de *P. grandior* y de *H. longicollae* con el resto de grupos. H: hembras; M: machos.

	<i>P. grandior</i> H		<i>H. longicollae</i> H	
	alcanos	alquenos	alcanos	alquenos
<i>B. merceti</i> H	75,000	28,125	62,500	18,750
<i>B. merceti</i> M	81,250	22,917	62,500	12,500
<i>B. sinuata</i> H	93,750	11,458	75,000	10,417
<i>B. sinuata</i> M	93,750	12,500	75,000	11,458
<i>B. zonata</i> H	93,750	27,083	75,000	18,750
<i>B. zonata</i> M	87,500	16,667	75,000	15,625
<i>H. longicollae</i> H	75,000	15,625	-	-
<i>P. grandior</i> M	93,750	21,875	75,000	10,417
<i>P. grandior</i> H	-	-	75,000	15,625

El *cluster* obtenido en PRIMER separó, en una primera bifurcación, al grupo formado por las especies *P. grandior* y *B. merceti* del resto de las especies. En una segunda bifurcación, fueron separadas las especies *P. grandior* y *B. merceti*, y una tercera las dividió por sexos. A su vez, una segunda bifurcación separó a las hembras de *B. zonata* del resto del grupo, formado por los machos de la misma especie, los machos y hembras de *B. sinuata* y las hembras de *H. longicollae*. En la tercera bifurcación se separó *H. longicollae* del resto de los grupos, y posteriormente se separaron los machos

de *B. zonata*, de la especie *B. sinuata*, escindiéndose a continuación los dos sexos de esta especie (Fig. 1).

Figura 1. Cluster mostrando el porcentaje de similitud en los CHCs de los individuos de las diferentes especies y sexos de *Bembix* y de crisídidos. Nótese que *P. grandior* y *B. merceti* son más semejantes entre sí que *B. merceti* y el resto de *Bembix*. PgF: *P. grandior* hembras; PgM: *P. grandior* machos; BmF: *B. merceti* hembras; BmM: *B. merceti* machos; BsF: *B. sinuata* hembras; BsM: *B. sinuata* machos; BzM: *B. zonata* machos; HeF: *H. longicollis* hembras; BzF: *B. zonata* hembras.

Cuando se introdujeron como grupos diferentes hembras de *B. merceti*, machos de *B. merceti*, hembras de *B. zonata*, machos de *B. zonata*, hembras de *B. sinuata*, machos de *B. sinuata*, hembras de *P. grandior*, machos de *P. grandior* y hembras de *H. longicollae* (Fig. 2), el ANOSIM correspondiente a los grupos así definidos reveló una asignación correcta a grupos, siendo las similitudes entre elementos del mismo grupo significativamente mayores que las correspondientes a las obtenidas por simulación, con asignación de grupos al azar ($R= 0,980$, $P= 0,001$). Un ANOSIM posterior, considerando a los machos de *P. grandior* y *B. merceti* en el mismo grupo, y a las hembras de estas dos especies también en un mismo grupo, reveló también mayores similitudes entre los elementos de los grupos así definidos ($R= 0,574$, $P= 0,001$).

Figura 2. MDS tridimensional mostrando las posiciones de los diferentes individuos analizados, en función de sus similitudes químicas ($stress= 0,13$). Los individuos se han etiquetado en función de su especie y sexo. Puede apreciarse la proximidad de las especies *B. merceti* y *P. grandior*. PgF: *P. grandior* hembras; PgM: *P. grandior* machos; BmF: *B. merceti* hembras; BmM: *B. merceti* machos; BsF: *B. sinuata* hembras; BsM: *B. sinuata* machos; BzM: *B. zonata* machos; HeF: *H. longicollae* hembras; BzF: *B. zonata* hembras.

Pruebas *circle tube*

Existieron diferencias significativas en el número de eventos por minuto entre los seis tratamientos para AG (comportamientos agresivos) (Kruskall-Wallis, $K=16,96$, $P=0,005$) y EV (comportamientos evasivos) (Kruskall-Wallis, $K=20,61$, $P=0,001$). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas para TOL (comportamientos tolerantes/cooperativos) (Kruskall-Wallis, $K=0,83$, $P=0,97$). El procedimiento de Dunn para las comparaciones múltiples entre tratamientos reveló algunas diferencias (Fig. 3), si bien en ningún caso éstas sucedían dentro de una misma especie de *Bembix* hacia los diferentes crisídidos testados (Tabla 4). *B. merceti* fue la única especie que nunca fue agresiva frente a los crisídidos, y la que evitó las interacciones con los mismos en mayor medida (Fig. 3, Tabla 4). Es necesario destacar, también, que la totalidad de los comportamientos más claramente agresivos (morder y aguijonear) de *Bembix* hacia los crisídidos se registró en los *circle tubes* únicamente en presencia de *P. grandior*, siendo nulos en presencia de *H. longicolle*.

Figura 3. Número de eventos de tipo agresivo, tolerante y evasivo (promedio $\pm$ SD) registrados en los experimentos *circle-tube*, normalizados por la duración de los experimentos. Las letras sobre las barras indican la significación de los tests *a posteriori*, en el caso de diferencias significativas a nivel global.

Tabla 4. Número medio de eventos por minuto ($\pm$ SD) en los seis tratamientos para los tres tipos de comportamiento: AG (agresivo), TOL (tolerante/cooperativo) o EV (evasivo). Entre paréntesis se indica, para cada tratamiento, el número de ensayos llevados a cabo.

TRATAMIENTO (N)	Nº medio de respuestas por minuto		
	AG	TOL	EV
<i>B. merceti</i> vs. <i>P. grandior</i> (12)	0	0,342 $\pm$ 0,439	1,193 $\pm$ 1,104
<i>B. merceti</i> vs. <i>H. longicolle</i> (8)	0	0,558 $\pm$ 0,784	1,183 $\pm$ 1,254
<i>B. sinuata</i> vs. <i>P. grandior</i> (8)	0,267 $\pm$ 0,479	0,293 $\pm$ 0,306	0,737 $\pm$ 0,872
<i>B. sinuata</i> vs. <i>H. longicolle</i> (7)	0,402 $\pm$ 0,447	0,528 $\pm$ 0,893	0,124 $\pm$ 0,227
<i>B. zonata</i> vs. <i>P. grandior</i> (12)	0,247 $\pm$ 0,411	0,477 $\pm$ 0,680	0,222 $\pm$ 0,324
<i>B. zonata</i> vs. <i>H. longicolle</i> (13)	0,245 $\pm$ 0,304	0,302 $\pm$ 0,328	0,374 $\pm$ 0,330

Tasa de parasitismo por *P. grandior*

De los 22 capullos de *B. merceti* extraídos de los nidos, ninguno aparecía parasitado por *P. grandior*, habiéndose encontrado en todos ellos el individuo adulto de *B. merceti*. De los 20 extraídos de *B. zonata*, 3 de ellos (15,0%) se encontraban parasitados por el crisídido, mientras que el porcentaje era mayor en *B. sinuata* (23,3% de un total de 30 capullos). Aunque la nula tasa de parasitismo de *B. merceti* no es significativamente diferente de la tasa encontrada en *B. zonata* ($Z = -1,8$, $P = 0,06$), es significativamente menor que la de *B. sinuata* ($Z = -2,4$, $P = 0,013$).

Insignificancia química (cantidad total de CHCs)

No se detectaron diferencias entre las cantidades totales (normalizadas por la masa corporal) de CHCs de las hembras de las cinco especies testadas (*B. merceti*, *B. zonata*, *B. sinuata*, *P. grandior* y *H. longicolle*) (Kruskall-Wallis, $K = 6,908$, $P = 0,139$) (Tabla 2).

DISCUSIÓN

Las relaciones parásito-hospedador constituyen una de las interacciones bióticas más importantes de la naturaleza (Strohm *et al.*, 2008). Los insectos recurren básicamente a pistas químicas para llevar a cabo sus procesos de reconocimiento o de localización (Jackson y Morgan, 1993; Godfray, 1994; Herzner *et al.*, 2005) y, entre los lípidos de la cutícula, son los CHCs los que juegan el papel más importante en dichos procesos (Howard y Blomquist, 2005).

Descripción de los CHCs presentes

El ANOSIM indicó que los nueve grupos inicialmente incluidos en el análisis (hembras de *B. merceti*, machos de *B. merceti*, hembras de *B. zonata*, machos de *B. zonata*, hembras de *B. sinuata*, machos de *B. sinuata*, hembras de *P. grandior*, machos de *P. grandior* y hembras de *H. longicolle*) eran consistentes basándose en sus CHCs. Adicionalmente, si los machos de *B. merceti* y *P. grandior* se consideraban conjuntamente como un grupo, y las hembras de ambas especies como pertenecientes a otro grupo, el ANOSIM revelaba igualmente agrupamientos consistentes, debido a las semejanzas en los CHCs de ambas especies.

El número de CHCs presentes fue similar en machos y hembras de *B. zonata*, así como en machos y hembras de *B. sinuata*. Sin embargo, fue significativamente más bajo en los machos de *B. merceti* y de *P. grandior* en relación a las hembras de *B. merceti* y de *P. grandior*, respectivamente. Estas dos últimas especies siguen un paralelismo, por tanto, en el número de CHCs de machos y hembras. Ello, añadido a los resultados del ANOSIM, que revelan grupos consistentes con la asignación de *P. grandior* y *B. merceti* al mismo grupo, a su mayor proximidad en el *cluster*, a la similitud en la cantidad total normalizada de CHCs que poseen las hembras de ambas

especies, y al alto porcentaje de alquenos compartidos (como se discute en los párrafos siguientes), indica que ambas especies son químicamente semejantes la una a la otra.

La cantidad de alcanos compartidos entre las hembras de *P. grandior* y las de las diferentes especies de *Bembix* fue, en general, elevada. Con las hembras de *B. sinuata* y de *B. zonata*, las hembras de *P. grandior* compartieron en torno a un 94% de los mismos; sin embargo, con las hembras de *B. merceti* (especie que paradójicamente exhibe toda una serie de semejanzas con *P. grandior*, que han sido anteriormente enumeradas) el porcentaje de alcanos compartidos fue el más bajo de todas las hembras. En contraste, el porcentaje de alquenos compartidos fue bajo en general, manteniéndose por debajo del 30% en todos los casos, y siendo el más elevado con las hembras de *B. merceti*. Los alquenos podrían tener un mayor peso que los alcanos (que son más semejantes entre parásitos y hospedadores) en el reconocimiento hospedador-parásito, al menos en el sistema estudiado por nosotros. Apoyando esta hipótesis, todos los grupos siguen siendo correctamente separados por especie y sexo si el ANOSIM se realiza sin tener en cuenta los alcanos ($R= 0,983$, $P= 0,001$), pero varios de los grupos no serían consistentes si se consideran únicamente los alcanos y no se incluyen los alquenos ($R= 0,555$, $P= 0,001$). Martin *et al.* (2010), en un estudio con el género *Bombus* Latreille, 1802, observaron que las especies analizadas por ellos no podían ser separadas en función de los alcanos, pero sí en función de los alquenos, en línea con los resultados aquí expuestos. Adicionalmente, el hecho de que los parásitos de una colonia de *Polistes biglumis* (Linnaeus, 1758) comenzaran a perder los alquenos de sus propios perfiles cuticulares cuando comenzaban a integrarse en la colonia de sus hospedadores (Uboni *et al.*, 2012), podría ser también indicativo de que son estos compuestos los que delatan la presencia de un individuo extraño en el nido.

En todos los grupos, y tanto en el caso de los alcanos como en el de los alquenos, el porcentaje compartido entre cualquier especie y sexo de *Bembix*, y las hembras de *P. grandior*, fue mayor que el porcentaje compartido entre esa misma especie y sexo de *Bembix*, y *H. longicolle*; esta mayor similitud se debe, sin duda, a algún tipo de estrategia llevada a cabo por parte de *P. grandior*, o bien de las diferentes especies de *Bembix*, para reducir la distancia química entre hospedador y parásito, lo cual no sucede con las hembras del crisídido control, *H. longicolle*. Aparte del parecido químico entre *B. merceti* y *P. grandior*, no se ha encontrado, en general, una semejanza tan elevada entre los CHCs de *P. grandior* y los de las otras dos especies de *Bembix* (*B. zonata* y *B. sinuata*). Probablemente, el hecho de utilizar, al menos, siete hospedadores (Abeille, 1878; Grandi, 1930, 1934; Semenov y Nikolskaya, 1954; Asís *et al.*, 1992), impide que *P. grandior* pueda imitar fielmente a las especies hospedadoras. A una conclusión similar llegaron Brandt *et al.* (2005), en su estudio con la hormiga esclavizadora *Protomognathus americanus* (Emery, 1895), que parasita a diferentes especies del género *Temnothorax* Mayr, 1861.

Situación de los individuos en el *cluster* y su significado biológico

El *cluster* reveló una gran proximidad química entre *P. grandior* y *B. merceti*, de manera que esta última especie se unía antes al crisídido que al resto de las especies de su propio género analizadas (*B. zonata* y *B. sinuata*). Esta semejanza química, que actúa probablemente a través de la estrategia de mimetismo, y no de camuflaje químico (ver más abajo), podría ser ejercida por *P. grandior* hacia *B. merceti* a través de su adaptación local a la especie que antes comienza a estar activa (en la agregación estudiada, *B. merceti* comienza a estar activa de manera más temprana que las otras dos especies de *Bembix*). Si bien el nivel de parasitismo detectado ha sido nulo en *B. merceti*, el número de capullos obtenidos para la evaluación de dicho parasitismo ha

sido bajo, por lo que no puede ser descartada la posibilidad de que *P. grandior* realmente parasite a una proporción de las pupas de *B. merceti*, que podría ser muy baja (menor que en el caso de las otras dos *Bembix* estudiadas) a causa de contra-estrategias desarrolladas por *B. merceti* hacia *P. grandior* en un contexto local (“carrera de armamentos” entre ambas especies).

Con respecto a *B. zonata*, se observó una ubicación inesperada de sus hembras en el *cluster*, que se dispusieron alejadas de los machos, de manera que las hembras del crisídido control, *H. longicolle*, se situaron más cerca del grupo formado por los machos de *B. zonata*, más los machos y hembras de *B. sinuata*, que las propias hembras de *B. zonata*. Sin embargo, no se conoce la existencia de ningún tipo de relación entre *H. longicolle* y los machos y/o hembras de *B. zonata*, por lo que en principio esta semejanza no está bibliográficamente justificada por una relación de parasitismo. Además, cuando se re-elabora el *cluster* sin incluir a las hembras de *H. longicolle*, las hembras de *B. zonata* persisten en su posicionamiento, alejadas de sus propios machos, los cuales se unen antes a los machos y hembras de *B. sinuata* que a las hembras de *B. zonata*. Por lo tanto, parece haber indicios de que las hembras de *B. zonata* son químicamente divergentes de sus propios machos.

Pruebas *circle tube*

En las pruebas de respuestas comportamentales *circle tube*, existieron diferencias entre el número de interacciones EV por minuto que ocurrían entre algunos de los tratamientos: los dos tratamientos en los que intervino *B. merceti* tuvieron una cantidad de reacciones EV por minuto significativamente superior a las de *B. zonata* vs. *P. grandior* y *B. sinuata* vs. *H. longicolle* (el número de interacciones EV en *B. merceti* vs. *H. longicolle*, también fue significativamente mayor que en *B. zonata* vs. *H. longicolle*; en el resto de comparaciones, aunque la diferencia no es significativa, el

número de respuestas EV fue más elevado en los tratamientos realizados con *B. merceti*). En definitiva, *B. merceti* parece evitar a cualquiera de los crisídidos testados en mayor medida que las otras dos especies de *Bembix*, lo cual podría estar relacionado con el pequeño tamaño de las avispas de la especie (si se analiza la muestra completa de todas las hembras de *Bembix* detectadas en el área de estudio en 2011, las tres especies de *Bembix* muestran diferencias significativas en su masa, siendo *B. merceti* la más pequeña, Kruskal-Wallis, $K=55,181$, $P < 0,0001$, con $N=45$, 18 y 41 para *B. merceti*, *B. sinuata* y *B. zonata*, respectivamente), de manera que las hembras de *B. merceti* podrían estar evitando los encuentros con las avispas cuco ante la posibilidad de enfrentamientos cuerpo a cuerpo o la agresión accidental por parte de las mismas, la cual tendría consecuencias más graves que en el caso de las *Bembix* de mayor tamaño.

En cuanto al tipo de respuesta AG, el número de ataques por minuto se mantuvo en torno a 0,25-0,27 en todos los tratamientos excepto en aquellos en los que intervino *B. merceti* (en los que existió una completa ausencia de respuestas AG, independientemente del crisídido testado), y en el caso de *B. sinuata* vs. *H. longicolle*, en el cual se incrementó hasta los 0,40 ataques por minuto. Aunque el número de ataques de *B. sinuata* hacia *H. longicolle* fue sensiblemente más alto que hacia *P. grandior* (Tabla 4, Fig. 3), la diferencia no fue significativa. Probablemente la cantidad de datos obtenidos en las pruebas *circle tube* no es suficiente, de manera que sería interesante repetir estos ensayos en el futuro para obtener unos resultados más concluyentes, que confirmaran si realmente existe una mayor agresividad por parte de *B. sinuata* hacia *H. longicolle*. Tal diferencia de agresividad aplicada por *B. sinuata* a *H. longicolle* y *P. grandior* sería lógica, debido al bajo número de alquenos compartido entre *B. sinuata* y *H. longicolle*. De cualquier modo, es necesario tener en cuenta que los ensayos *circle tube* se realizaron en condiciones de luz ambiental, de manera que es

probable que la información visual recibida por las hembras de *Bembix* pudiera desencadenar, independientemente de las características químicas de los parasitoides, un cierto nivel de agresividad, que se atenuara tras la percepción del perfil cuticular “insignificante” (ver más abajo) en el caso de *P. grandior*, dando lugar a la baja tasa de agresividad observada en comparación con *H. longicolle*. La detección de crisídidos mediada por pistas visuales por parte de los hospedadores ha sido documentada en varios casos, por ejemplo, en estudios llevados a cabo por Tsuneki (1968), Rosenheim (1988) y Strohm *et al.* (2008). Este último trabajo sugirió, adicionalmente, que los brillantes colores que en general poseen los crisídidos, podrían propiciar que la mayor parte de hospedadores sea capaz de localizarlos visualmente. Por su parte, la media de ataques de *B. zonata* a *H. longicolle* se mantuvo en unos niveles bajos, y similares a los de *P. grandior*, probablemente debido al porcentaje de alquenos compartidos entre las hembras de *B. zonata* y *H. longicolle* (elevado en comparación con el resto de grupos).

¿Camuflaje, mimetismo o insignificancia?

Kroiss *et al.* (2008) observaron que en la mayor parte de los casos en los que los parásitos cuentan con los mismos tipos de CHCs que sus hospedadores, la semejanza está mediada por la estrategia de camuflaje (existiendo ejemplos básicamente en parásitos de himenópteros sociales). Sin embargo, en parásitos de especies solitarias, en las que el tiempo de permanencia en el nido del hospedador es reducido (el parásito no vive en el nido de su hospedador, sino que únicamente lleva a cabo incursiones esporádicas durante el aprovisionamiento y para la ovoposición), la estrategia de camuflaje es improbable (Strohm *et al.*, 2008, pero ver Tengö y Bergstrom, 1977), ya que el tiempo de exposición a los compuestos del interior del nido o al contacto con sus ocupantes es demasiado corto como para adquirir los compuestos hidrocarbonados. En parásitos de himenópteros sociales, por ejemplo, se han observado tiempos

relativamente largos para adquirir el olor típico de una colonia: las orugas de la mariposa *Phengaris rebeli* (Hirschke, 1904) necesitan pasar un periodo del orden de días en el interior de los nidos de hormigas del género *Myrmica* Latreille, 1804 para que puedan llegar a exhibir de forma perfecta su olor (Akino *et al.*, 1999); al igual que el escarabajo *Myrmeaphodius excavaticollis*, parásito de hormigas *Solenopsis* (Westwood, 1840), para perder la señal química de una especie y adquirir la de una nueva (Vander Meer y Wojcik, 1982); y *Polistes sulcifer* Zimmermann, 1930, parásita de *Polistes dominula* (Christ, 1791), que requiere en torno a 14 días para adquirir completamente el perfil cuticular de la colonia parasitada (Sledge *et al.*, 2001), y unos dos meses para que las larvas parásitas sean químicamente iguales a las larvas de los nidos no parasitados de la especie hospedadora (Turillazzi *et al.*, 2000). Por todo ello, se hipotetiza que la semejanza química observada en el sistema *B. merceti*-*P. grandior* objeto de estudio (que se refleja en la cercana posición de ambas especies en el *cluster*, en la similitud en la cantidad total de CHCs que poseen las hembras de ambas especies, en el alto porcentaje de alquenos compartidos y en la consistencia de los grupos en el ANOSIM cuando las hembras de *P. grandior* y *B. merceti* se consideran dentro de un mismo grupo, y los machos de ambas especies dentro de otro grupo) se debe a la existencia de mimetismo químico, y no de camuflaje. Hasta la fecha, únicamente se ha citado otro ejemplo de mimetismo químico en un parasitoide de una avispa solitaria (*Hedychrum rutilans* parasitando a *Philanthus triangulum*, Strohm *et al.*, 2008, que además lleva a cabo insignificancia como segundo mecanismo de apoyo). En el caso del sistema *B. merceti*-*P. grandior* no ha sido detectada insignificancia química; por el contrario, las cantidades totales de CHCs son prácticamente idénticas entre las hembras de ambas especies.

Los sistemas *B. sinuata*-*P. grandior* y *B. zonata*-*P. grandior* no poseen una similitud elevada de sus CHCs. Por lo tanto, no puede afirmarse que en el caso de estos dos sistemas existan relaciones de mimetismo o camuflaje entre hospedador y parásito. Sin embargo, si bien tampoco existe una cantidad de CHCs totales significativamente menor en *P. grandior* con respecto a ambas especies de *Bembix* (lo cual denotaría insignificancia química en sentido estricto), podría darse un tipo particular de insignificancia, debido a que una gran proporción del área total de los picos de las hembras de *P. grandior* se encuentra distribuida entre los CHCs de cadenas más largas: habiéndose encontrado compuestos de entre 19 y 35 carbonos entre todos los grupos de *Bembix* y crisídidos analizados, aproximadamente el 90% del área total de los picos (unos 600 de los 664 ng por mg de masa corporal que poseen, por término medio, las hembras de *P. grandior*) engloba cadenas de entre 27 y 35 átomos de carbono (el 50% más largo de toda la diversidad presente de longitudes de cadena). Según Akino (2006) las cadenas largas son difíciles de percibir, existiendo la posibilidad de que originen, por ello, una especie de insignificancia química secundaria debido a que tienen una menor volatilidad, pudiendo a su vez actuar como “esponjas” que absorben compuestos hidrocarbonados más ligeros (en el caso de los alquenos largos), ocultando pistas que podrían ser utilizadas para el reconocimiento del parásito (Lambardi *et al.*, 2007). También, Châline *et al.* (2005), utilizando condicionamiento PER (extensión refleja de la probóscide cuando las antenas de una abeja están en contacto con una solución de sacarosa, debido a la asociación de un estímulo olfatorio con una recompensa, Kuwabara, 1957; Bitterman *et al.*, 1983) con *Apis mellifera* Linnaeus, 1758, sugirieron que los alcanos, así como los alquenos de cadena larga, son difíciles de distinguir, de manera que es poco probable que tengan algún papel en la comunicación química, y serían utilizados por los insectos únicamente por su papel anti-desección. Sachse *et al.*

(1999), midiendo el nivel de respuesta de los lóbulos antenales de *Apis mellifera* hacia compuestos hidrocarbonados de diferente longitud y grupos funcionales, no detectaron respuestas hacia los alcanos de cadenas más largas. Por lo tanto, estos estudios apoyan la idea de que las cadenas largas efectivamente podrían desarrollar un papel a la hora de producir esta insignificancia química especial, que ofrecería una oportunidad a *P. grandior* para llevar a cabo con éxito su parasitismo sobre *B. sinuata* y *B. zonata*.

Es necesario señalar, también, que estudios previos sugieren que el mimetismo químico no es práctico en especies de parásitos que pasan en los nidos de sus hospedadores periodos de tiempo cortos (como sería el caso de *P. grandior*). Por ejemplo, Uboni *et al.* (2012), en su estudio con *P. biglumis*, hipotetizaron que dichas especies no utilizan mimetismo para evitar la detección por parte del hospedador, sino insignificancia química, hallándose el mimetismo reservado para las especies que se integran en la vida social de sus hospedadores. Asimismo, otros estudios han considerado el mimetismo como una opción poco probable en el caso de los crisídidos que se comportan como generalistas, atacando a diferentes especies de hospedadores (Kunz, 1994), como parece también ser el caso de *P. grandior* (que ataca a un mínimo de 7 especies de *Bembix*, Abeille, 1878; Grandi, 1930, 1934; Semenov y Nikolskaya, 1954; Asís *et al.*, 1992), siendo una estrategia más eficaz la insignificancia. Ambas sugerencias contradecirían la situación sugerida en el presente trabajo para el sistema *B. merceti*-*P. grandior*. Por ello, sería conveniente realizar estudios futuros con un mayor número de datos, de manera que pueda comprobarse si, realmente, *P. grandior* lleva a cabo una estrategia de mimetismo y/o actúa como parásito de *B. merceti* o si, por el contrario, su semejanza química viene determinada por otros factores, como, por ejemplo, un acercamiento químico de *B. merceti* hacia *P. grandior*. No sería ésta la primera vez que es el hospedador el que imita los CHCs de sus parásitos; así, Errard *et*

al. (2006) sugirieron que era la hormiga *Proformica longiseta* Collingwood, 1978, la que imitaba el perfil químico de su hormiga esclavizadora *Rossomyrmex minuchae* Tinaut, 1981, probablemente para disminuir el nivel de agresividad por parte de *R. minuchae* durante las redadas de reclutamiento. En el presente caso de estudio, podría suceder que *B. merceti* imitara químicamente a *P. grandior* en un intento de evitar su identificación como una especie diferente al propio parásito. La detección, por parte de una hembra de *P. grandior* en busca de un nido de *Bembix*, de un olor en apariencia perteneciente a un conespecífico, podría reducir en ella el interés por seguir ese rastro. Es más, podría llegar a desencadenar el efecto contrario, ya que según Kunz (1994), los crisídidos deberían evitar el superparasitismo, puesto que únicamente una de las larvas sobrevivirá en una determinada celda. De acuerdo con esta afirmación, la aparente presencia de un individuo cercano de *P. grandior* debería instar a sus conespecíficos a buscar otro lugar diferente para llevar a cabo su parasitismo. Así, si *P. grandior* utilizara pistas olfativas para localizar los nidos de *B. merceti*, un acercamiento químico de *B. merceti* hacia *P. grandior* podría propiciar que el crisídido no mostrara interés (o incluso que fuera repelido) por las pistas procedentes de los nidos de *B. merceti*. Sin embargo, aunque no se han encontrado capullos de *B. merceti* parasitados por el crisídido (lo cual apoyaría la idea de que es *B. merceti* la que se aproxima químicamente a *P. grandior*), es necesario tener en cuenta que el tamaño muestral es muy reducido, de manera que una cierta tasa de parasitismo puede estar ocurriendo aunque no haya sido detectada, siendo necesarias muestras adicionales de capullos de *B. merceti* para poder testar la validez de esta hipótesis.

CONCLUSIONES

- 1) Las especies y sexos de los hospedadores y parasitoides analizados son correctamente definidos en función del *pool* total de CHCs, así como

únicamente por los alquenos; sin embargo, algunos de los grupos son definidos incorrectamente si se analizan sólo los alcanos, indicando que son los alquenos los que podrían desarrollar un papel más importante a nivel de reconocimiento de los enemigos naturales.

- 2) Las especies *B. merceti* y *P. grandior* poseen un alto nivel de semejanza con respecto a los CHCs presentes, que se refleja en el paralelismo entre ambas especies en el número de CHCs de machos y hembras, en la consistencia de los grupos en el ANOSIM si machos y hembras de ambas especies se consideran dentro del mismo grupo, en su mayor proximidad en el *cluster*, en la semejanza en la cantidad total de CHCs de las hembras de ambas especies, y en el alto porcentaje de alquenos compartidos. Ello podría venir determinado por la presencia de una estrategia de mimetismo químico efectuada por *P. grandior* hacia *B. merceti*, en una adaptación local de *P. grandior* hacia la especie que comienza a estar activa de manera más temprana en la estación de vuelo.
- 3) En las pruebas *circle tube* existieron diferencias en la frecuencia con la que sucedían las interacciones de tipo EV entre algunos de los tratamientos, siendo en todos los casos mayores en aquellos tratamientos en los que intervenía *B. merceti*, y probablemente respondieron a motivos relacionados con el pequeño tamaño de las hembras de esta especie.
- 4) En los sistemas *B. sinuata*-*P. grandior* y *B. zonata*-*P. grandior* podría darse un tipo particular de insignificancia química debido a la existencia de una proporción mayoritaria de CHCs de cadena larga en el parasitoide, que propiciaría la existencia del nivel de parasitismo observado en ambas especies de hospedadores; sin embargo, la existencia de insignificancia química en

sentido estricto (una menor cantidad de CHCs totales por parte de *P. grandior*) puede ser descartada.

REFERENCIAS

- Abeille de Perrin, E.** (1878). *Synopsis critique and synonymique des chrysidés de France*. Annales de la société linnéenne de Lyon, Lyon.
- Akino, T.** (2006): Cuticular hydrocarbons of *Formica truncorum* (Hymenoptera: Formicidae): Description of new very long chained hydrocarbon components. *Appl. Entomol. Zool.* **41**: 667 - 677.
- Akino, T., Knapp, J. J., Thomas, J. A. y Elmes, G. W.** (1999): Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proc. R. Soc. Lond.* **266**: 1419 - 1426.
- Alexander, B. A. y Asís, J. D.** (1997): Patterns of nest occupancy and provisioning in *Cerceris rufopicta* Smith (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Ins. Behav.* **10**: 871 - 893.
- Allan, R. A., Capon, R. J., Brown, W. V. y Elgar, M. A.** (2002): Mimicry of host cuticular hydrocarbons by salticid spider *Cosmophasis bitaeniata* that preys on larvae of tree ants *Oecophylla smaragdina*. *J. Chem. Ecol.* **28**: 835 - 848.
- Asís, J. D., Gayubo, S. F. y Tormos, J.** (1992): Data on the nesting behaviour of five European *Bembix* and description of the mature larvae of *B. merceti* and *B. rostrata* (Hymenoptera, Sphecidae). *Dtsch. Ent. Z.* **39**: 221 - 231.
- Asís, J. D., Tormos, J. y Gayubo, S. F.** (2004): Nesting behaviour and provisioning in *Bembix merceti* and *Bembix zonata* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. nat. Hist.* **38**: 1799 - 1809.
- Ballesteros, Y., Tormos, J., Gayubo, S. F. y Asís, J. D.** (2012): Notes on the prey, nesting behaviour and natural enemies of three *Bembix* sand wasps (Hymenoptera: Crabronidae) in the Iberian Peninsula. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **48**: 281 - 288.
- Batra, S. W. T.** (1965): Organisms associated with *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* **38**: 367 - 389.
- Bitterman, M. E., Menzel, R., Fietz, A. y Schafer, S.** (1983): Classical conditioning of proboscis extension in honeybees (*Apis mellifera*). *J. Comp. Psychol.* **97**: 107 - 119.

- Blomquist, G. J.** (2010): Structure and analysis of insect hydrocarbons. En: *Insect Hydrocarbons. Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology* (Blomquist, G. J. y Bagnères, A. G., eds.). Cambridge University press, UK, pp. 19 - 34.
- Blomquist, G.J y Bagnères, A. G.** (2010): Introduction: history and overview of insect hydrocarbons. En: *Insect Hydrocarbons. Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology* (Blomquist, G. J. y Bagnères, A. G., eds.). Cambridge University press, UK, pp. 3 - 18.
- Brandt, M., Heinze, J., Schmitt, T. y Foitzik, S.** (2005): A chemical level in the coevolutionary arms race between an ant social parasite and its hosts. *J. Evol. Biol.* **18**: 576 - 586.
- Buckner, J. L.** (1993): Cuticular polar lipids in insects. En: *Insect Lipids: Chemistry, Biochemistry and Biology* (Stanley-Samuelson, D.W. y Nelson, D.R., eds.). University of Nebraska Press, Lincoln, Nebraska, pp. 227 - 270.
- Cane, J. H. y Miyamoto, M. M.** (1979): Nest defense and foraging ethology of a neotropical sand wasp, *Bembix multipicta* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* **52**: 667 - 672.
- Châline, N., Sandoz, J. C., Martin, S. J., Ratnieks, F. L. W. y Jones, G. R.** (2005): Learning and discrimination of individual cuticular hydrocarbons by honeybees (*Apis mellifera*). *Chem. Senses* **30**: 327 - 335.
- D'Ettorre, P., Mondy, N., Lenoir, A. y Errard, D.** (2002): Blending in with the crowd: social parasites integrate into their host colonies using a flexible chemical signature. *Proc. Biol. Sci.* **269**: 1911 - 1918.
- Errard, C., Ruano, F., Richard, F. J., Lenoir, A., Tinaut, A. y Hefetz, A.** (2006): Co-evolution-driven cuticular hydrocarbon variation between the slave-making ant *Rossomyrmex minuchae* and its host *Proformica longiseta* (Hymenoptera : Formicidae). *Chemoecology* **16**: 235 - 240.
- Evans, H. E.** (1966): The accessory burrows of digger wasps. *Science* **152**: 465 - 471.
- Evans, H. E.** (1970): Ecological-behavioral studies of the wasps of Jackson Hole, Wyoming. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* **140**: 451 - 509.
- Evans, H. E. y O'Neill, K. M.** (1988): *The natural history and behavior of North American beewolves*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Evans, H. E. y O'Neill, K. M.** (2007). *The sand wasps. Natural history and behavior*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

- Gamboa, G. J.** (2004): Kin recognition in eusocial wasps. *Ann. Zool. Fennici* **41**: 789 - 808.
- Gibbs, A.** (1998): Water-proofing properties of cuticular lipids. *Amer. Zool.* **38**: 471 - 482.
- Godfray, H. C. J.** (1994): *Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, NJ.
- Grandi, G.** (1930): Contributi alla conoscenza biológica e morfologica degli imenotteri melliferi e predatori. XI. *Bol. Lab. Entomol. R. Ist. Sup. Agr. Bologna* **3**: 302 - 343.
- Grandi, G.** (1934): Contributi alla conoscenza degli imenotteri melliferi e predatori. XI. *Bol. Lab. Entomol. R. Ist. Sup. Agr. Bologna* **7**: 1 - 144.
- Greenberg, G.** (1979): Genetic component of bee odor in kin recognition. *Science* **206**: 1095 - 1097.
- Hadley, N. F.** (1981): Cuticular lipids of terrestrial plants and arthropods: a comparison of their structure composition and waterproofing function. *Biol. Rev.* **56**: 23 - 47.
- Hager, B. J. y Kurczewski, F. E.** (1985): Cleptoparasitism of *Ammophila harti* (Fernald) (Hymenoptera: Sphecidae) by *Senotainia vigilans* Allen, with observations on *Phrosinella aurifacies* Downes (Diptera: Sarcophagidae). *Psyche* **92**: 451 - 462.
- Herzner, G., Schmitt, T., Linsenmair, K. E. y Strohm, E.** (2005): Prey recognition by females of the European Beewolf and its potential for a sensory trap. *Anim. Behav.* **70**: 1411 - 1418.
- Howard, R. W., Blomquist, G. J.** (2005): Ecological, behavioral and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.* **50**: 371 - 393.
- Howard, R. W., McDaniel, C. A. y Blomquist, G. J.** (1982): Chemical mimicry as an integrating mechanism for three termitophiles associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks). *Psyche* **89**: 157 - 167.
- Jackson, B. D. y Morgan, E. D.** (1993): Insect chemical communication: pheromones and exocrines glands of ants. *Chemoecology* **4**: 125 - 144.
- Jacob-Remacle, A.** (1986): Mortalité de quelques hyménoptères aculéates nidifiant dans des nichoirs-pièges. *Bull. Ann. Soc. R. Belge Entomol.* **122**: 107 - 118.
- Jeral, J. M., Breed, M. D. y Hibbard, B. E.** (1997): Thief ants have reduced quantities of cuticular compounds in a ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. *Physiol. Entomol.* **22**: 207 - 211.
- Kimsey, L. S. y Bohart, R. M.** (1990): *The chrysidid wasps of the World*. Oxford University Press, NY.

- Kroiss, J., Bordon, S. y Strohm, E.** (2008): Hydrocarbons in the nest material of a solitary digger wasp represent a kairomone for a specialized cuckoo wasp. *Anim. Behav.* **76**: 1555 - 1563.
- Kunz, P. X.** (1994): Die Goldwespen (Chrysididae) Baden-Wurttembergs. En: *Beihefte zu den Veroeffentlichungen fuer Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Wuerttemberg*. Karlsruhe, Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg **77**: 1 - 188.
- Kurczewski, F. E.** (1967): *Hedychrum fletcheri* (Hymenoptera: Chrysididae: Elampinae), a probable parasite of *Tachysphex similis* (Hymenoptera: Sphecidae: Larrinae). *J. Kansas Entomol Soc.* **40**: 278 - 284.
- Kuwabara, M.** (1957): Bildung des bedingten reflexes von Pavlovs typus bei der honigbiene, *Apis mellifera*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Zool.)* **13**: 458 - 464.
- Lahav, S., Soroker, V., Hefetz, A. y Vander Meer, R. K.** (1999): Direct behavioural evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften* **86**: 246 - 249.
- Lambardi, D., Dani, F. R., Turillazzi, S. y Boomsma, J. J.** (2007): Chemical mimicry in an incipient leaf-cutting ant social parasite. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**: 843 - 851.
- Lenoir, A., D'Ettorre, P., Errard, C. y Hefetz, A.** (2001): Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annu. Rev. Entomol.* **46**: 573 - 599.
- Lockey, K. H.** (1988): Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. *Comp. Biochem. Physiol. B- Biochem. Mol. Biol.* **89**: 595 - 645.
- Lucas, C., Pho, D. B., Jallon, J. M. y Fresneau, D.** (2005): Role of cuticular hydrocarbons in the chemical recognition between ant species in the *Pachycondyla villosa* species complex. *J. Insect Physiol.* **51**: 1148 - 1157.
- Martin, S. J., Carruthers, J. M., Williams, P. H. y Drijfhout, F. P.** (2010): Host specific social parasites (*Psithyrus*) indicate chemical recognition system in bumblebees. *J. Chem. Ecol.* **36**: 855 - 863.
- Polidori, C., Bevacqua, S. y Andrietti, F.** (2010): Do digger wasps time their provisioning activity to avoid cuckoo wasps (Hymenoptera: Crabronidae and Chrysididae)? *Acta Ethologica* **13**: 11 - 21.
- Polidori, C., Ouadragou, M., Gadallah, N. S. y Andrietti, F.** (2009): Potential role of evasive flights and nest closures in an African sand wasp, *Bembix* sp. near *capensis* Lepeletier 1845 (Hymenoptera Crabronidae), against a parasitic satellite fly. *Trop. Zool.* **22**: 1 - 14.

- Rosenheim, J. A.** (1988): Parasite presence acts as a proximate cue in the nest-site selection process of the solitary digger wasp *Ammophila dysmica* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Insect. Behav.* **1**: 333 - 342.
- Ruther, J., Sieben, S. y Schricker, B.** (2002): Nestmate recognition in social wasps: manipulation of hydrocarbon profiles induces aggression in the European hornet. *Naturwissenschaften* **89**: 111 - 114.
- Sachse, S., Rappert, A. y Galizia, C. G.** (1999): The spatial representation of chemical structures in the antennal lobe of honeybees : steps towards the olfactory code. *J. Neurosci.* **11**: 3970 - 3982.
- Semenov, A. P. y Nikolskaya, M. N.** (1954): Sistema triby Hedychrini Mocs. (Hym. Chrysididae) y opisaniye novij vidov. *T. Zoolog. In. Acad. Nauk SSSR* **15**: 138 - 145.
- Singer, T. L.** (1998): Roles of Hydrocarbons in the recognition systems of insects. *Amer. Zool.* **38**: 394 - 405.
- Sledge, M. F., Dani, F. R., Cervo, R., Dapporto, L. y Turillazzi, S.** (2001): Recognition of social parasites as nest-mates: adoption of colony-specific host cuticular odours by the paper wasp parasite *Polistes sulcifer*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **268**: 2253 - 2260.
- Spofford, M. G., Kurczewski, F. E. y Peckham, D. J.** (1986): Cleptoparasitism of *Tachysphex terminatus* (Hymenoptera: Sphecidae) by three species of Miltogrammini (Diptera: Sarcophagidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **79**: 350 - 358.
- St. Leger, R. J.** (1995): Integument as a barrier to microbial infections. En: *Physiology of the Insect Epidermis* (Binnington, K. y Retnakaran, I., eds.). CSIRO Publications, Melbourne, pp. 284 - 306.
- Strohm, E., Kroiss, J., Herzner, G., Laurien-Kehnen, C., Boland, W., Schreier, P. y Schmitt, T.** (2008): A cuckoo in wolves' clothing? Chemical mimicry in a specialized cuckoo wasp of the European beewolf (Hymenoptera, Chrysididae and Crabronidae). *Front. Zool.* **5**: 2.
- Strohm, E., Laurien-Kehnen, C. y Bordon, S.** (2001): Escape from parasitism: spatial and temporal strategies of a sphecid wasp against a specialised cuckoo wasp. *Oecologia* **129**: 50 - 57.
- Takahashi, S. y Gassa, A.** (1995): Roles of cuticular hydrocarbons in intra- and interspecific recognition behavior of two Rhinotermitidae species. *J. Chem. Ecol.* **21**: 1837 - 1845.
- Tengö, J. y Bergstrom, G.** (1977): Cleptoparasitism and odor mimetism in bees: do *Nomada* males imitate the odor of *Andrena* females? *Science* **196**: 1117 - 1119.

- Tepedino , V. J., McDonald, L. L. y Rothwell, R.** (1979): Defense against parasitization in mud-nesting Hymenoptera: Can empty cells increase net reproductive output? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **6**: 99 - 104.
- Tsuneki, K.** (1968): The biology of some Japanese spider wasps. *Etizenia* **34**: 1 - 37.
- Turillazzi, S., Sledge, M. F., Dani, F. R., Cervo, R., Massolo, A. y Fondelli, L.** (2000): Social hackers: integration in the host chemical recognition system by a paper wasp social parasite. *Naturwissenschaften* **87**: 172 - 176.
- Uboni, A., Bagnères, A. G., Christidès, J. P. y Lorenzi, M. C.** (2012): Cleptoparasites, social parasites and a common host: chemical insignificance for visiting host nests, chemical mimicry for living in. *J. Insect Physiol.* **58**: 1259 - 1264.
- Vander Meer, R. K. y Wojcik, D. P.** (1982): Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science* **218**: 806 - 808.
- Wilson, E. O.** (1971): *The Insect Societies*. Belknap Press, Cambridge, MA.

CONCLUSIONES

Primera.- *Bembix merceti* se comporta selectivamente con respecto al tamaño, así como al taxón, de las presas que captura. Sin embargo, la selectividad taxonómica parece depender de su tendencia a depredar preferentemente sobre dípteros de gran tamaño (incluso aunque los taxones a los que éstos pertenecen sean menos abundantes en el medio); adicionalmente, las hembras seleccionan los individuos más grandes dentro de las familias de presa que no tienen un peso medio elevado, probablemente para optimizar sus vuelos de aprovisionamiento.

Segunda.- A pesar de que *B. merceti* captura presas de acuerdo con las predicciones generales de la *ODT* para los *central-place foragers*, las hembras mantienen un cierto margen con respecto a su máxima capacidad teórica de carga, de manera que puede considerarse que la especie forrajea de manera subóptima. La escasez de presas grandes en el entorno, el tipo de aprovisionamiento de la especie (progresivo), la gran maniobrabilidad de sus presas o la presión por parte de sus enemigos naturales podrían ser algunos de los factores que determinan este hecho. El margen con respecto a la capacidad máxima de carga es incluso más amplio en *Bembix zonata* (especie que forrajearía, también, de manera subóptima), lo cual podría constituir una estrategia de las hembras de esta especie para reducir la duración de sus vuelos de aprovisionamiento ante la mayor presión parasítica que el crisídido *Parnopes grandior* parece ejercer sobre esta especie.

Tercera.- Diversos rasgos biométricos relacionados con la capacidad de vuelo de las presas parecen influir sobre las capturas efectuadas por las diferentes especies de avispa:

es evidente un cierto grado de segregación entre las presas de *B. merceti* y las de *B. zonata*, de manera que, por término medio, la primera captura presas de mayor *WL*, pero de menor *FMR*, que la segunda. El *FMR* de las hembras de *B. merceti* y *B. zonata* es específico para cada especie y mayor en *B. zonata*, la cual tiene, por lo tanto, una mayor capacidad de transporte de carga en vuelo. Sin embargo, el *WL* se incrementa con la masa de las avispas, independientemente de la especie a la que pertenezcan, debido al tamaño estático de las alas.

Cuarta.- Las poblaciones de *B. merceti*, *B. zonata* y *Stizus continuus* exhiben, en todas las generaciones o años analizados, especialización individual con respecto a las especies de presa capturadas.

Quinta.- La distancia morfológica entre hembras y la distancia entre los nidos de las mismas explican la disimilitud taxonómica y/o de tamaños de las presas únicamente en algunas de las poblaciones analizadas. Aunque estos factores podrían ser importantes en la partición de recursos entre las avispas, el hecho de que sólo en la población que muestra el nivel de agregación más alto (*B. zonata* en 2009) las hembras que nidifican más cerca tengan un mayor solapamiento taxonómico de presas, sugiere que un elevado grado de agregación podría ser un factor clave para que la distancia entre nidos tenga influencia sobre la partición de los recursos a nivel interindividual.

Sexta.- Desde el punto de vista de las teorías de redes, en *B. merceti* existe variación interindividual de manera generalizada a lo largo de las estaciones de vuelo, en relación tanto con las especies capturadas como con los tamaños de presa consumidos; ello podría deberse a la adquisición de estrategias de caza específicas por parte de hembras diferentes. La población mostró anidamiento en dos de las estaciones de vuelo (2008 y 2010), debido a la existencia simultánea de hembras generalistas (de mayor tamaño) y

especialistas (de tamaño más pequeño), y a la captura de las especies de presa más abundantes por parte de un mayor número de hembras, mientras que en una tercera estación de vuelo (2009) la población se organizó en *clusters*.

Séptima.- *Bembix merceti*, *B. zonata* y *Bembix sinuata* establecen sus nidos de manera agrupada en momentos tempranos de la estación de nidificación, mientras que en momentos más avanzados de la estación la distribución de los mismos, en general, tiende hacia patrones aleatorios para distancias superiores a 350 cm. La atracción hembra-hembra dentro de las especies es capaz de explicar los patrones agrupados de nidos, mientras que la posición del nido anterior juega un papel poco importante. La gran influencia de la atracción hembra-hembra sobre la constitución de agregaciones puede venir determinada por la existencia de un “comportamiento de copia”, en el que las hembras utilizarían los lugares en los que otros nidos han sido excavados y aprovisionados con éxito como pista para establecer los nidos propios.

Octava.- Aunque *B. merceti*, *B. zonata* y *B. sinuata* solapan en gran medida sus áreas de nidificación, las hembras no nidifican particularmente cerca de los nidos de sus congéneres.

Novena.- Las diferentes especies y sexos estudiados pueden ser correctamente definidos atendiendo a los CHCs totales, o únicamente a los alquenos, aunque no en función de los alcanos; así, los alquenos podrían desempeñar un papel más importante en el reconocimiento de los enemigos naturales.

Décima.- *Bembix merceti* y *P. grandior* poseen un alto nivel de semejanza de sus CHCs, probablemente debido a la existencia de mimetismo químico en *P. grandior* con respecto a *B. merceti*. Aunque puede descartarse una estrategia de insignificancia química (en sentido estricto) en *P. grandior*, en los sistemas *B. zonata*-*P. grandior* y *B.*

sinuata-*P. grandior* podría darse un tipo particular de insignificancia química debido a la presencia de una proporción mayoritaria de CHCs de cadena larga en el parasitoide, que propiciaría la existencia de un cierto nivel de parasitismo, observado en ambas especies de hospedadores.