

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Dinámica de la dispersión y actividad de
la avispa exótica *Vespula germanica* F.
(Hymenoptera: Vespidae) en Argentina**

Trabajo de tesis para optar al Título de Doctor en Biología

por

Lic. Ciencias Biológicas MAITÉ MASCIOCCHI

Director: **Dr. Juan Corley**

INTA Estación Experimental Agropecuaria Bariloche

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas



Centro Regional Universitario Bariloche

Universidad Nacional del Comahue

Bariloche, Argentina

2013

A Luis

Índice

Agradecimientos.....	9
Resumen	11
Abstract.....	15
Declaración.....	18
Capítulo 1: Recordando la teoría de las invasiones biológicas, ¿son los himenópteros buenos invasores?	19
Biología e historia de invasión de <i>V. germanica</i> en la Patagonia.....	25
Objetivos.....	33
Objetivo general	33
Objetivos específicos.....	33
Bibliografía	34
Capítulo 2 : Distribución y expansión geográfica de la chaqueta amarilla (<i>V. germanica</i>) en Argentina	39
Resumen.....	39
Introducción	40
Objetivos	42
Métodos	43
Resultados.....	44
Discusión	49
Bibliografía.....	52

Capítulo 3 : El comportamiento de dispersión de las reinas de <i>V. germanica</i> y <i>V. vulgaris</i>	57
Resumen.....	57
Introducción	58
Objetivos	61
Métodos	62
Avispas utilizadas en los ensayos	62
Molinos de vuelo.....	63
Análisis estadístico.....	67
Resultados.....	68
Discusión	75
Bibliografía.....	80
Capítulo 4 : Dinámica temporal de la actividad de <i>V. germanica</i> y <i>V. vulgaris</i>	84
Resumen.....	84
Introducción	85
Objetivos	87
Métodos	87
Área de estudio.....	87
Recolección de datos de actividad	89
Datos climáticos	90
Análisis de datos.....	95
Resultados.....	96

Discusión	101
Bibliografía	105
Capítulo 5 : Discusión general	109
Bibliografía	115
Anexo	118
Diferencias entre <i>V. vulgaris</i> y <i>V. germanica</i>	118
Publicaciones realizadas durante el transcurso del doctorado	121
Trabajo de respaldo	122

Índice de imágenes

Imagen 1.1: Diferentes castas en <i>V. germanica</i>	22
Imagen 1.2: Ejemplar de <i>V. germanica</i>	24
Imagen 1.3: Daños causados por las obreras de <i>Vespula</i> spp.....	27
Imagen 1.4: Nidos subterráneos realizados por <i>Vespula</i> spp.	28
Imagen 1.5: Nidos aéreos realizados por <i>Vespula</i> spp.	29
Imagen 1.6: Reina de <i>V. germanica</i> hibernando	29
Imagen 2.1: “Trampa botella” para capturar ejemplares de <i>Vespula</i> spp.	44
Imagen 3.1: Molino de vuelo.....	65
Imagen 3.2: Secuencia de colocación de una reina de <i>V. germanica</i> en los molinos de vuelo..	66
Imagen 4.1: Trampa <i>Malaise</i> utilizada para capturar ejemplares de <i>Vespula</i> spp.....	90
Imagen 5.1: Distancia de dispersión mostrada por las reinas de <i>Vespula</i> spp.....	114

Índice de figuras

Figura 1.1: Mapa de distribución mundial de <i>V. germánica</i>	24
Figura 1.2: Ciclo de actividad anual y desarrollo poblacional de <i>Vespula</i> spp.	30
Figura 2.1: Distribución actual de <i>V. germanica</i> en Argentina.	46
Figura 2.2: Tasa de expansión de <i>V. germanica</i> en Argentina.	48
Figura 3.1: Patrones de dispersión de las especies invasoras.	59
Figura 3.2: Representación esquemática de los molinos de vuelo.	64
Figura 3.3: Distancia de vuelo en función del estado de hibernación y la especie de las reinas de <i>Vespula</i> spp.	70
Figura 3.4: Velocidad de vuelo en función del estado de hibernación y la especie de las reinas de <i>Vespula</i> spp.	71
Figura 3.5: Distancia de vuelo en función del índice de masa corporal.	72
Figura 3.6: Índice de masa corporal en función del estado de hibernación y la especie de las reinas de <i>Vespula</i> spp.	73
Figura 3.7: Porcentaje de pérdida de peso según estado de hibernación y la especie.	74
Figura 3.8: Largo de tibia en función de la especie.	75
Figura 4.1: Sitios de muestreo ubicados en la Reserva Forestal Loma del Medio.	88
Figura 4.2: Análisis de la serie temporal.	97
Figura 4.3: Cantidad de avispas capturadas por año en las trampas <i>Malaise</i>	98
Figura 4.4: Cantidad de avispas capturadas cada uno de los meses de muestreo	99
Figura 4.5: Detalle de la cantidad de avispas capturadas por mes en los 5 sitios de muestreo sumando la totalidad de años (desde el 2002 al 2013).	100

Índice de tablas

Tabla 3.1: Estadísticos de los GLM para las variables con efectos significativos sobre los parámetros de vuelo de las reinas <i>Vespula</i> spp.....	69
Tabla 4.1: Variables climáticas utilizadas para construir el modelo de actividad anual de <i>Vespula</i> spp.....	91
Tabla 4.2: Variables climáticas utilizadas para construir el modelo de actividad semanal de <i>Vespula</i> spp.....	92
Tabla 4.3: Estadísticos de los GLM para las variables con efectos significativos sobre la dinámica poblacional de <i>Vespula</i> spp.....	101

Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar a *Juan Corley* por su apoyo en todo momento, paciencia para resolver mis dudas y excelente predisposición para transmitirme sus conocimientos durante este largo camino.

A *Andrés*, por el aguante y sugerencias realizadas en las diferentes etapas de esta tesis.

A todos mis compañeros de laboratorio, *José, Deborah, Nélica, Ana Julia, Vicky* y *Alejandro* por la buena onda, mates, viajes, charlas y aguante de todos los días.

A *Chili, Rocío, Amarú* y *Luciano*, mis amigos de todos los días, por su apoyo y confianza incondicional.

A *Gaby Pirk* y *Paula Sackmann* por los buenos aportes que le han hecho a mi trabajo.

A todos los integrantes del INTA Bariloche que me brindaron un cordial lugar de trabajo, y especialmente a *Inés, Gonzalo, Mauro, Santiago, Marisa* que me ayudaron más de una vez y me acompañaron a lo largo de todo este camino.

A toda la gente que me aportó y ayudó en la recolección de avispas verano tras verano.

A *mis viejos, Magui* y *Lula*, porque son lo mejor que tengo!! Y porque sin el apoyo y la confianza que me depositan día a día no hubiese podido realizar todo este estudio.

A mi ayudante de campo preferido, *Luis*, por estar conmigo siempre, pensando juntos, discutiendo ideas y poniendo trampas rodeado de chaquetas.

A *Toby*, por ser lo más importante en mi vida y haberse portado excelente durante esta última etapa.

A la *Universidad Nacional del Comahue*, por darme la oportunidad de realizar mis estudios de Licenciatura y Doctorado de manera libre y gratuita; y al *CONICET* por financiar mi beca de Doctorado.

Esta Tesis fue realizada con una beca doctoral otorgada por el CONICET y financiada por un Proyecto de Investigación Plurianual Nro. 11220090100043 otorgado por el CONICET al Dr. Juan Corley en el año 2010.

Resumen

Dinámica de la dispersión y actividad de la avispa exótica *Vespula germanica* F. (Hymenoptera: Vespidae) en Argentina

Lic. Maité Masciocchi

Director: Dr. Juan Corley

Las invasiones biológicas son un tema central de la ecología. Por un lado, la introducción de especies exóticas brinda un excelente escenario para estudiar procesos demográficos y las interacciones sobre la estructura de las comunidades. Por otro, comprender los factores que determinan el establecimiento exitoso y la expansión de una especie exótica nos brinda información útil para establecer planes de manejo, control y/o erradicación cuando las especies invasoras afectan negativamente la diversidad natural de una región o se convierten en plagas. La invasión de la avispa exótica *Vespula germanica*, conocida comúnmente como “chaqueta amarilla”, es una de las invasiones más importantes ocurridas recientemente en el NO de la Patagonia debido a los daños económicos y sociales que generó y aún sigue generando.

Poco se sabe en Argentina sobre la dispersión histórica y actual de *V. germanica*. Esta avispa fue observada por primera vez en el año 1980 al norte de la provincia de Neuquén, y desde su detección a la fecha llegó a establecerse en diversos hábitats. El primer objetivo de esta tesis fue conocer la tasa de dispersión de *V. germanica* en la Patagonia argentina, y compararla con las tasas registradas por esta misma especie en otras áreas invadidas y con las de otras especies invasoras exitosas, esto permite comprender el valor relativo del ambiente y de la biología de la especie en el éxito de invasión. Además, fue un objetivo determinar la distribución actual de *V. germanica* en la región (Capítulo II). Para ello en

primer lugar recabé información de diferentes bases de datos; realicé cientos de encuestas y llamados telefónicos abarcando todo el país, y viajé por diferentes sitios de la Patagonia con la finalidad de obtener datos relacionados a la presencia/ausencia de la especie y fecha del primer avistaje. Finalmente con los datos obtenidos calculé la tasa de dispersión que esta avispa presenta en Argentina por medio de una regresión lineal de la distancia vs. los años desde el primer avistaje. Simultáneamente, con datos que aportaron fechas concretas, tracé un mapa mostrando la distribución actual de esta avispa en la totalidad del territorio Argentino, y describí el patrón de avance de la misma desde su arribo a la región. Los resultados indicaron que *V. germanica* presenta en Argentina una tasa de expansión de 37 km año⁻¹, siendo más acelerada hacia el sur del país. Su distribución actual abarca desde el norte de la provincia de Mendoza hasta el sur de la provincia de Santa Cruz. La tasa de expansión calculada para *V. germanica* confirma el potencial invasor mostrado por los himenópteros a lo largo del mundo.

Vespula germanica es una avispa eu-social cuya colonia se encuentra dividida en castas (generalmente una reina, cientos de obreras y zánganos). Las reinas además de ser las encargadas de iniciar las colonias y regular las diferentes actividades dentro de la misma, son responsables de la expansión territorial de las poblaciones. Dicha expansión territorial puede ocurrir a comienzos del otoño cuando las nuevas reinas abandonan el nido para fecundarse y encontrar un sitio donde hibernar, y/o a principios de la primavera cuando se vuelven activas luego del invierno en busca de un sitio donde establecer su nueva colonia. El segundo objetivo de esta tesis fue determinar, a través de ensayos de vuelo, (a) la magnitud y expansión del movimiento de las reinas de otoño y primavera, tratando de comprender cuando se dispersan con mayor frecuencia y (b) evaluar la contribución propia de vuelo de cada reina a la expansión territorial observada para esta especie (Capítulo III). Además investigué posibles asociaciones entre los parámetros de vuelo (i.e.: distancia y velocidad) y el estado de hibernación (i.e.: pre y post-hibernantes) usando modelos lineales generalizados. Como resultado de esta etapa sugiero que el principal evento dispersivo de esta especie ocurre previo a la hibernación, mientras que luego de la misma las reinas vuelan distancias más cortas y a velocidades menores. Esta diferencia probablemente ocurra al momento de

fecundarse para maximizar la probabilidad de aparearse con machos no emparentados, dado que la misma aumenta cuanto mayor es la distancia al nido parental.

Las fluctuaciones numéricas en los niveles de actividad de las poblaciones de insectos han atraído la atención de los ecólogos, con la finalidad de deducir los factores responsables de las mismas. En insectos sociales, éstas no solo dependen del tamaño poblacional, sino que también están determinadas por diferentes factores, generalmente divididos en dos grandes grupos, endógenos -procesos denso-dependientes- como la edad o el estado fisiológico, y exógenos -denso-independientes- como el clima. El tercer objetivo de ésta tesis fue analizar la actividad de *V. germanica*, identificando la importancia relativa de diferentes factores influyentes en la determinación del patrón observado (Capítulo IV). Para conocer las fluctuaciones en los niveles de actividad de esta avispa invasora recolecté datos de la cantidad de avispas forrajeando en la Reserva Forestal Loma del Medio, localidad de El Bolsón, provincia de Chubut, desde el año 2002 a 2013. Mediante un análisis de series temporales y modelos lineales generalizados describí el patrón de variación anual e intra-anual de la actividad de las avispas, y analicé la importancia relativa de diferentes factores influyentes. Los resultados de este capítulo sugieren que esta avispa presenta fluctuaciones en su actividad a lo largo de los años sin indicar ningún patrón determinado. Por otro lado, se sugiere que la presión atmosférica media, sumado posiblemente a factores endógenos de la especie, son los que determinan la dinámica de la actividad de ésta avispa invasora.

Con esta tesis intentaré aportar información útil para el manejo de *Vespula* spp. en la Patagonia. Este estudio permitirá comprender algunos de los factores relevantes que afectan el proceso de invasión, aportando además información que puede ser de utilidad para la ejecución de planes de manejo y control. Como principal conclusión sugiero, que además de las conocidas características de los insectos sociales que les confieren éxito en la invasión, diferentes actividades antrópicas son probablemente las que contribuyen en mayor medida a la expansión geográfica de estos invasores exitosos.

Palabras claves: invasión de insectos, himenópteros invasores, avispas sociales, chaqueta amarilla, dispersión, molinos de vuelo, Patagonia, *Vespula* spp.

Abstract

Dispersal and activity dynamics of the exotic wasp *Vespula germanica* F. (Hymenoptera: Vespidae) in Argentina

Lic. Maité Masciocchi

Supervisor: Dr. Juan Corley

Biological invasions are a central topic of current ecological research. The introduction of exotic species provides scenery unique opportunity to study demographic processes and the importance of species interactions on community structure. Furthermore, when invasive species negatively affect the natural diversity or become pests, understanding the factors that determine the successful establishment and spread of exotic species provides useful information to determine eradication, management and conservation actions. The invasion of exotic wasp *V. germanica*, commonly known as "yellowjacket" or "German wasp" is one of the most important invasions recently occurring in NW Patagonia. This species is associated with economic and social damage, including human health, and attracts significant research focused towards managing its populations.

In Argentina little is known regarding the historical and current spread of *V. germanica*. This wasp was first observed in 1980 at the north of Neuquen province, and since spreading into diversity of habitats. The first aim of this thesis was to determine the spread rate of *V. germanica* in the argentinean Patagonia and compared this with other invaded areas, and with other successful invasive species; this information allows a better understanding on the roles played by the environment and life history traits on invasion success. Also the current distribution of the species in this region was established (Chapter II). Firstly, I searched studies of *V. germanica* in Argentina through different literature databases. Secondly, to

assess the presence of *V. germanica* and estimated date of first sighting in each locality, surveys were distributed and phone calls were done nationwide. Different survey trips were made to confirm and expand the collected data. Through a linear regression of the distance to the arrival point vs. the years since first sighting, the spread rate of this wasp in Argentina was calculated. Simultaneously a map was drawn showing the presence or absence of this wasp in Argentina. The results indicate that *V. germanica* show a spread rate of 37 km year⁻¹, being faster toward the south, and becoming established from the northern of Mendoza province to the south of Santa Cruz province. This spread rate confirms the success shown by the Hymenoptera throughout the world.

Vespula germanica is a truly social wasp whose colonies are divided into castes (usually a single queen, plus hundreds of workers and drones). The queens are responsible for starting the colonies and regulating most nest activities, but they are also responsible for populations spread. This geographical spread can occur in early fall when the new queens leave the nest to fertilize and find a place to hibernate, and/or in early spring when they look for a place to establish their new nest. Thus, my second objective was to determine, through tethered flight assays, (a) the magnitude and speed of queen movement in autumn and spring, and (b) evaluated potential queen contribution to geographical spread (Chapter III). Also using generalized linear models, I investigated possible associations between flight parameters (i.e.: distance and speed) and hibernation (i.e.: pre-and post-hibernating). As a result I suggest that the main dispersal events occur before the hibernation; while after hibernation queens fly significantly slower and shorter distances. This difference is likely to occur to maximize the probability of mating with unrelated males, since it increases with the greater distance to the parental nest. Additionally, we confirm that queen dispersion is likely to contribute little to the reported geographical spread.

Numerical fluctuations in insect activity levels have attracted the attention of ecologists in order to deduce the causal factors. These are not only related to population sizes but are also determined by different factors, generally divided into two groups, endogenous -density-dependent processes- such as age or physiological status, and exogenous -density

independent factors- such as climate. The third objective of this thesis was to analyze the activity levels of *V. germanica*, identifying those factors that influence the observed activity patterns (Chapter IV). To determine fluctuations in activity, worker wasps were captured in Reserva Forestal Loma del Medio, El Bolson, Chubut Province from 2002 to 2013. The annual and intra-annual variation pattern in wasp activity was described using a time series analysis and generalized linear models. The results of this chapter suggest that *V. germanica* presents activity fluctuations over the years lacking in noticeable pattern. Furthermore, it is suggested that atmospheric pressure, possibly together with endogenous factors, are those which determine the dynamics of this invasive wasp activity.

This thesis will attempt to provide useful information for the successful management of invasive *Vespula* spp. populations. The study contributes to our understanding on those relevant factors that affect their invasion process, and attempts to provide information useful for effective management plans and pest monitoring.

Key-words: insect invasion, Hymenoptera invaders, social wasps, yellowjacket, spread, flight mills, Patagonia, *Vespula* spp.

Declaración

El trabajo presentado en esta tesis fue realizado enteramente por mí, y no fue sometido a ninguna otra calificación académica. Todas las colaboraciones han sido especialmente agradecidas.

Maité Masciocchi

D.N.I. 29038299

Capítulo 1 : Recordando la teoría de las invasiones biológicas, ¿son los himenópteros buenos invasores?

Las invasiones biológicas son un tema central tanto de la ecología teórica como aplicada. Por un lado, la introducción de especies exóticas brinda un excelente escenario para estudiar procesos demográficos y la importancia de las interacciones sobre la estructura de las comunidades. Por el otro, comprender los factores que determinan el establecimiento exitoso y la expansión de una especie exótica nos brinda información útil para determinar y mejorar las tácticas y estrategias de manejo y conservación cuando las especies invasoras afectan negativamente la diversidad natural de una región o se convierten en plagas (Pimm & Gilpin, 1989; Caughley, 1994; Mooney & Hobbs, 2000). Probablemente por estas razones, el estudio de las invasiones biológicas ha sido objeto, en los últimos 20 años, de numerosos trabajos de investigación dentro de diferentes disciplinas (como agricultura, silvicultura, botánica, entomología, zoología y patología entre otras; e.g., Dickman, 1996; Farji-Brener & Corley, 1998; Colautti & MacIsaac, 2004; Gurevitch & Padilla, 2004; Von Holle, 2005; Lockwood *et al.*, 2007; Liebhold & Tobin, 2008; Sackmann *et al.*, 2008; Masciocchi *et al.*, 2010b).

En la naturaleza, los ejemplos de especies invasoras abundan y abarcan numerosos grupos taxonómicos. Ejemplos bien conocidos dentro de los animales son, el género *Rattus* (Dickman, 1996), el gato doméstico *Felis catus* (Dickman, 1996), la serpiente marrón *Boiga irregularis* en la isla de Guam (Gurevitch & Padilla, 2004), el pez mosquito *Gambusia affinis* (Colautti & MacIsaac, 2004); y dentro de la plantas, *Silene latifolia* en Norte América (Blair & Wolfe, 2004), *Psidium cattleianum* en las selvas de Madagascar (Gurevitch & Padilla, 2004), entre otras miles. La abundancia creciente de especies invasoras está favorecida, entre otros factores, por las actividades humanas.

El incremento continuo de las poblaciones humanas, junto con el desarrollo tecnológico, acrecentó el comercio y el tráfico de un sitio a otro del mundo provocando, a su vez, un aumento en el movimiento de especies exóticas (Liebhold & Tobin, 2008). Este movimiento

de especies, intencional o accidental, ha tenido implicancias de gran envergadura, pese a que solo un quinto de las especies que invaden un nuevo hábitat pueden causar daños económicos y ecológicos (D'Antonio & Vitousek, 1992; Naeem *et al.*, 1995). Numerosas evidencias indican que las especies invasoras pueden alterar patrones sucesionales, relaciones mutualísticas, la dinámica de comunidades, el funcionamiento de ecosistemas, la distribución de recursos y, hasta causar la extinción de especies nativas, que, en última instancia, provocará una disminución en la diversidad del área invadida (Vitousek *et al.*, 1996; Mooney & Cleland, 2001; Knapp *et al.*, 2002). Dado estos antecedentes, las invasiones son frecuentemente consideradas como un disturbio que pueden alterar los procesos del ecosistema receptor.

Durante el transcurso de una invasión biológica se pueden reconocer tres procesos o etapas: (1) el transporte (o arribo según distintos autores), (2) el establecimiento y (3) la expansión. Cuando una especie exótica se establece exitosamente (i.e.: presenta un crecimiento poblacional positivo en el área invadida), comienza a expandir su rango geográfico desde el área inicial de invasión. La expansión geográfica de una especie exótica está estrechamente relacionada con la ecología de la especie. A su vez, dicha ecología y consecuentes interacciones están determinadas, en mayor o menor medida, por factores endógenos y/o exógenos (Lockwood *et al.*, 2007; Liebhold & Tobin, 2008). Entre los factores endógenos podemos mencionar la capacidad reproductiva y de dispersión de la especie, mientras que entre los exógenos encontramos a las condiciones climáticas, los disturbios en el área invadida y la presencia de depredadores, entre otros (Lockwood *et al.*, 2007).

Los factores más relevantes durante el proceso de expansión de una especie invasora son su capacidad de dispersión, la capacidad reproductiva, la heterogeneidad ambiental, los efecto Allee y la estocasticidad ambiental y demográfica (Liebhold & Tobin, 2008). En cuanto a los factores propios de la especie, la capacidad reproductiva de la misma es la que va a determinar la abundancia de individuos en la nueva población, mientras que su capacidad de dispersión (i.e.: distancia y velocidad de vuelo), es la que va a determinar el área de influencia y la tasa de avance de la especie. Por su parte, los factores exógenos, como la heterogeneidad

ambiental, la variación de las condiciones climáticas del área de invasión con respecto al área original de distribución de la especie, y los efectos Allee pueden influir sobre el crecimiento de la población (Warren & Statham, 2002). Los efectos Allee, son un conjunto de mecanismos que pueden generar un decremento de las tasas netas de crecimiento poblacional, asociadas con la disminución de la densidad (Taylor & Hasting, 2005).

La expansión de un organismo exótico es un proceso por el cual la especie amplía su rango geográfico, partiendo del hábitat que ocupa actualmente a una que previamente no ha ocupado. Este proceso puede ser descrito de varias maneras. Frecuentemente se lo estima como el aumento del área ocupada por un individuo, con el transcurso del tiempo, en forma radial. Sin embargo estudios recientes sugieren la existencia de saltos poblacionales (i.e.: dispersiones a largas distancias) muy por delante del límite de la dispersión continua, los cuales incrementan la velocidad de expansión de las especies invasoras. Este proceso combinado, de ambos tipos de dispersión, se denomina *dispersión estratificada*, siendo uno de los principales impulsores del proceso de expansión de las especies invasoras (Shigesada & Kawasaki, 1997; Liebhold & Tobin, 2008). Diferentes especies invasoras muestran tasas de expansión que varían desde los 2 a 500 km año⁻¹ (Liebhold & Tobin, 2008).

Numerosos trabajos sobre invasiones biológicas se han enfocado en los insectos debido a su importancia en los sistemas naturales, ya sea como invasores o como elementos centrales de los ensamblados invadidos (Drake *et al.*, 1989). Dentro de ellos, los himenópteros son uno de los órdenes con mayor número de especies, abundancia y alta importancia ecológica. Se estima que existen unas 300.000 especies en dicho orden, que tienen diversos roles ecológicos como polinizadores, parásitos, depredadores, etc. (Borror *et al.*, 1989). A su vez, dentro de este orden existen grupos con notable comportamiento social, lo que les otorgaría ciertas ventajas competitivas adicionales. Debido en parte a la diversidad de características y funciones ecológicas que presentan, y a su alta capacidad de dispersión, los himenópteros son invasores muy exitosos, que generalmente provocan grandes impactos dentro de los sistemas invadidos (Farji-Brener & Corley, 1998).

Los himenópteros sociales presentan diversas estrategias que los diferencian del resto del grupo y que les favorecería en el proceso de una invasión. Dentro de ese conjunto de habilidades podemos citar, la capacidad de la reina de fundar una colonia sin necesidad de encontrar pareja, los múltiples apareamientos, y la división de su colonia en castas (imagen 1.1). Generalmente hay una o, excepcionalmente varias reinas, que se encargan de dispersar a las poblaciones, iniciar la colonia, regular sus actividades y colocar los huevos; numerosas obreras, que recolectan el alimento y mantienen el nido; y unos pocos zánganos (machos) cuya función es meramente reproductiva. Sumado a esto, la división de tareas favorece la mejor defensa del nido, debido a la agregación y la mejor explotación de los recursos alimenticios. Ejemplos bien conocidos sobre el éxito invasor de estos grupos son la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta*) y la hormiga argentina (*Linepithema humile*) en Estados Unidos, la abeja de la miel africanizada (*Apis mellifera scutellata*) en América, y *Polistes* spp. y *Vespula* spp. en varias partes del mundo (Gambino *et al.*, 1990; Allen *et al.*, 1995; Archer, 1998; Farji-Brener & Corley, 1998; Hunt, 2007).



Imagen 1.1: Diferentes castas en *V. germanica*. De izquierda a derecha se observa una reina, un zángano y una obrera.

En los insectos sociales, la influencia relativa de los factores endógenos y exógenos en el éxito de una invasión puede ser compleja y difícil de interpretar (Warren & Statham, 2002). En *Vespula germanica* (Fabricius), una avispa con notable éxito de invasión, se observó una fuerte densidad-dependencia negativa junto con un efecto adverso de las lluvias en primavera sobre el tamaño de las poblaciones (Barlow *et al.*, 2002). En contraste, Archer (1985),

concluyó que las poblaciones de esta misma especie en Inglaterra (área incluida en su distribución natural) muestran ciclos bianuales, provocados por un factor endógeno sobrecompensante y un factor exógeno que provocaría ciclos de 7 años. El factor endógeno actuaría a través de las reinas, en años de alta densidad de avispas se producen muchas colonias pequeñas que fracasan y viceversa, mientras que el factor exógeno no pudo ser identificado, sin encontrarse una relación significativa entre el clima y la abundancia de avispas. Otros trabajos, analizaron el efecto de distintos factores climáticos sobre la dinámica poblacional de *V. germanica*. Por un lado, Spradbery (1973) sugirió que durante primaveras cálidas seguidas de heladas, el número de reinas sobrevivientes se reduce. Por otro, Madden (1981) propuso que la abundancia de avispas está relacionada con las precipitaciones ocurridas en otoño (período de la producción de reinas y zánganos) y primavera (momento del establecimiento de los nidos) del año previo. Además de la abundancia poblacional, las diferentes actividades de los insectos también afectan a la comunidad invadida. Sin embargo, ningún estudio ha evaluado la dinámica de la actividad de obreras de *Vespula* spp. -quizás por no poseer ningún valor reproductivo directo- en las áreas de invasión.

En el NO de la Patagonia argentina, una de las invasiones de insectos más reciente y con notable repercusión pública, es la de la avispa *V. germanica* conocida comúnmente como “chaqueta amarilla” (imagen 1.2). Desde su establecimiento en la región, la especie se ha convertido en un problema para el normal desarrollo de variadas actividades humanas al aire libre y probablemente para algunas especies nativas (Sackmann *et al.*, 2001; Sackmann *et al.*, 2006; Sackmann *et al.*, 2008). *V. germanica* pertenece a la familia Vespidae, siendo una de las especies con mayor poder invasor dentro de esa familia (Beggs *et al.*, 2011), y es una especie verdaderamente social (eu-social). Es originaria de Eurasia y norte de África presentando actualmente una amplia distribución mundial (Archer, 1998). Actualmente está establecida en Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda, América del Norte, Argentina y Chile (figura 1.1, Spradbery & Maywald, 1992; Tribe & Richardson, 1994; Archer, 1998; D'Adamo *et al.*, 2002).



Imagen 1.2: Ejemplar de *V. germanica*.

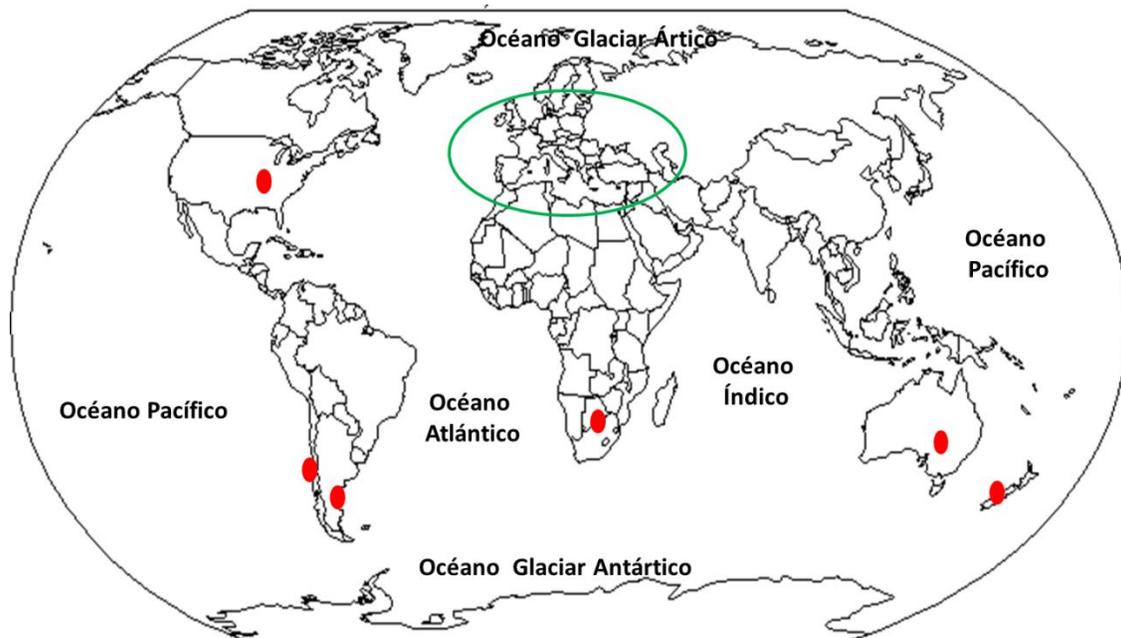


Figura 1.1: Mapa de distribución mundial de *V. germanica*. El círculo verde indica el área nativa y los círculos rojos los diferentes sitios donde ha invadido exitosamente.

Vespula germanica posee varias de las características que comúnmente se le asignan a un invasor exitoso: (1) se beneficia con las modificaciones que el hombre introduce en el ambiente, (2) tolera un amplio rango de condiciones climáticas, (3) posee una amplia plasticidad en su dieta, (4) las hembras son fecundadas previo a la hibernación siendo capaces de fundar colonias exitosas luego de la misma y (5) las colonias tienen un crecimiento muy rápido produciendo ciento de hembras reproductivas cada año (Moller, 1996; Farji-Brener & Corley, 1998; Sackmann *et al.*, 2000; D' Adamo *et al.*, 2002). Debido a la alta variación ambiental abarcada por ésta especie en áreas de invasión, mi hipótesis de trabajo es que características intrínsecas de la especie (capacidad de vuelo de las reinas) son determinantes en el proceso de dispersión geográfica, siendo las condiciones ambientales moduladoras leves de dicho proceso. Por estos motivos, *V. germanica* es un buen modelo de estudio para conocer en profundidad los factores que determinan el fenómeno de las invasiones biológicas en general y las invasiones de los insectos sociales en particular.

Biología e historia de invasión de *V. germanica* en la Patagonia

Vespula germanica, conocida comúnmente como chaqueta amarilla fue observada por primera vez en la Argentina en el año 1980 en la localidad de Andacollo, cerca de Chos Malal, provincia de Neuquén, a 30 km de la frontera con Chile (Willink, 1980). Es muy probable que la especie haya invadido naturalmente nuestro país desde Chile, atravesando los pasos cordilleranos bajos presentes al norte de Neuquén. Se ha sugerido que a Chile ingresó por el puerto de Valparaíso en 1974 y ya en 1975 fue citada en todas las provincias centrales de este país. Desde su detección en Argentina, a la fecha de esta disertación, la especie llegó a establecerse en una gran diversidad de hábitats alcanzando el extremo sur de la provincia de Santa Cruz (Masciocchi & Corley, 2013). Un estudio basado en la correspondencia eco-climática entre el área de distribución nativa de *V. germanica* y la Argentina, determinó que, en líneas generales, la especie se encuentra establecida en las zonas climáticamente más aptas del país; existiendo hacia el norte y centro aún regiones climáticamente aptas en donde la especie aún no se ha establecido (D' Adamo *et al.*, 2002).

Numerosos trabajos indican que en altas densidades *V. germanica* puede afectar negativamente los ecosistemas naturales así como numerosas actividades económicas tales como: apicultura, horticultura, turismo y cría de ganado entre otras (imagen 1.3, Beggs, 2001; Pimentel, 2002). En la Patagonia, aún no se han identificado enemigos naturales ni competidores (e.g.: patógenos, parásitos, otros véspidos sociales depredadores), de modo que la probabilidad de regulación poblacional por parasitismo, depredación y/o competencia es reducida (Farji-Brener & Corley, 1998). A su vez, *V. germanica* depreda sobre una gran variedad de artrópodos, entre los que podemos incluir especies de los órdenes Araneae, Coleoptera, Hymenoptera y Lepidoptera entre otros (Sackmann *et al.*, 2000). Por tales motivos se cree que su impacto sobre la comunidad invadida es significativamente importante.



Imagen 1.3: Daños causados por las obreras de *Vespula* spp. en diferentes actividades provocando importantes pérdidas económicas. Se observan obreras obteniendo recursos de diferentes frutas maduras y presas.

En la Patagonia argentina, al igual que en otras partes del mundo, *V. germanica* construye colonias anuales, generalmente subterráneas (imagen 1.4), aunque puede utilizar construcciones humanas o huecos preexistentes para emplazar sus nidos (imagen 1.5, Spradbery & Maywald, 1992), siendo común también que utilice huecos en troncos en descomposición. Los nidos son iniciados cada primavera por reinas fecundadas que hibernaron en sitios protegidos (imagen 1.6). Las primeras obreras adultas (reinas no reproductivas) que emergen comienzan a ocuparse de la construcción, mantenimiento y defensa del nido, y además proveen alimento para las larvas y la reina. Cada colonia puede

albergar entre 3000 y 5000 obreras en su máximo de abundancia (Willink, 1991). A los individuos reproductivos (i.e.: zánganos y nuevas reinas) se los observa en las colonias al final del verano. Luego de la fecundación, y en coincidencia con el descenso de la temperatura ambiental y cantidad de horas luz, la colonia comienza a desintegrarse, los zánganos mueren (dado que su función es meramente reproductiva) y las nuevas reinas buscan refugio para hibernar (figura 1.2). Excepcionalmente, en las áreas de invasión, las colonias pueden sobrevivir durante el invierno alcanzando tamaños hasta veinte veces mayores al promedio (Harris, 1996).



Imagen 1.4: Nidos subterráneos realizados por *Vesputa* spp. La flecha señala el orificio de entrada al nido en las imágenes a, b, y c, y el exterior del mismo en la imagen d.



Imagen 1.5: Nidos aéreos realizados por *Vespula* spp. Los mismos pueden encontrarse ubicados en (a) la base de una colmena de *Apis mellifera*, (b) un alza dentro de una colmena abandonada de *A. mellifera*, (c) un ladrillo hueco expuesto al aire libre, (d) un corral de ovinos, y (e) dentro de un tanque de agua, por ejemplo.



Imagen 1.6: Reina de *V. germanica* hibernando resguardada dentro de una hoja. Una hoja ubicada en algún sitio protegido puede ser un buen lugar de hibernación para una reina.

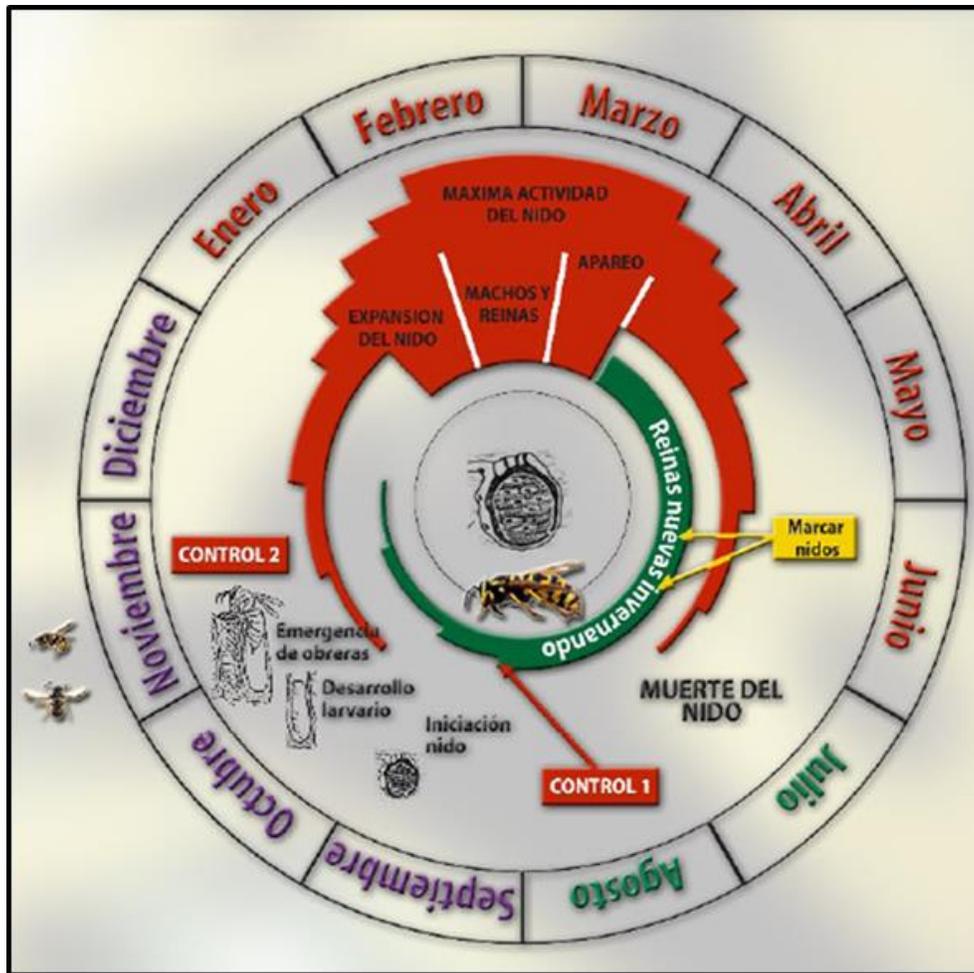


Figura 1.2: Ciclo de actividad anual y desarrollo poblacional de *Vespula* spp. El mismo además indica las diferentes etapas para aplicar los controles poblaciones de esta especie. Imagen extraída de un informe desarrollado por la Dra. Estay Palacios del Laboratorio de Entomología del INIA CRI La Platina, Chile.

Vespula germanica, al igual que muchos insectos sociales, posee un sistema de reproducción haplo-diplonte. Posterior a la salida del nido parental, las reinas de *Vespula* spp. se aparean con varios machos no emparentados (generalmente entre 1 y 7; Strassmann, 2001; Goodisman *et al.*, 2002), almacenando el contenido de espermatozoides en estructuras especializadas (i.e.: espermatecas). Esto le permite a la reina fecundar los huevos (selectivamente) al momento de la postura (Spradbery, 1973). Los machos salen del nido algunos días antes que las reinas, esperando a las mismas en las inmediaciones del mismo (Spradbery, 1973). El encuentro entre machos y hembras reproductivas se realiza fuera de los nidos, en una época determinada, y la atracción entre ambos sexos está mediada por feromonas producidas por

reinas vírgenes (Bruschini *et al.*, 2010; Brown *et al.*, 2013). Posterior a la fecundación, que puede ser con varias reinas, los zánganos mueren. Este sistema de reproducción determina que los huevos sin fecundar producirán machos (haploides), mientras que los fecundados producirán hembras (diploides). La hembra puede controlar el acto de fecundación al poner los huevos y por consiguiente el número de machos y hembras por colonia (Spradbery, 1973). *V. germanica*, por su condición de insecto social, posee una alta capacidad reproductiva, pudiendo poner miles de huevos por temporada (Spradbery, 1973). Una consecuencia de la haplo-diploidía es, que en promedio, las hembras comparten más genes con sus hermanas que con sus hijas o madres. A raíz de esto, la cooperación entre hermanas confiere ciertas ventajas selectivas.

Vespula germanica es una avispa de hábitos carroñeros así como un depredador oportunista que varía su dieta de acuerdo a los requerimientos del nido. Durante la época de mayores requerimientos energéticos (e.g.: durante la construcción del nido y con las bajas temperaturas), la dieta se compone básicamente de hidratos de carbono, mientras que el consumo máximo de proteínas se observa durante el verano cuando las obreras alimentan a las larvas e individuos reproductivos (Spurr, 1996). Los carbohidratos sobre los cuales las avispas forrajean incluyen néctar de flores, miel de abejas y excreciones de pulgones. Las proteínas provienen de un amplio rango de artrópodos cazados vivos, muertos y de la carroña (Spradbery, 1973; Sackmann *et al.*, 2000). La búsqueda de alimento la realizan las obreras en forma individual pero existe un comportamiento de agregación (incremento local) que permite a las obreras explotar de manera muy eficiente los recursos encontrados (D' Adamo *et al.*, 2000). Además, esta avispa puede tolerar bajas temperaturas, lo que le permite ampliar su actividad de forrajeo durante el día y en la temporada (Akre *et al.*, 1989; Markwell *et al.*, 1993).

Vespula vulgaris (Linnaeus) es una avispa social originaria de la región Holártica (Europa, Reino Unido, China, India, Irán, Japón). Hace aproximadamente 40 años fue detectada por primera vez en Australia y Nueva Zelanda (Moller *et al.*, 1987; Clapperton *et al.*, 1989), unos 30 años posterior al arribo de *V. germanica* a la región. Con excepción de Australasia y

Hawai (donde se cree se ha extinguido, dado que el último ejemplar ha sido observado en el año 1991), hasta la fecha no se ha reportado su presencia en ninguna otra región. Tanto la morfología como la biología de *V. vulgaris* son muy similares a la de *V. germanica*. Las características que diferencian a las obreras de estas especies de avispas son: una marca negra detrás de los ojos hacia el lado de la cabeza, presente en *V. vulgaris* y ausente en *V. germanica* (anexo imagen a y b); una mancha con forma de ancla negra en la cara, presente en *V. vulgaris* y ausente en *V. germanica* (anexo imagen c y d); una mancha negra basalmente ancha en el primer segmento del abdomen de *V. vulgaris* a diferencia de *V. germanica* que la presenta en forma de flecha (anexo imagen e y f); y el color de sus nidos, siendo grises los de *V. germanica* y marrones los de *V. vulgaris* (anexo imagen g, h, i); en cambio, los machos sólo pueden ser identificados si se les observa la genitalia bajo lupa (Jacobson *et al.*, 1978).

El primer avistaje de *V. vulgaris* en la región Patagónica fue en Febrero del 2010 (durante el transcurso de esta tesis). Una obrera de *V. vulgaris* fue observada forrajeando sobre un trozo de carne, en las cercanías del Río Limay, 40 km al Este de la ciudad de San Carlos de Bariloche (41°14'93''S, 71°30'13''O, Masciocchi *et al.*, 2010a). La detección de *V. vulgaris* en la Patagonia abre un abanico de interrogantes respecto al efecto que esta nueva avispa invasora tendrá sobre *V. germanica*. En Nueva Zelanda, habiendo transcurrido solo 2 años desde el arribo de *V. vulgaris*, esta nueva especie logró desplazar completamente a *V. germanica* de los bosques de *Nothofagus* spp., quien estaba establecida allí desde la década del '40 (Beggs *et al.*, 2011). La presencia de esta nueva especie invasora implicó un cuidado adicional al momento de la recolección de datos y análisis en esta tesis. En cada uno de los siguientes capítulos se explicitará si se discriminó entre ambas especies o se utilizaron solo ejemplares de *V. germanica*.

Objetivos

Objetivo general

Conocer los factores involucrados (y sus importancias relativas) en la dinámica de dispersión y actividad de la avispa social invasora *V. germanica* en Argentina.

Objetivos específicos

(a) Conocer la tasa de dispersión de *V. germanica* en la Patagonia argentina, compararla con las tasas registradas para la especie en otras áreas invadidas y con las de otras especies invasoras y establecer además, la distribución actual de la especie en la región (Capítulo II).

(b) Determinar la capacidad potencial de dispersión de las reinas de *V. germanica*, y la influencia que tienen algunas características sobre dicha capacidad (Capítulo III).

(c) Conocer el nivel de actividad de *V. germanica* en un área determinada, y analizar su dinámica temporal, identificando la importancia relativa de factores endógenos y exógenos en la determinación del patrón observado (Capítulo IV).

Con la realización de esta tesis intenté ampliar los conocimientos sobre los factores que pueden explicar el éxito de invasión de los insectos sociales. Desde la perspectiva de la biología de la conservación, pueden ser de utilidad para analizar los cambios en la distribución de las especies nativas; y desde el lado aplicado, espero aportar información acerca de la dinámica de invasión y factores predominantes que contribuyen a mejorar las estrategias de manejo y prevención para *Vespula* spp.

Bibliografía

- Akre, R. D., C. Ramsay, A. Grable, C. Baird & A. Stanford (1989). Additional range extension by the German yellowjacket, *Paravespula germanica* (Fabricius), in North America (Hymenoptera: Vespidae). *Pan-Pacific Entomologist* **65**: 79-88.
- Allen, C. R., R. S. Lutz & S. Demarais (1995). Red imported fire ant impacts on northern bobwhite populations. *Ecological Applications* **5**: 632-638.
- Archer, M. E. (1985). Population dynamics of the social wasp *Vespula vulgaris* and *Vespula germanica* in England. *Journal of Animal Ecology* **54**: 473-485.
- Archer, M. E. (1998). The world distribution of the euro-asian species of *Paravespula* (Hymenoptera: Vespidae). *Entomologist's Monthly Magazine* **134**: 279-284.
- Barlow, N. D., J. R. Beggs & M. C. Barron (2002). Dynamics of common wasps in New Zealand beech forests: a model with density dependence and weather. *Journal of Animal Ecology* **71**: 663-671.
- Beggs, J. R. (2001). The ecological consequences of social wasps (*Vespula* spp.) invading an ecosystem that has an abundant carbohydrate resource. *Biological Conservation* **99**: 17-28.
- Beggs, J. R., E. G. Brockerhoff, J. C. Corley, M. Kenis, M. Masciocchi, M. Frank, R. Quentin & C. Villemant (2011). Ecological effects and management of invasive alien Vespidae. *BioControl* **56**: 505-526.
- Blair, A. C. & L. M. Wolfe (2004). The evolution of an invasive plant: an experimental study with *Silene latifolia*. *Ecology* **85**: 3035-3042.
- Borror, D. J., C. A. Triplehorn & N. F. Johnson. (1989). An introduction to the study of insects. Saunders Collage Publishing, Florida USA. Pp. 875.
- Brown, R. L., A. M. El-Sayed, D. M. Suckling, L. D. Stringer & J. R. Beggs (2013). *Vespula vulgaris* (Hymenoptera: Vespidae) gynes use a sex pheromone to attract males. *Canadian Entomologist* **145**: 1-9.
- Bruschini, C., R. Cervo & S. Turillazzi (2010). Pheromones in social wasps. *Vitamins and Hormones* **83**: 447-492.
- Caughley, G. (1994). Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* **63**: 215-244.

- Clapperton, B., H. Möller & G. Sandlant (1989). Distribution of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in New Zealand in 1987. *New Zealand Journal of Zoology* **16**: 315-323.
- Colautti, R. I. & H. J. MacIsaac (2004). A neutral terminology to define "invasive" species. *Diversity and Distributions* **10**: 135-141.
- D' Adamo, P., J. C. Corley, P. Sackmann & M. Lozada (2000). Local enhancement in the wasp *Vespula germanica*. Are visual cues all that matter? *Insectes Sociaux* **47**: 289-291.
- D' Adamo, P., P. Sackmann, J. C. Corley & M. Rabinovich (2002). The potential distribution of German wasps (*Vespula germanica*) in Argentina. *New Zealand Journal of Zoology* **29**: 79-85.
- D'Antonio, C. M. & P. M. Vitousek (1992). Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**: 63-87.
- Dickman, C. R. (1996). Impact of exotic generalist predators on the native fauna of Australia. *Wildlife Biology* **2**: 185-195.
- Drake, J. A., H. A. Mooney, F. Di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson. (1989). Biological invasions: a global perspective. Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE) of the International Council of Scientific Unions (ICSU) by Wiley. Pp. 525.
- Farji-Brener, A. G. & J. C. Corley (1998). Successful invasions of hymenopteran insects into NW Patagonia. *Ecologia Austral* **8**: 273-249.
- Gambino, P., A. C. Medeiros & L. L. Loope (1990). Invasion and colonization of upper elevations on East Maui (Hawaii) by *Vespula pensylvanica* (Hymenoptera: Vespidae). *Annals of the Entomological Society of America* **83**: 1088-1095.
- Goodisman, M. A. D., R. W. Matthews & R. H. Crozier (2002). Mating and reproduction in the wasp *Vespula germanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51**: 497-502.
- Gurevitch, J. & D. K. Padilla (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution* **19**: 470-474.
- Harris, R. J. (1996). Frequency of overwintered *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) colonies in scrubland-pasture habitat and their impact on prey. *New Zealand Journal of Zoology* **23**: 11-17.

- Hunt, J. H. (2007). The evolution of social wasps. Oxford University Press, USA. Pp. 259.
- Jacobson, R. S., R. W. Matthews & J. F. MacDonald (1978). A systematic study of the *Vespula vulgaris* group with a description of a new yellowjacket species in eastern North America (Hymenoptera: Vespidae). *Annals of the Entomological Society of America* **71**: 299-312.
- Knapp, A. K., P. A. Fay, J. M. Blair, S. L. Collins, M. D. Smith, J. D. Carlisle, C. W. Harper, B. T. Danner, M. S. Lett & J. K. McCarron (2002). Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science* **298**: 2202-2205.
- Liebhold, A. M. & P. C. Tobin (2008). Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology* **53**: 387-408.
- Lockwood, J. L., M. F. Hoopes & M. P. Marchetti. (2007). *Invasion ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford. Pp. 313.
- Madden, J. L. (1981). Factors influencing the abundance of the European wasp (*Paravespula germanica* [F.]). *Journal of the Australian Entomological Society* **20**: 59-65.
- Markwell, T., D. Kelly & K. Duncan (1993). Competition between honey bees (*Apis mellifera*) and wasps (*Vespula* spp.) in honeydew beech (*Nothofagus solandri* var. *solandri*) forest. *New Zealand Journal of Ecology* **17**: 85-93.
- Masciocchi, M., J. R. Beggs, J. M. Carpenter & J. C. Corley (2010a). Primer registro de *Vespula vulgaris* (Himenóptera: Vespidae) en la Argentina. *Revista Sociedad Entomológica Argentina* **69**: 267-270.
- Masciocchi, M., A. G. Farji-Brener & P. Sackmann (2010b). Competition for food between the exotic wasp *Vespula germanica* and the native ant assemblage of NW Patagonia: evidence of biotic resistance? *Biological Invasions* **12**: 625-631.
- Masciocchi, M. & J. C. Corley (2013). Distribution, dispersal and spread of the invasive social wasp (*Vespula germanica*) in Argentina. *Austral Ecology* **38**: 162-168.
- Moller, H., B. K. Clapperton, G. R. Sandlant & J. Tiffley (1987). Wasps the new invaders. *New Zealand Environment* **56**: 3-8.
- Moller, H. (1996). Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation* **78**: 125-142.
- Mooney, H. A. & R. J. Hobbs. (2000). *Invasive species in a changing world*. Island Press, USA. Pp. 431.

- Mooney, H. A. & E. E. Cleland (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 5446-5451.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton & R. M. Woodfin (1995). Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **347**: 249-262.
- Pimentel, D. (2002). *Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species*. CRC Press, Ithaca, New York. Pp. 384.
- Pimm, S. L. & M. E. Gilpin (1989). Theoretical issues in conservation biology. En: *Perspectives in ecological theory*. J. Roughgarden, R. M. May & S. A. Levin (ed.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey. Pp. 394.
- Sackmann, P., P. D'Adamo, M. Rabinovich & J. C. Corley (2000). Arthropod prey foraged by the German wasp (*Vespula germanica*) in NW Patagonia, Argentina. *New Zealand Entomologist* **23**: 55-59.
- Sackmann, P., M. Rabinovich & J. C. Corley (2001). Successful removal of German yellowjackets (Hymenoptera: Vespidae) by toxic baiting. *Journal of Economic Entomology* **94**: 811-816.
- Sackmann, P., A. Ruggiero, M. Kun & A. G. Farji-Brener (2006). Efficiency of a rapid assessment of the diversity of ground beetles and ants, in natural and disturbed habitats of the Nahuel Huapi region (NW Patagonia, Argentina). *Biodiversity & Conservation* **15**: 2061-2084.
- Sackmann, P., A. G. Farji-Brener & J. C. Corley (2008). The impact of an exotic social wasp (*Vespula germanica*) on the native arthropod community of north-west Patagonia, Argentina: an experimental study. *Ecological Entomology* **33**: 213-224.
- Shigesada, N. & K. Kawasaki. (1997). *Biological invasions: theory and practice*. Oxford University Press, USA. Pp. 218.
- Spradbery, J. P. (1973). *Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps*. University of Washington Press, Seattle. Pp. 408.

- Spradbery, J. P. & G. F. Maywald (1992). The distribution of the European or German wasp, *Vespula germanica* (F.) (Hymenoptera: Vespidae), in Australia: past, present and future. *Australian Journal of Zoology* **40**: 495-510.
- Spurr, E. B. (1996). Carbohydrate bait preferences of wasps (*Vespula vulgaris* and *V. germanica*) (Hymenoptera: Vespidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* **23**: 315-324.
- Strassmann, J. (2001). The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera. *Insectes Sociaux* **48**: 1-13.
- Taylor, C. M. & A. Hasting (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters* **8**: 895-908.
- Tribe, G. D. & D. M. Richardson (1994). The European wasp, *Vespula germanica* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae), in southern Africa and its potential distribution as predicted by ecoclimatic matching. *African Entomology* **2**: 1-6.
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope & R. Westbrooks (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* **84**: 468-478.
- Von Holle, B. (2005). Biotic resistance to invader establishment of a southern Appalachian plant community is determined by environmental conditions. *Journal of Ecology* **93**: 16-26.
- Warren, I. & M. Statham (2002). Control of European wasps (*Vespula germanica*) by baiting. Report for the Tasmanian Institute of Agricultural Research Board, Tasmania. Doc. nro. 15.
- Willink, A. (1980). Sobre la presencia de *Vespula germanica* (Fabricius) en la Argentina (Himenóptera: Vespidae). *Neotropica. La Plata* **26**: 205-206.
- Willink, A. (1991). Contribución a la zoogeografía de insectos argentinos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba. Argentina* **59**: 125-147.

Capítulo 2 : **Distribución y expansión geográfica de la chaqueta amarilla (*Vespula germanica*) en Argentina**

Resumen

Estudí la distribución y expansión de la avispa social invasora *V. germanica* en Argentina. Por un lado, estimé su tasa de expansión analizando la relación existente entre los años desde su arribo en la región y la distancia desde donde se registró dicho arribo (Andacollo); por otro, comparé dicha tasa de expansión con la tasa registrada para *V. germanica* en otras áreas donde ha invadido y las tasas de otras especies invasoras. Por último, confeccioné un mapa con la distribución actual de *V. germanica* en Argentina. La tasa de expansión estimada para esta avispa en Argentina fue de 37 km año⁻¹, siendo aún mayor hacia el sur del país. La tasa de expansión geográfica obtenida para *V. germanica* en Argentina confirma su poder invasor siendo una de las mayores tasas registradas entre los himenópteros sociales invasores. Sin embargo, al compararla con otras regiones del mundo donde se encuentra establecida exitosamente, la tasa de expansión geográfica es similar. Sugiero que el transporte de reinas hibernantes mediante diferentes actividades antrópicas es el determinante en explicar su distribución actual. Propongo que a pesar de las características de historia de vida conocidas para los insectos sociales que contribuyen al éxito de invasión, la expansión de *V. germanica* es mayormente antrópica. Esta observación arroja conocimientos sobre aquellos factores que son cruciales para el manejo de las invasiones de ésta y otras avispas invasoras.

Palabras Claves: invasión de insectos, himenópteros invasores, avispas sociales, chaqueta amarilla.

Introducción

Las invasiones biológicas han atraído la atención de los ecólogos durante muchas décadas (Elton, 1958; Brown & Sax, 2004; Sax *et al.*, 2007; Liebhold & Tobin, 2008; Valéry *et al.*, 2008). Las introducciones biológicas de especies fuera de su área nativa pueden ser consideradas como experimentos no controlados que permiten conocer procesos ecológicos y evolutivos de los ambientes invadidos (Brown & Sax, 2004; Sax *et al.*, 2007). Por otro lado, el impacto ecológico, económico o evolutivo que muchos invasores presentan sobre las comunidades invadidas, hacen también relevantes los estudios sobre las invasiones biológicas (Lockwood *et al.*, 2007; Simberloff, 2011; Sousa *et al.*, 2011; Rust & Su, 2012).

La introducción de especies hacia nuevas localidades está determinada en gran medida por el transporte humano de propágulos, pero su establecimiento exitoso es atribuido a diversos factores adicionales (Lockwood *et al.*, 2007). Algunos estudios proponen que los invasores exitosos son especies demográfica y ecológicamente plásticas, dado que todas las comunidades presentan el mismo potencial de ser invadidas (Crawley, 1987; Hengeveld, 1989; Farji-Brener & Corley, 1998; Wilson *et al.*, 2009). Otros sugieren que factores como la similitud eco-climática (Crawley, 1987; Simberloff, 1989), la ausencia de enemigos naturales (Letters, 2004), los disturbios (Elton, 1958; Lodge, 1993) y la estructura de la comunidad invadida (entendiéndose ésta como composición y riqueza de especies, y disposición de la red trófica) pueden ser la clave del establecimiento exitoso y subsecuente expansión de las especies exóticas (Fox & Fox, 1986; Pimm & Gilpin, 1989; Pimm, 1991).

Por el contrario, la expansión de especies exóticas -proceso durante el cual las especies expanden su rango geográfico- a pesar de estar afectada por varios factores bióticos y abióticos, depende principalmente de dos procesos poblacionales prevalentes: la reproducción y la dispersión (Liebhold & Tobin, 2008). Movimientos migratorios, vientos direccionados y movimientos antrópicos son diferentes vías que pueden explicar los desplazamientos de las especies a largas distancias (Liebhold & Tobin, 2008). Mientras que

las dispersiones a cortas distancias están principalmente explicadas por la capacidad dispersiva de la especie (Liebhold *et al.*, 1995; Lavandero *et al.*, 2004). Ejemplos bien conocidos de especies invasoras exitosas son la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta*) y la polilla gitana (*Lymantria dispar*) en América del Norte (Johnson *et al.*, 2006; Ascunce *et al.*, 2011).

Los insectos son el foco de numerosas investigaciones relacionadas con las invasiones biológicas dada su importancia en los sistemas naturales, tanto como invasores o como elementos claves de los ensambles invadidos. Entre ellos, los himenópteros son unos de los grupos con el mayor número de especies, abundancias importantes y roles ecológicos críticos. Las hormigas y las avispas sociales son invasores con un éxito significativo, probablemente por sus diversos roles ecológicos y altas capacidades dispersivas (Moller, 1996; Farji-Brener & Corley, 1998). Factores como la eu-socialidad, plasticidad comportamental y diferencias en el ritmo de desarrollo de las colonias son características que favorecen la invasión exitosa de varias avispas sociales (Beggs *et al.*, 2011).

Vespula germanica (Hymenoptera: Vespidae) es un véspido verdaderamente social nativo de Eurasia y Norte de África, (Archer, 1998), que en el último siglo invadió varias regiones del mundo (Beggs *et al.*, 2011). Abundantes cantidades de esta avispa puede afectar negativamente ecosistemas naturales y numerosas actividades económicas como la apicultura, horticultura, turismo y cría de ganado. Además, su dolorosa (y ocasionalmente fatal) picadura puede interferir con las actividades humanas al aire libre y afectar áreas residenciales donde las avispas son atraídas para obtener alimento y refugio (Akre & MacDonald, 1986; Rust & Su, 2012). Estos problemas reportados han conducido a extensas investigaciones sobre la ecología y control de las poblaciones de *Vespula* spp. en muchas de las regiones invadidas (Beggs *et al.*, 1998; Beggs, 2001; Sackmann *et al.*, 2001).

En Argentina, *V. germanica* está bien establecida. El primer reporte de la especie fue en 1980 en un sitio localizado en la provincia fitogeográfica Patagónica (Andacollo, provincia de

Neuquen, 37°S – 70°W; Willink, 1980). Se cree que la expansión fue natural desde Chile, donde había arribado 10 años antes (Beggs *et al.*, 2011). Desde el primer reporte de la presencia de *V. germanica* en Argentina, ha ampliado su rango geográfico y se ha convertido en uno de los insectos más abundantes de la región (Farji-Brener & Corley, 1998).

A pesar de su impacto y remarcado éxito, la dinámica de invasión de *V. germanica* permanece aún desconocida. Estimaciones previas de las tasas de propagación de esta avispa en Nueva Zelanda indican un rango de 30 - 47 km año⁻¹, mientras que para Australia, alcanza valores de 60 - 70 km año⁻¹ (Crosland, 1991; Spradbery & Maywald, 1992; Clapperton *et al.*, 1994). Estas tasas fueron explicadas por el transporte de reinas hibernantes junto a bienes humanos (Spradbery & Maywald, 1992; Passera & Williams, 1994; Tribe & Richardson, 1994; Moller, 1996). Sin embargo, muchos insectos sociales son buenos voladores y desplazamientos en el frente de invasión de 30 - 80 km, sin asistencia humana, han sido observados para algunas abejas, hormigas y otras especies de avispas (Edwards, 1980; Porter *et al.*, 1988; Matsuura & Yamane, 1990; Spivak *et al.*, 1991; Moller, 1996).

Objetivos

En el presente capítulo, describo la distribución de *V. germanica* en Argentina y por primera vez, estimo la tasa de expansión geográfica de la especie en el país. Más ampliamente, mi objetivo es incrementar el conocimiento de los factores que explican el éxito de invasión de los insectos sociales. Comprender los mecanismos que operan en la expansión de los organismos invasores es importante, entre otras cosas para prevenir las consecuencias, a veces dramáticas, que dichas especies producen sobre actividades como la agricultura, los bosques y los ecosistemas.

Métodos

Dado que se observó la presencia de ejemplares de *V. vulgaris* en alguno de los sitios de muestreo de este estudio, tomé la precaución de utilizar solo reinas de *V. germanica*.

Para determinar la actual distribución de *V. germanica* en Argentina, y calcular su tasa de expansión, realicé diferentes actividades durante el año 2009 y 2010. Primero, busqué estudios sobre *V. germanica* en Argentina en diferentes bases de datos de libre acceso (i.e.: Scopus, Google académico y Science Direct) utilizando como palabras claves: “presencia”, “establecimiento”, “expansión” e “impacto” junto con “*Vespula germanica*” y “Argentina”. Luego, distribuí 370 encuestas a lo largo de todo el país, para determinar la presencia de *V. germanica* y estimar la fecha de su primer avistaje. Diferentes agencias de extensión del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria y de la Administración de Parques Nacionales fueron los mayores receptores dado que cubren buena superficie del país, representativa de los diversos ecosistemas (ya sean áreas cultivadas o preservadas), y además porque su personal está entrenado en la identificación de diferentes especies, manejo y registro de datos que posteriormente he compilado. Asimismo, realicé 250 llamadas telefónicas a guardaparques cuyas filiaciones fueran diferentes a las anteriormente mencionadas (i.e.: reservas locales o provinciales), así como también a apicultores y sus asociaciones, los cuales están familiarizados con estas avispas dadas las pérdidas o problemas que les ocasiona. Por otro lado, dado que mi interés era coleccionar datos en aquellas localidades donde los asentamientos humanos eran mínimos, viajé a lo ancho de la estepa Patagónica (región donde se presumía la presencia de avispas pero no estaba confirmada), y coloqué 20 trampas con cebo (trampas botella, imagen 2.1) a lo largo de un gradiente Este - Oeste establecido al azar en una transecta de 650 km. Estas trampas fueron colocadas en el mes de Febrero, cuando el número de avispas es abundante, al costado de una ruta principal (Ruta Nacional 25, localizada aproximadamente a los 43°S) cada 50 km, y próximas a los establecimientos humanos. Este último muestreo me permitió además, en aquellos sitios donde los datos se solapaban con los resultados de las encuestas, comparar las respuestas y determinar la precisión de la información. Los datos fueron mapeados usando un Sistema de Información Geográfico (GIS). Con estos datos grafiqué la localidad vs. la fecha del primer

avistaje, y calculé la distancia Euclídea desde cada localidad hacia la localidad de introducción al país (Andacollo, Neuquén, 32°S-70°W). Además estimé la tasa de expansión regional como la pendiente de la regresión lineal de la distancia en función de la fecha desde el primer avistaje (Gilbert & Liebhold, 2010). Todos los análisis los realicé utilizando el software estadístico R (R Development Core Team, 2009).



Imagen 2.1: “Trampa botella” para capturar ejemplares de *Vespa* spp. La misma consiste en una botella plástica agujereada en la mitad superior. En su interior se coloca un trozo de carne como cebo, colgando de la parte superior, y agua con unas gotas de detergente en la parte inferior para romper la tensión superficial y retener a los individuos.

Resultados

Un total de 550 avistajes fueron registrados del protocolo de muestreo (sumando bibliografía, encuestas y ensayos de campo). La tasa de respuesta de las encuestas y los llamados telefónicos, fue del 68 y 89% respectivamente. Del total de respuestas solo el 18% aportaron datos relacionados con la fecha del primer avistaje de *V. germanica*; el resto aportó

información sobre la presencia/ausencia de la avispa en la región. El muestreo de campo sirvió para confirmar ideas previas de que la presencia de avispas está fuertemente ligada a los establecimientos humanos. Solamente encontré avispas en las trampas ubicadas cerca o dentro de los sitios urbanizados. En aquellos sitios donde el muestreo se solapó con las encuestas, las respuestas coincidieron en su totalidad (i.e.: la presencia o ausencia de la especie en un determinado sitio fue la misma por ambos medios).

En Argentina, *V. germanica* está establecida desde el norte de la provincia de Mendoza hasta el sur de la provincia de Santa Cruz (rango de latitud 32 - 52°S), y desde la Cordillera de los Andes hasta el Océano Atlántico (rango de longitud 72 - 62°W). En consecuencia, la distribución geográfica de esta avispa mostró un gradiente Oeste – Este, con un límite norte en los 32°S (figura 2.1).

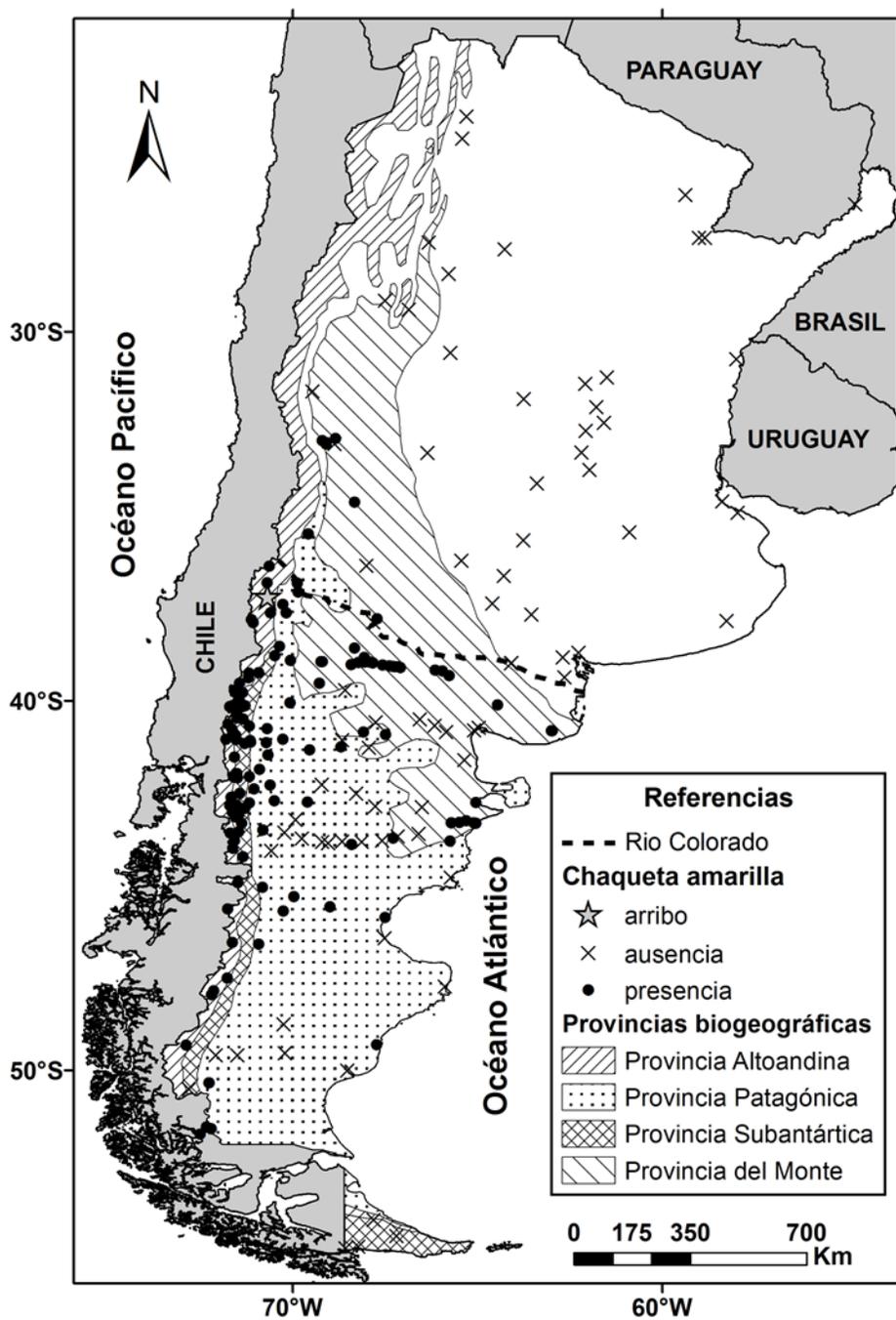


Figura 2.1: Distribución actual de *V. germanica* en la república Argentina. Cada punto representa una localidad donde la presencia de la avispa fue confirmada, y cada cruz una localidad donde fue confirmada la ausencia de la misma. La estrella señala la localidad donde fue detectada por primera vez *V. germanica* en el año 1980. El mapa indica solo las provincias fitogeográficas abarcadas en la distribución de *V. germanica*.

La tasa de expansión estimada de *V. germanica* en Argentina fue de $37,2 \pm 2,1$ km año⁻¹ (media \pm ES, n = 67, figura 2.2 a). Los datos permitieron observar un patrón de expansión anisotrópico donde la tasa de expansión en dirección norte fue de $12,0 \pm 0,9$ km año⁻¹ (media \pm ES, n = 9), mientras que la tasa en dirección sur alcanzó los $40,9 \pm 2,0$ km año⁻¹ (media \pm ES, n = 56, figura 2.2 b).

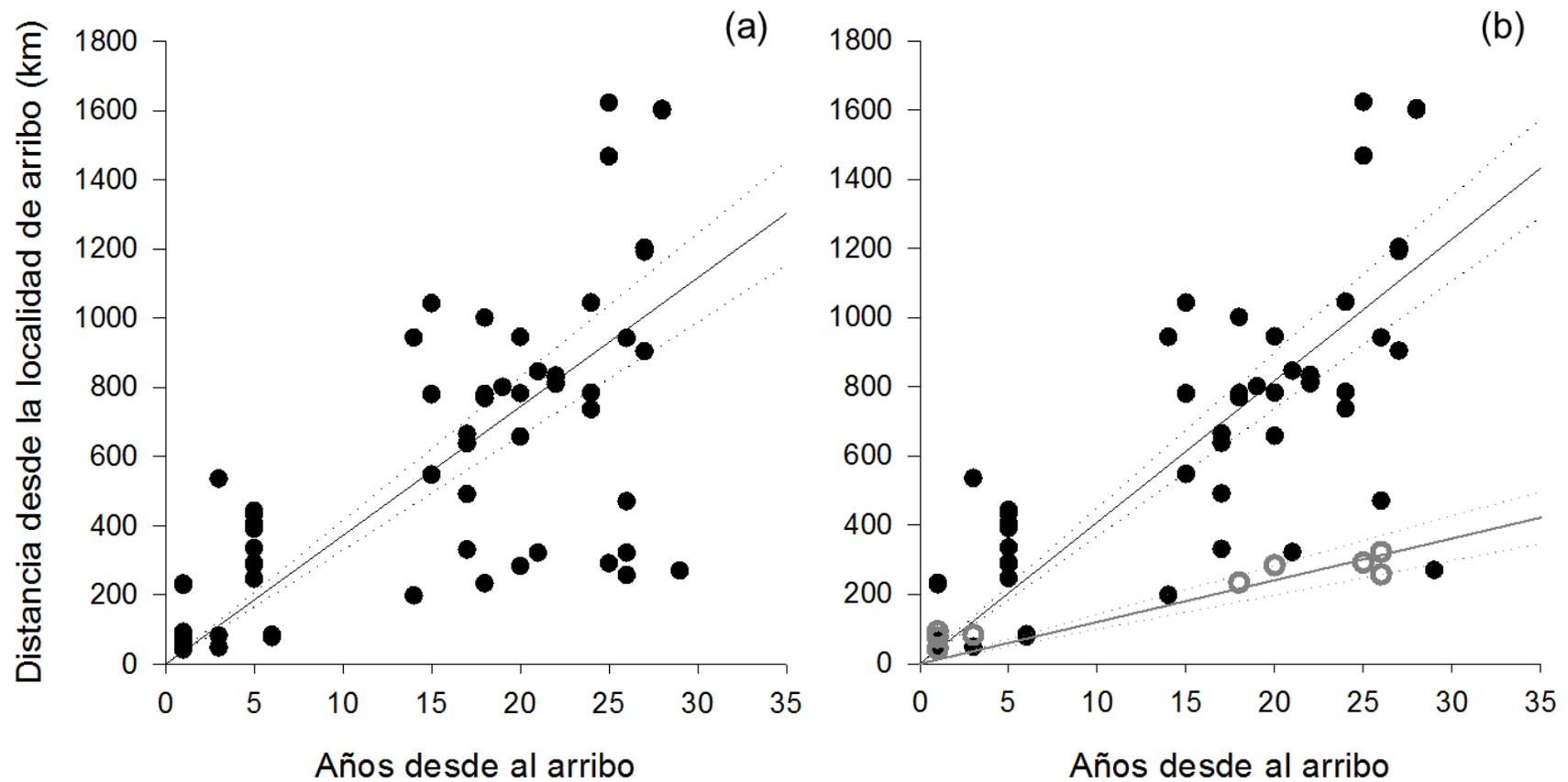


Figura 2.2: Tasa de expansión de *V. germanica* en Argentina. La misma fue estimada como la pendiente de la regresión lineal entre los años desde el arribo a Argentina (lugar de introducción) y la distancia cubierta desde entonces (Liebhold *et al.*, 1992). Los puntos representan las localidades donde la avispa ha sido vista. (a) Tasa de expansión para *V. germanica* en Argentina ($n = 67$), siendo la tasa de expansión estimada = $37,2 \pm 2,1 \text{ km año}^{-1}$ (media \pm ES, $R^2 = 0,46$, $p < 0,001$). (b) Tasa de expansión direccional: los puntos blancos representan las localidades ubicadas al norte del sitio de introducción ($n = 9$), siendo la tasa de expansión estimada hacia el norte = $12,0 \pm 0,9 \text{ km año}^{-1}$ (media \pm ES, $R^2 = 0,95$, $p < 0,001$); y los puntos negros representan las localidades ubicadas hacia el sur del sitio de introducción ($n = 58$), siendo la tasa de expansión estimada para el sur = $40,9 \pm 2,0 \text{ km año}^{-1}$ (media \pm ES, $R^2 = 0,56$, $p < 0,001$). Las líneas punteadas indican los intervalos de confianza.

Discusión

Vespula germanica está ampliamente distribuida en todo el centro y sur de la Argentina. Desde la primer detección en el país en 1980, ésta avispa incrementó dramáticamente su distribución, mostrando una expansión favorecida en dirección sur. Desde Andacollo (localidad de introducción) hacia el sur alcanzó los 2.000 km, mientras que hacia el norte, en el mismo período de tiempo, ocupó solamente 1.000 km. Algo que se puede destacar de estos resultados, es que la expansión se vio favorecida hacia áreas con climas fríos y secos (temperatura media anual inferior a los 10°C y un promedio anual de precipitaciones de 800 mm).

La distribución de las avispas en Argentina permanece principalmente limitada al sur de los 32°S. El área invadida por *V. germanica* cubre casi la totalidad de las provincias fitogeográficas Patagónica y Sub-Antártica, y la parte sur de la provincia del Monte. Mientras que la provincia Sub-Antártica está dominada por bosques de *Nothofagus* spp., las provincias Patagónica y del Monte son mayormente estepas áridas y semiáridas con matorrales (Cabrera & Willink, 1973).

A pesar de que el tiempo transcurrido desde el arribo puede explicar parcialmente la actual distribución de *V. germanica* en Argentina, es poco probable que esta sea la mayor causa de expansión dado el patrón anisotrópico. La expansión geográfica de *V. germanica* es marcadamente anisotrópica; hacia el sur, dentro de áreas fitogeográficas similares, la especie avanzó en mayor medida que hacia el norte, donde comienza la provincia del Monte. Ésta provincia representa una transición hacia los pastizales más húmedos y cálidos de la Pampa, estando los cambios en las condiciones climáticas acompañados por cambios en las condiciones del suelo y la biota. Por ejemplo, mientras que la provincia Patagónica no posee especies de avispas sociales, dos especies (*Polistes buyssoni* and *Mischocyttarus lilae*) ocupan la provincia del Monte (Cabrera & Willink, 1973). La resistencia biótica que estas avispas pueden representar, puede ser un factor clave que afecte su establecimiento.

Recordemos que se ha sugerido cierta resistencia biótica para *V. germanica* por parte de la comunidad de hormigas nativas en el NO de la Patagonia, que pudo haber sido el causante de algún retraso en la invasión en esta región (Masciocchi *et al.*, 2010; Beggs *et al.*, 2011). Investigaciones sobre la presencia e implicancia de potenciales competidores, parásitos o patógenos, especialmente en el límite de la distribución de *V. germanica*, merecen mayores estudios.

Vespula germanica ha mostrado una notable tasa de expansión (37 km año⁻¹) en la Argentina. En comparación con otros himenópteros sociales invasores, la tasa de expansión de *V. germanica* en Argentina se encuentra entre las mayores tasas conocidas (Liebhold & Tobin, 2008). Por ejemplo, las tasas de expansión de la hormiga argentina (*Linepithema humile*) y la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta*) en Estados Unidos, han sido estimadas en 15 - 67 y 21 km año⁻¹, respectivamente (Callcott & Collins, 1996; Suarez *et al.*, 2001). Por otro lado, la tasa de expansión manifestada por *V. germanica* en Argentina es similar a la mostrada por esta misma especie en otros países donde se ha establecido exitosamente (Crosland, 1991; Spradbery & Maywald, 1992; Clapperton *et al.*, 1994). Esta similitud observada en ecosistemas con diferente composición y estructura de especies enfatizan el papel de la biología de la especie en el éxito de invasión.

Como han sugerido otros estudios, es probable que algunas características ecológicas y conductuales sean importantes en determinar el éxito de establecimiento y expansión de *V. germanica* (Moller, 1996; Beggs *et al.*, 2011). Por un lado, las reinas hibernantes se refugian en objetos utilizados por el hombre, como por ejemplo la leña, pudiendo actuar estos como vectores, incrementando consecuentemente las distancias recorridas. Por el otro, el marcado comportamiento plástico de forrajeo demostrado por esta avispa, puede aumentar el éxito de establecimiento a través de, por ejemplo, la rápida localización y explotación de fuentes de alimentos (D' Adamo & Lozada, 2003). Otro factor que puede contribuir a explicar la expansión geográfica de esta especie, es su asociación con los hábitats humanos. *Vespula* spp. construye nidos dentro o en inmediaciones de construcciones antrópicas permitiéndoles extender el ciclo de sus colonias y explotar fuentes de alimento alternativas como son la

comida de mascotas y la basura doméstica. Esta asociación con los asentamientos humanos puede contrarrestar los efectos negativos que la falta de acople eco-climático y los patrones climáticos, pueden tener sobre su dinámica poblacional (Kasper *et al.*, 2008; Estay & Lima, 2010; Rust & Su, 2012). Esto probablemente también es válido para otras avispas exóticas invasoras similares (e.g.: *V. vulgaris*) pero no hay estudios específicos que lo confirmen.

Bibliografía

- Akre, R. D. & J. F. MacDonald (1986). Biology, economic importance and control of yellowjackets. En: Economic impact and control of social insects. S. B. Vinson (ed.). Praeger, New York. Pp. 421.
- Archer, M. E. (1998). The world distribution of the euro-asian species of *Paravespula* (Hymenoptera: Vespidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 134: 279-284.
- Ascunce, M. S., C. C. Yang, J. Oakey, L. Calcaterra, W. J. Wu, C. J. Shih, J. Goudet, K. G. Ross & D. W. Shoemaker (2011). Global invasion history of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Science* 331: 1066-1068.
- Beggs, J. R., R. J. Toft, J. P. Malham, J. S. Rees, J. A. V. Tilley, H. Moller & P. Alspach (1998). The difficulty of reducing introduced wasp (*Vespula vulgaris*) populations for conservation gains. *New Zealand Journal of Ecology* 22: 55-63.
- Beggs, J. R. (2001). The ecological consequences of social wasps (*Vespula* spp.) invading an ecosystem that has an abundant carbohydrate resource. *Biological Conservation* 99: 17-28.
- Beggs, J. R., E. G. Brockerhoff, J. C. Corley, M. Kenis, M. Masciocchi, M. Frank, R. Quentin & C. Villemant (2011). Ecological effects and management of invasive alien Vespidae. *BioControl* 56: 505-526.
- Brown, J. H. & D. F. Sax (2004). An essay on some topics concerning invasive species. *Austral Ecology* 29: 530-536.
- Cabrera, A. L. & A. Willink. (1973). *Biogeografía de América latina*. Organización de los Estados Americanos. Secretaría General. Organización de los Estados Americanos. Programa Regional Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C. (USA). Pp. 120.
- Callcott, A. M. A. & H. L. Collins (1996). Invasion and range expansion of imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in North America from 1918-1995. *Florida Entomologist* 79: 240-251.
- Clapperton, B. K., J. A. V. Tilley & H. Moller (1994). Changes in the distribution and proportions of *Vespula vulgaris* (L.) and *Vespula germanica* (Fab.) (Hymenoptera:

- Vespidae) between 1987 and 1990 in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 21: 295-303.
- Crawley, M. J. (1987). What makes a community invasible? En: *Colonization, Succession and Stability* A. J. Gray, M. J. Crawley & P. J. Edwards (ed.). Blackwell Scientific, London. Pp. 482.
- Crosland, M. W. J. (1991). The spread of the social wasp, *Vespula germanica*, in Australia. *New Zealand Journal of Zoology* 18: 375-388.
- D' Adamo, P. & M. Lozada (2003). The importance of location and visual cues during foraging in the German wasp (*Vespula germanica* F.) (Hymenoptera: Vespidae). *New Zealand Journal of Zoology* 30: 171-174.
- Edwards, R. (1980). *Social wasps: their biology and control*. Rentokil: East Grinstead. Pp. 398.
- Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen & Co London. Pp. 181.
- Estay, S. A. & M. Lima (2010). Combined effect of ENSO and SAM on the population dynamics of the invasive yellowjacket wasp in central Chile. *Population Ecology* 52: 289-294.
- Farji-Brener, A. G. & J. C. Corley (1998). Successful invasions of hymenopteran insects into NW Patagonia. *Ecologia Austral* 8: 273-249.
- Fox, M. D. & B. J. Fox (1986). The susceptibility of natural communities to invasion. En: *Ecology of biological invasions* G. R. H. & B. J. J. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 166.
- Gilbert, M. & A. Liebhold (2010). Comparing methods for measuring the rate of spread of invading populations. *Ecography* 33: 809-817.
- Hengeveld, R. (1989). *Dynamics of biological invasions*. Springer, London. Pp. 155.
- Johnson, D. M., A. M. Liebhold, P. C. Tobin & O. N. Bjernstad (2006). Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth. *Nature* 444: 361-363.
- Kasper, M. L., A. F. Reeson, D. A. Mackay & D. A. D' Austin (2008). Environmental factors influencing daily foraging activity of *Vespula germanica* (Hymenoptera, Vespidae) in Mediterranean Australia. *Insectes Sociaux* 55: 288-295.

- Lavandero, B., S. Wratten, J. Hagler & M. Jervis (2004). The need for effective marking and tracking techniques for monitoring the movements of insect predators and parasitoids. *International Journal of Pest Management* 50: 147-151.
- Letters, E. (2004). A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7: 975-989.
- Liebhold, A. M., J. A. Halverson & G. A. Elmes (1992). Gypsy moth invasion in North America: a quantitative analysis. *Journal of Biogeography* 19: 513-520.
- Liebhold, A. M., W. L. MacDonald, D. Bergdahl & V. C. Mastro (1995). Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. *Forest Science* 41: a0001-z0001.
- Liebhold, A. M. & P. C. Tobin (2008). Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology* 53: 387-408.
- Lockwood, J. L., M. F. Hoopes & M. P. Marchetti. (2007). *Invasion ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford. Pp. 313.
- Lodge, D. M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 133-137.
- Masciocchi, M., A. G. Farji-Brener & P. Sackmann (2010). Competition for food between the exotic wasp *Vespula germanica* and the native ant assemblage of NW Patagonia: evidence of biotic resistance? *Biological Invasions* 12: 625-631.
- Matsuura, M. & S. Yamane. (1990). *Biology of the vespine wasps*. Springer Verlag, Berlin. Pp. 342.
- Moller, H. (1996). Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation* 78: 125-142.
- Passera, L. & D. F. Williams (1994). *Characteristics of tramp species. Exotic ants: biology, impact and control of introduced species*, Westview Press, Boulder, CO.
- Pimm, S. L. & M. E. Gilpin (1989). Theoretical issues in conservation biology. En: *Perspectives in ecological theory*. J. Roughgarden, R. M. May & S. A. Levin (ed.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey. Pp. 394.
- Pimm, S. L. (1991). *The balance of nature?: ecological issues in the conservation of species and communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 434.

- Porter, S. D., B. Van Eimeren & L. E. Gilbert (1988). Invasion of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae): microgeography of competitive replacement. *Annals of the Entomological Society of America* 81: 913-918.
- R Development Core Team (2009). R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- Rust, M. K. & N. Y. Su (2012). Managing social insects of urban importance. *Annual Review of Entomology* 57: 355-375.
- Sackmann, P., M. Rabinovich & J. C. Corley (2001). Successful removal of German yellowjackets (Hymenoptera: Vespidae) by toxic baiting. *Journal of Economic Entomology* 94: 811-816.
- Sax, D. F., J. J. Stachowicz, J. H. Brown, J. F. Bruno, M. N. Dawson, S. D. Gaines, R. K. Grosberg, A. Hastings, R. D. Holt & M. M. Mayfield (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 465-471.
- Simberloff, D. (1989). Which insect introductions succeed and which fail? En: *Biological Invasions: A Global Perspective*. J. A. Drake (ed.). John Wiley & Sons, Chichester, U.K. Pp. 525.
- Simberloff, D. (2011). How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biological Invasions* 13: 1255-1268.
- Sousa, R., P. Morais, E. Dias & C. Antunes (2011). Biological invasions and ecosystem functioning: time to merge. *Biological Invasions* 13: 1055-1058.
- Spivak, M., D. J. C. Fletcher & M. D. Breed. (1991). The "African" honey bee. Westview Press San Francisco, California. Pp. 435.
- Spradbery, J. P. & G. F. Maywald (1992). The distribution of the European or German wasp, *Vespula germanica* (F.) (Hymenoptera: Vespidae), in Australia: past, present and future. *Australian Journal of Zoology* 40: 495-510.
- Suarez, A. V., D. A. Holway & T. J. Case (2001). Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academic of Sciences of the United States of America* 98: 1095-1100.

- Tribe, G. D. & D. M. Richardson (1994). The European wasp, *Vespula germanica* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae), in southern Africa and its potential distribution as predicted by ecoclimatic matching. *African Entomology* 2: 1-6.
- Valéry, L., H. Fritz, J. C. Lefeuvre & D. Simberloff (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions* 10: 1345-1351.
- Wilson, J. R. U., E. E. Dormontt, P. J. Prentis, A. J. Lowe & D. M. Richardson (2009). Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 136 - 144.
- Willink, A. (1980). Sobre la presencia de *Vespula germanica* (Fabricius) en la Argentina (Himenóptera: Vespidae). *Neotropica. La Plata* 26: 205-206.

Capítulo 3 : **El comportamiento de dispersión de las reinas de *V. germanica* y *V. vulgaris***

Resumen

Comprender los factores que afectan la dispersión de insectos invasores es importante desde una perspectiva fundamental pero también desde el lado aplicado dado que puede contribuir a mejorar el manejo de las invasiones. *V. germanica* y *V. vulgaris* son avispas eu-sociales invasoras, que invadieron exitosamente muchas regiones del mundo. En la Patagonia argentina, *V. germanica* presenta una de las mayores tasas de expansión dentro de los himenópteros sociales. Al tratarse de insectos sociales, las reinas son las únicas responsables de la expansión territorial de las poblaciones, lo cual puede ocurrir a comienzos del otoño cuando las nuevas reinas abandonan el nido para copular y encontrar un lugar protegido donde hibernar, y/o en primavera cuando las reinas post-hibernantes buscan un lugar adecuado para establecer una nueva colonia y comenzar con la construcción del nido. Bajo la hipótesis de que el momento de mayor dispersión por parte de las reinas es en otoño, previo a la hibernación, para disminuir las probabilidades de aparearse con zánganos emparentados, el objetivo de este capítulo fue determinar, a través de ensayos de vuelo (a) la magnitud y la velocidad del movimiento de las reinas en otoño y primavera (i.e.: pre y post-hibernantes), (b) establecer algunos de los factores que podrían incidir en los parámetros de vuelo observados, y (c) contrastar la contribución propia de las reinas con la expansión geográfica observada. Evaluaré el efecto de factores relacionados a la especie, el estado de hibernación (i.e.: pre y post-hibernantes), morfología y nutrición sobre los parámetros de vuelo (i.e.: distancia y velocidad). Los resultados sugieren que la dispersión principal ocurre antes de que la reina inicie la hibernación (otoño), mientras que luego de la misma, las reinas vuelan menores distancias y a menores velocidades. Los resultados son discutidos en el contexto de estrategias de manejo.

Palabras claves: Chaqueta amarilla, insectos sociales, avispas invasoras, vuelo, Patagonia.

Introducción

La capacidad de dispersión de los insectos es una característica que puede tener consecuencias evolutivas, ecológicas y económicas. Se define *dispersión* como el desplazamiento de un individuo desde su sitio de nacimiento hacia el sitio de reproducción o nidificación, o al movimiento entre sucesivos sitios de reproducción, siendo éste el principal mecanismo para aumentar el flujo genético dentro y entre poblaciones (Clobert *et al.*, 2012). Diferentes fuerzas evolutivas conducen a la dispersión, dado que entre otros factores, disminuye la probabilidad de reproducirse con individuos emparentados, aumenta el éxito de la descendencia de una determinada especie debido al establecimiento bajo diferentes condiciones y permite escapar de condiciones locales desfavorables (Clobert *et al.*, 2012). La dispersión, entre otros factores, puede afectar el desplazamiento individual así como también la estructura y expansión de las poblaciones. A su vez, puede determinar fuertemente la supervivencia de una población durante cambios estacionales y ambientales (Watt *et al.*, 1997), determinar las tasas de expansión de las especies invasoras (Liebhold *et al.*, 1995; Lavandero *et al.*, 2004) y jugar un importante rol en la interacción de las especies (Commins *et al.*, 1992).

Las especies se dispersan principalmente siguiendo dos procesos distintivos: *dispersiones a corta* (o continua) y *a larga distancia* (Shigesada & Kawasaki, 1997). Por un lado, las dispersiones a distancias cortas están explicadas por las capacidades propias de las especies, enmarca el proceso donde el individuo incrementa su área de cobertura en forma continua generalmente acompañado de crecimiento poblacional (Liebhold *et al.*, 1995). Por otro, los movimientos migratorios, la deriva del viento y los movimientos antrópicos contribuyen a la dispersión a largas distancias (Liebhold & Tobin, 2008). La combinación de ambos tipos de movimientos se conoce como *dispersión estratificada*, y es el proceso principal en la expansión geográfica de numerosos insectos invasores (Shigesada & Kawasaki, 1997). La existencia de *saltos* poblacionales (i.e.: dispersiones a largas distancias) muy por delante del límite de la dispersión continua, genera el surgimiento de poblaciones aisladas que crecen (por aumento poblacional y dispersión continua) y, en la mayoría de los casos, terminan

fusionándose con la población original. Este modelo explica la mayor velocidad de expansión observada frecuentemente en especies invasoras (figura 3.1). Varias especies de insectos, como la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta*) y la polilla gitana (*Lymantria dispar*) en Norte América, realizan este tipo de dispersión (Johnson *et al.*, 2006; Ascunce *et al.*, 2011).

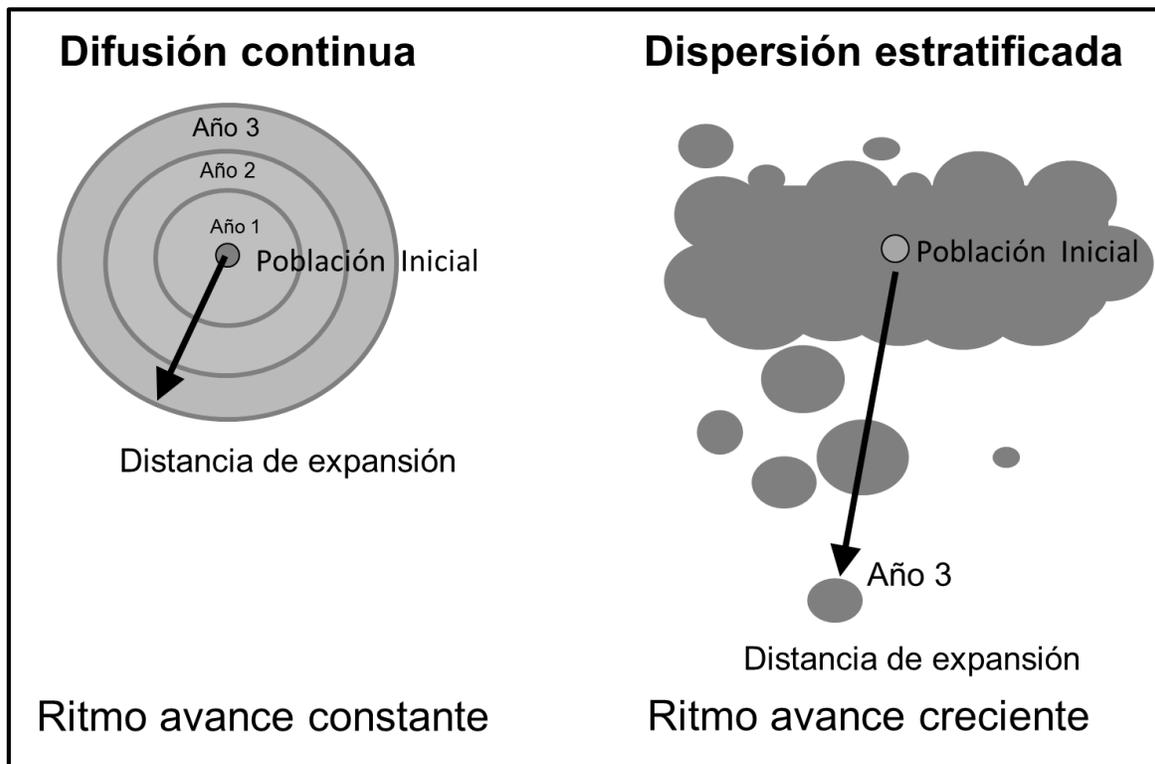


Figura 3.1: Patrones de dispersión de especies invasoras. Este esquema detalla los diferentes patrones de dispersión de especies invasoras en un mismo lapso de tiempo. A la izquierda se observa el patrón de dispersión continua (o a corta distancia), mientras que a la derecha se observa que la sumatoria de las dispersiones a cortas y largas distancias genera lo que conocemos como dispersión estratificada, con su consecuente incremento en el ritmo de avance.

Entender las capacidades propias de dispersión y los factores que desencadenan el movimiento en especies de importancia económica es crucial para establecer planes de manejo efectivos. Por ejemplo, las hembras de *Sirex noctilio*, avispa con notable éxito invasor, son grandes voladoras (Bruzzone *et al.*, 2009); en cambio, la dispersión de la polilla gitana (*Lymantria dispar*), que ha ingresado a Norte América en el año 1869, está fuertemente ligada a factores antrópicos (Biggsby *et al.*, 2011). Por tal motivo, tener en cuenta

los patrones de movimiento y las particularidades de cada especie invasora es importante para establecer estrategias apropiadas de manejo.

Vespula germanica y *V. vulgaris* son véspidos eu-sociales que en el último siglo han invadido numerosas regiones, afectando negativamente ecosistemas naturales y diferentes actividades económicas. Además, su dolorosa (y ocasionalmente fatal) picadura puede interferir con las actividades humanas al aire libre y afectar las zonas residenciales donde las avispa son atraídas en busca de alimento y refugio (Akre & MacDonald, 1986). Desde la primer detección de *Vespula* spp. en Argentina, estas avispa han incrementado dramáticamente su distribución, ocupando la mayoría de la Patagonia argentina. En este mismo estudio (capítulo II) he mostrado que *V. germanica* presenta la mayor tasa de expansión entre diferentes himenópteros sociales (37 km año^{-1}), y que esta tasa es similar a la presentada por la especie en otras regiones del mundo invadidas (Masciocchi & Corley, 2013).

Es probable que las características biológicas propias de estas especies, tales como la hibernación de las reinas dentro de viviendas o pertenencias humanas, su marcada plasticidad comportamental y la preferencia de establecimiento en asentamientos antrópicos, sean los principales factores que promuevan el proceso de invasión de *Vespula* spp. en el mundo (Beggs, 2001; D' Adamo & Lozada, 2009; Masciocchi & Corley, 2013). Sin embargo, otra característica potencialmente importante en la invasión es la capacidad de vuelo de sus reinas. Dentro del ciclo de vida de *Vespula* spp. existen dos momentos en el año en el cual las reinas se encuentran fuera del nido y tienen la capacidad de dispersarse. Uno de ellos es a principios del otoño (i.e.: durante los meses de marzo y abril en el hemisferio sur) cuando las nuevas reinas deben fecundarse y buscar un sitio para la hibernación; y el otro durante la primavera (i.e.: septiembre y octubre en el hemisferio sur) cuando terminan la hibernación y deben comenzar la nueva colonia.

La hibernación en *V. germanica* y *V. vulgaris* depende principalmente de las condiciones climáticas (Spradbery, 1973). En climas templados donde las temperaturas en invierno

descienden significativamente debajo de los -5°C , las reinas recién emergidas del nido parental, se fecundan y buscan un sitio aislado y con poca humedad donde pasar el invierno. Dada la plasticidad comportamental de estas especies, diferentes sitios pueden ser adecuados para este fin, así como por ejemplo, dentro de un tronco, bajo la hojarasca, dentro de construcciones humanas (Ross & Matthews, 1991). Durante dicho proceso, las reinas reducen sus actividades metabólicas con la finalidad de consumir la menor cantidad de reservas posibles, perdiendo sin embargo hasta el 30% de su peso (Spradbery, 1973). La llegada de los días cálidos, junto a un aumento de la actividad endócrina, es lo que determina el fin de la misma y el inicio de una nueva temporada de actividad (Spradbery, 1973).

El objetivo de este estudio fue cuantificar la dispersión de las reinas de *Vespula* spp. y conocer algunos de los factores que la afectan. La hipótesis de este trabajo es que la mayor contribución a la dispersión de las reinas de *Vespula* spp. ocurre en otoño de modo de maximizar la probabilidad de aparearse con machos no emparentados. Un estudio previo determinó que las reinas no están emparentadas con los zánganos con los cuales se aparean (Goodisman *et al.*, 2002). Dada la biología social de *Vespula* spp., los zánganos (machos cuya función es meramente reproductiva, mueren luego de aparearse) salen del nido un par de días antes que las reinas, esperando a las nuevas reinas en las inmediaciones del mismo (Spradbery, 1973); por tal motivo, la probabilidad de que una reina encuentre a un macho no emparentado es proporcional al alejamiento del nido. Predigo en consecuencia que la mayor fase dispersiva de las reinas ocurre en otoño (i.e.: apenas abandonan su nido parental), antes de la fecundación, siendo relativamente menor luego, en primavera.

Objetivos

En este capítulo, mi objetivo fue analizar los patrones de movimiento de las reinas de *V. germanica* y *V. vulgaris* evaluando las variaciones estacionales en su capacidad de vuelo, específicamente en relación a su estado respecto de la hibernación (i.e.: pre y post-hibernantes). Debido a que las reinas son las responsables de la expansión territorial de las

poblaciones, medidas de la distancia y la velocidad de vuelo podrían ser predictores de la distribución geográfica de estas avisvas. Bajo la hipótesis de que las reinas se dispersan previo a la hibernación dado que deben alejarse del nido para fecundarse con zánganos no emparentados, mi objetivo fue conocer, a través de experimentos de laboratorio, la capacidad potencial de vuelo de las reinas en otoño y en primavera, y en caso de existir una diferencia, comprender las bases de la misma. Además busco entender hasta qué punto la capacidad de vuelo propia de las reinas explica la expansión de la especie observada en Argentina (37 km año⁻¹).

Adicionalmente, dada la escasa información existente referida a las reinas de *V. germanica* y *V. vulgaris*, como complemento del objetivo anterior, utilicé reinas de las dos especies para conocer diferencias y similitudes entre ellas intentando determinar si alguna de ellas interfiere sobre su potencial capacidad de vuelo.

Métodos

Para la realización de este objetivo capturé en el campo reinas de *V. germanica* y *V. vulgaris* y las puse a volar en molinos de vuelo. Registre variables morfológicas y nutricionales para evaluar su efecto sobre la distancia y velocidad de vuelo.

Avisvas utilizadas en los ensayos

Para estudiar la capacidad de vuelo de *V. germanica* y *V. vulgaris*, durante los años 2009, 2010, 2011 y 2012, capturé manualmente reinas de ambas especies durante sus dos períodos de actividad fuera del nido (i.e.: octubre a noviembre y abril a mayo para el hemisferio sur). Los períodos de captura corresponden a los momentos en que las reinas se encuentran fuera del nido para fecundarse, hallar un sitio para hibernar y un lugar apropiado para establecer

una nueva colonia. El mismo día de la captura, las avispas fueron encepadas individualmente en molinos de vuelo, basados en el modelo de Schumacher *et al.* (1997).

Molinos de vuelo

Los molinos de vuelo son una herramienta importante para estudiar la capacidad individual de dispersión de los insectos. Los mismos han sido utilizados en numerosos estudios para caracterizar la capacidad de vuelo de diferentes especies de insectos y examinar los efectos de diferentes parámetros morfológicos, fisiológicos, sexo o edad sobre la performance del vuelo (Cooter & Armes, 1993; Moriya, 1995; Schumacher *et al.*, 1997; Krell *et al.*, 2003; Bruzzone *et al.*, 2009). Cada molino consiste en una estructura rectangular de polipropileno (30 x 15 cm.) que sostiene una aguja de acero vertical en su centro, soportada por un campo magnético generado por dos imanes cilíndricos de neodimio. Una barra horizontal de madera balsa es adosada a la aguja. Las avispas son pegadas individualmente por el tórax en la barra balanceada, usando un pegamento de cianocrilato (La Gotita ®) con un alfiler entomológico de 4 cm. Las avispas fueron colocadas a 6 cm desde el eje, resultando en una longitud de rotación de 127,3 cm (para más información ver Bruzzone *et al.*, 2009, figura 3.2 y imagen 3.1). Los experimentos fueron realizados en condiciones de luz natural y temperatura y humedad controladas (20 - 23°C y 40 - 43% HR). La rotación del molino es detectada por un sensor óptico infrarrojo conectado a través de un circuito a un puerto paralelo de una computadora.

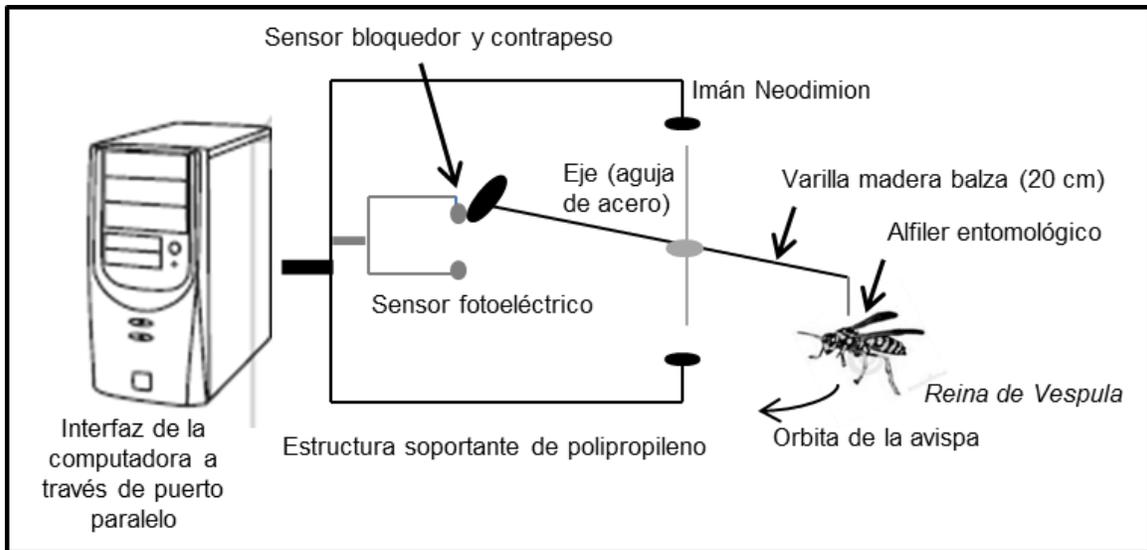


Figura 3.2: Representación esquemática de los molinos de vuelo. Figura adaptada de Bruzzone *et al.* 2009.

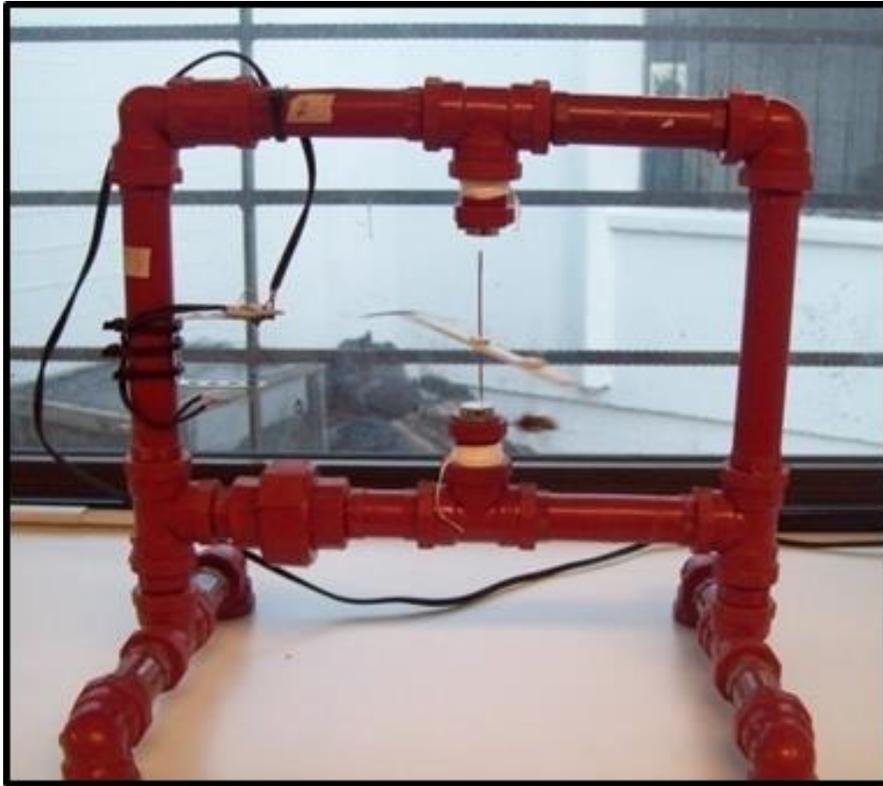


Imagen 3.1: Molino de vuelo. En la misma se puede observar una reina de *V. germanica* volando en el mismo.

Los datos son colectados usando una determinada secuencia de comandos Python. Una rotación se registra cada vez que se interrumpe el haz de un diodo emisor de luz (LED) por la punta de la varilla de madera opuesto a aquella en el que se colocó al insecto. Por cada molino, el programa registra cada rotación y luego calcula la velocidad de vuelo (en m s^{-1}), distancia de vuelo acumulada (m) y tiempo total de vuelo (s). Previo a la colocación de las reinas en el molino, las anestesié con CO_2 por unos segundos para pegarles un alfiler entomológico en la parte posterior del tórax. La cabeza del alfiler fue fijada a una mostacilla esférica plástica para aumentar la superficie de contacto con el tórax del insecto. Una vez que se recuperaban de la anestesia y comenzaban a volar, las colocaba en el molino para que volasen hasta que murieran (imagen 3.2). Una vez finalizado el experimento, el alfiler era removido del tórax asegurando no dejar rastro del pegamento. Antes y después de cada ensayo, las avispas eran pesadas (Scientech SA210; Scientech, Boulder, Colorado, USA; precisión 0.0001 g).

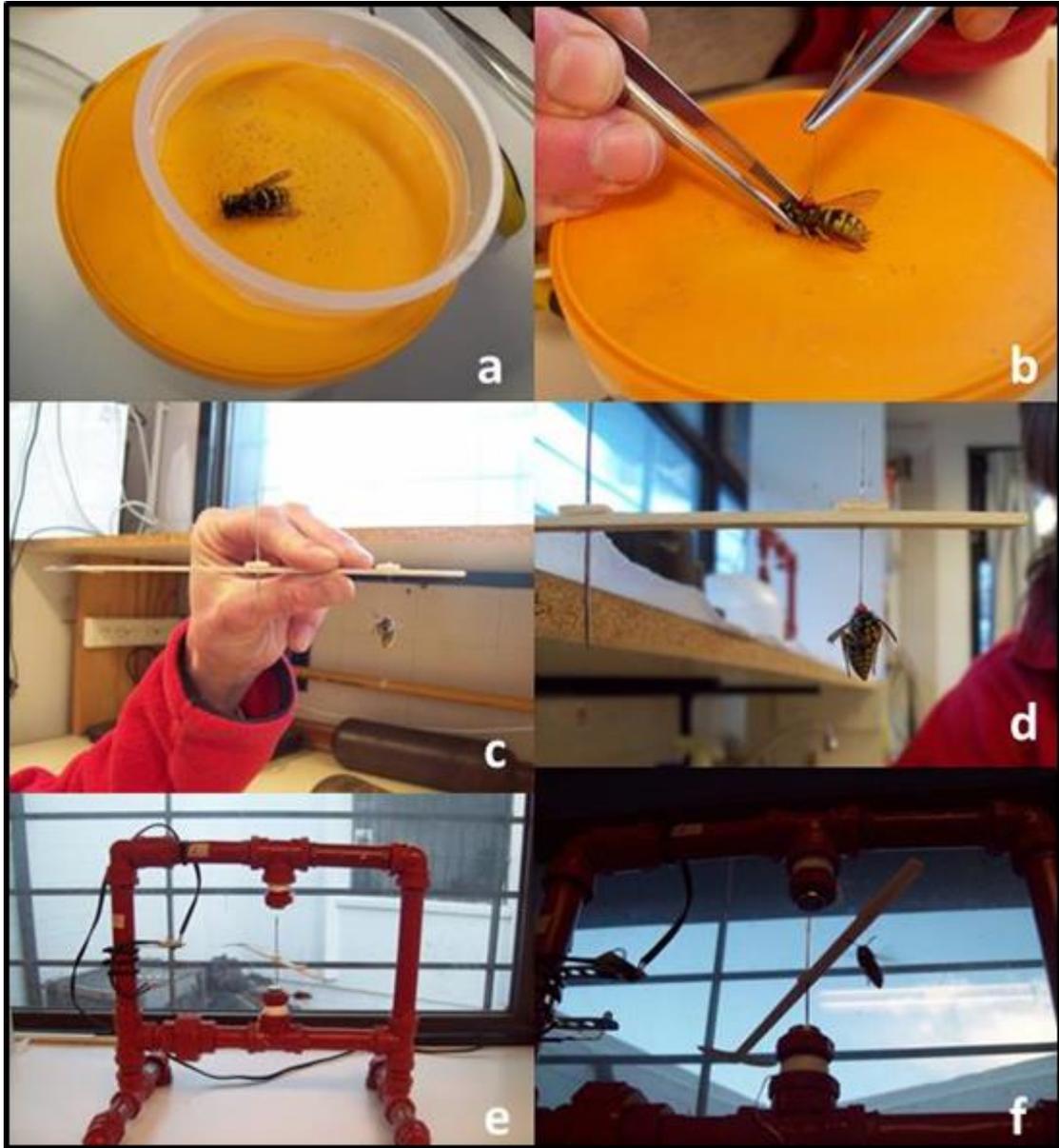


Imagen 3.2: Secuencia de colocación de una reina de *V. germanica* en los molinos de vuelo. a) Reina de *V. germanica* siendo anestesiada con dióxido de carbono; b) pegado del alfiler entomológico en el tórax de la reina ya dormida; c) reina pegada en la varilla de vuelo; d) reina aguardando que comience a volar para ser colocada en el molino; e) y f) diferentes vistas de la reina volando en el molino de vuelo.

La distancia volada (m) y la velocidad de vuelo (distancia/tiempo efectivo de vuelo, $m s^{-1}$) fueron registradas para cada avispa. Adicionalmente, registré el peso antes (peso inicial, PI) y luego de volar (peso final, PF), y los usé para calcular la pérdida de peso ($PP = PI - PF$) (Bradley & Altizer, 2005). El largo de la tibia (LT) fue usado como indicación del tamaño corporal, siendo transformado logarítmicamente teniendo en cuenta las relaciones alométricas (Jervis *et al.*, 2005).

Con la finalidad de evaluar si la capacidad de vuelo está determinada por el estado nutricional del individuo, independientemente de su tamaño corporal, calculé un índice de masa corporal (IMC) para las reinas previo a la colocación en el molino. Se asumió que la relación entre el peso y el tamaño de cada reina es la medida más correcta para estimar su masa corporal. Por tal motivo, realicé el cociente entre el peso inicial y el logaritmo natural del largo de la tibia ($IMC = PI / [\ln(LT)]$) para obtener dicho índice.

Análisis estadístico

Para evaluar el efecto de las variables nutricionales (IMC), la especie (*V. germanica* y *V. vulgaris*), y el estado respecto de la hibernación (pre y post) sobre los parámetros de vuelo (distancia y velocidad), utilicé modelos lineales generalizados. La distancia de vuelo y la velocidad fueron consideradas como variables respuestas, mientras que la especie, el estado de hibernación, el índice de masa corporal y el año de captura como variables explicatorias. En el caso de la distancia de vuelo, asumí una distribución *gamma* de los residuales con una función de enlace inversa, mientras que para la velocidad asumí una distribución *normal* con función de enlace identidad. El modelo inicial fue:

$$\text{parámetros de vuelo (distancia o velocidad)} \sim IMC * especie * estado de hibernación + \text{año} * especie * estado de hibernación,$$

donde * indica las interacciones dobles y triples que fueron evaluadas además de los efectos simples. Utilicé el criterio de “pasos hacia atrás” (*backward procedure*) para remover del modelo inicial, en primer lugar las interacciones no significativas entre los factores y luego, los factores no significativos. La comparación de modelos la realicé con el método de máxima verosimilitud (*standard likelihood method*) y la selección del mejor modelo que ajusta a los datos utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC), siendo el mejor modelo el que presenta el menor valor de AIC. Los residuales fueron examinados para confirmar que el modelo final se ajuste correctamente a los datos. Todos los análisis los realice con el software estadístico R (R Development Core Team, 2009).

Para los análisis comparativos entre ambas especies (*V. germanica* y *V. vulgaris*) realicé pruebas de comparación de medias, no paramétricas para la distancia de vuelo (*Kruskal-Wallis tests*) y paramétricas para la velocidad (*ANOVA*).

Resultados

Un total de 137 avispas (83 de *V. germanica* y 54 de *V. vulgaris*) fueron las que coloqué en los molinos de vuelo, volando exitosamente el 78 % de ellas. De éste porcentaje, el 8 % fueron capturadas entre abril y mayo (previo a la hibernación) y el 92 % entre octubre y noviembre (luego del invierno).

Tanto la distancia volada por las reinas de ambas especies como la velocidad de vuelo fueron afectadas por el estado respecto de la hibernación; sin embargo, la distancia de vuelo también se vio afectada por la masa corporal de las reinas (tabla 3.1). El resto de las variables evaluadas y las correspondientes interacciones no fueron significativas.

Tabla 3.1: Estadísticos de los GLM para las variables con efectos significativos sobre los parámetros de vuelo de las reinas *Vespula* spp. χ^2 representa al estadístico “chi cuadrado” y F al “F de Fisher” (los grados de libertad se muestran entre paréntesis).

Efectos	Estadístico	P
Distancia volada		
Estado hibernación	$\chi^2_{(1,74)} = 18,9$	< 0,01
Índice masa corporal	$\chi^2_{(1,74)} = 55,1$	< 0,001
Velocidad de vuelo		
Estado hibernación	$F_{(1,78)} = 4,01$	< 0,01

Las reinas pre-hibernantes de *V. germanica* volaron 3.162 ± 510 m a una velocidad de $0,54 \pm 0,06$ ms⁻¹ (n = 4) y las de *V. vulgaris* una distancia de 2.051 ± 348 m a una velocidad de $0,6 \pm 0,07$ ms⁻¹ (n = 6); mientras que las post-hibernantes de *V. germanica* volaron 405 ± 163 m a una velocidad de $0,47 \pm 0,02$ ms⁻¹ (n = 39) y las de *V. vulgaris* una distancia de 330 ± 148 m a una velocidad de $0,45 \pm 0,03$ ms⁻¹ (n = 33; siendo en todos los casos, media \pm ES, figura 3.3 y 3.4).

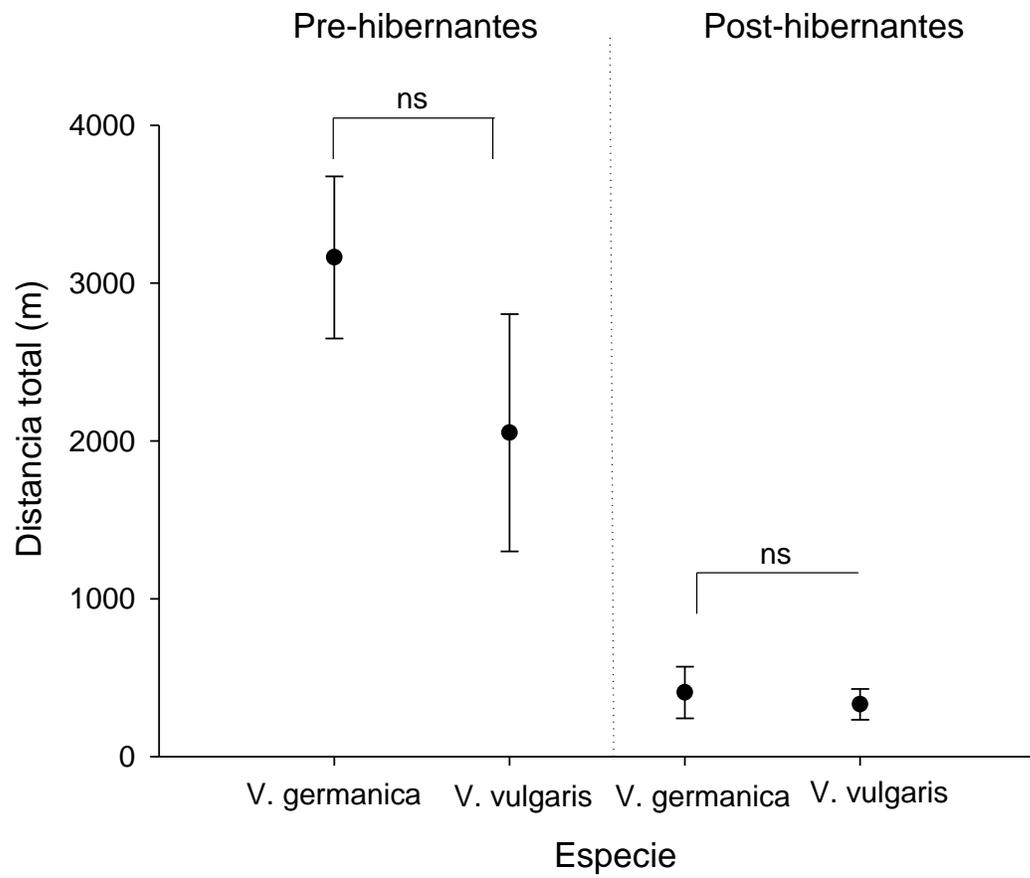


Figura 3.3: Distancia de vuelo en función del estado de hibernación y la especie de las reinas de *Vespula* spp. El punto representa la media y cada una de las barras el error estándar. “ns” señala diferencias no significativas ($n = 82$, $p > 0,05$).

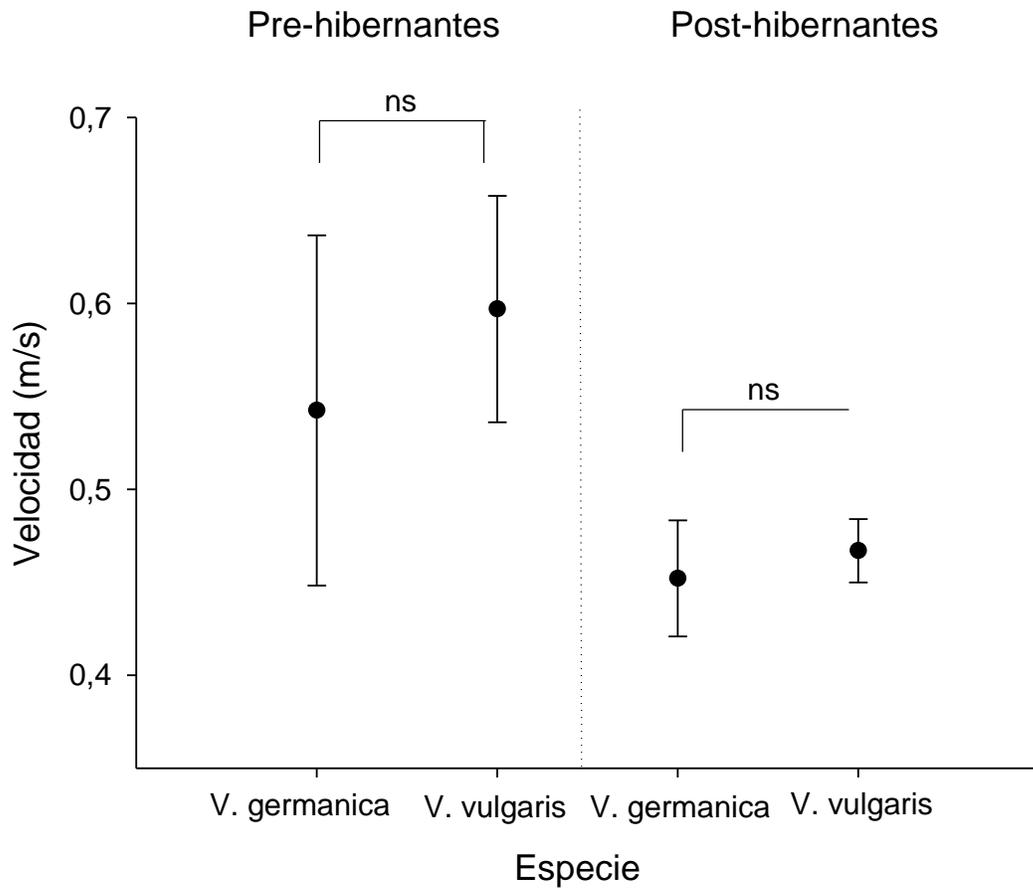


Figura 3.4: Velocidad de vuelo en función del estado de hibernación y la especie de las reinas de *Vespula* spp. El punto representa la media y cada una de las barras el error estándar. “ns” señala diferencias no significativas ($n = 82$, $p > 0,05$).

Las reinas con un índice de masa corporal mayor (i.e.: mayor relación peso/tamaño) vuelan mayores distancias que las que poseen un índice menor (figura 3.5 a) indistintamente de la especie (figura 3.5 b).

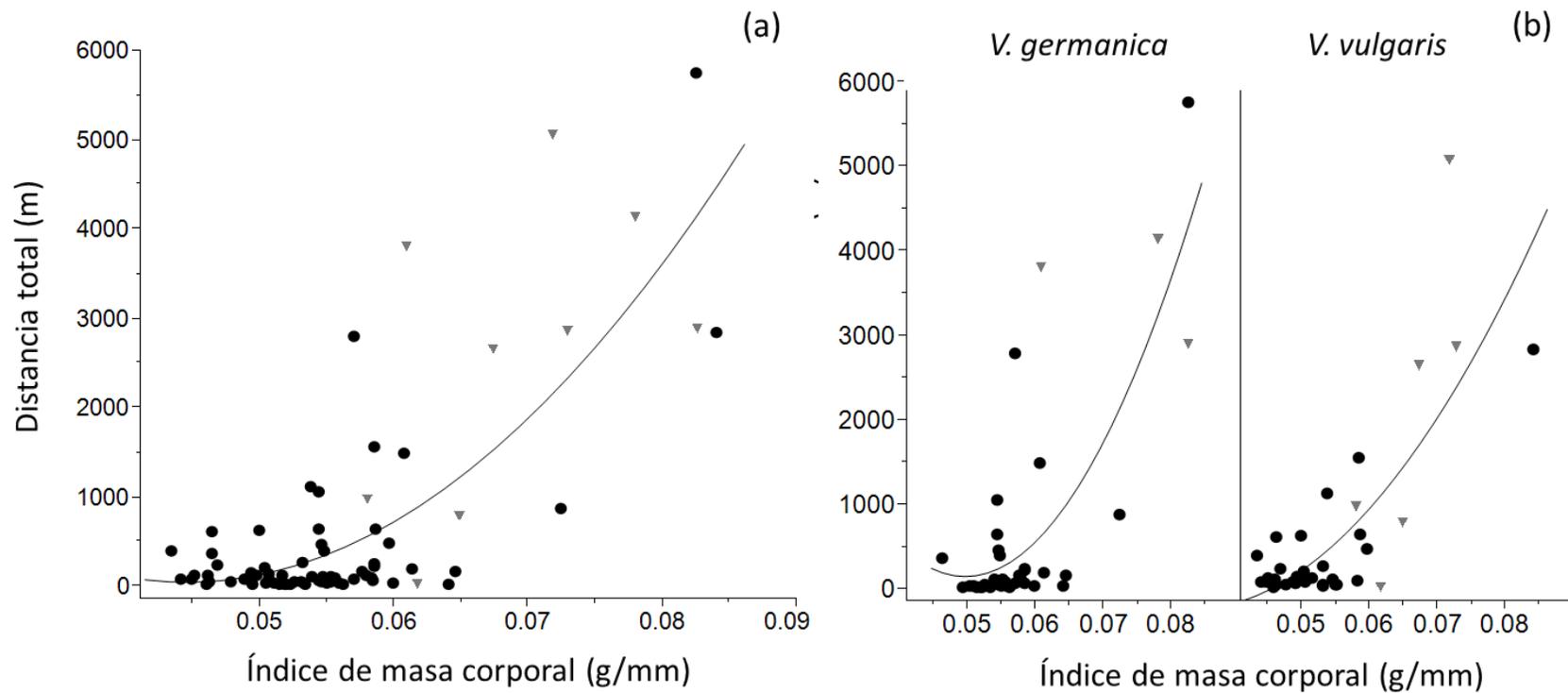


Figura 3.5: Distancia de vuelo en función del índice de masa corporal. (a) sin discriminar por especies, la ecuación de la regresión es: Distancia de vuelo (m) = $2842591,9 * (IMC - 0,06)^2 + 65663,6 * IMC - 3261,1$ ($R^2 = 0,60$, $p < 0,0001$, $n = 78$); (b) separado por especie, la ecuación de la regresión para *V. germanica* es: Distancia de vuelo (m) = $3861258,5 * (IMC - 0,06)^2 + 63409,6 * IMC - 3263,9$ ($R^2 = 0,60$, $p < 0,0001$, $n = 41$), y para *V. vulgaris* es: Distancia total (m) = $1719796,4 * (IMC - 0,05)^2 + 70535,6 * IMC - 3339,1$ ($R^2 = 0,62$, $p < 0,0001$, $n = 37$). Los círculos azules representan a las reinas post-hibernantes y los rojos a las pre-hibernantes.

A su vez, las reinas pre-hibernantes de ambas especies no mostraron diferencias significativas en su estado nutricional ($0,21 \pm 0,01$ g/mm para *V. germanica* y $0,19 \pm 0,01$ g/mm para *V. vulgaris*), presentando un índice de masa corporal mayor que las post-hibernantes. Dentro de este último subgrupo (post-hibernantes), *V. vulgaris* presentó un índice menor que *V. germanica* ($0,146 \pm 0,003$ y $0,162 \pm 0,003$ g/mm respectivamente, siendo en todos los casos media \pm ES, figura 3.6).

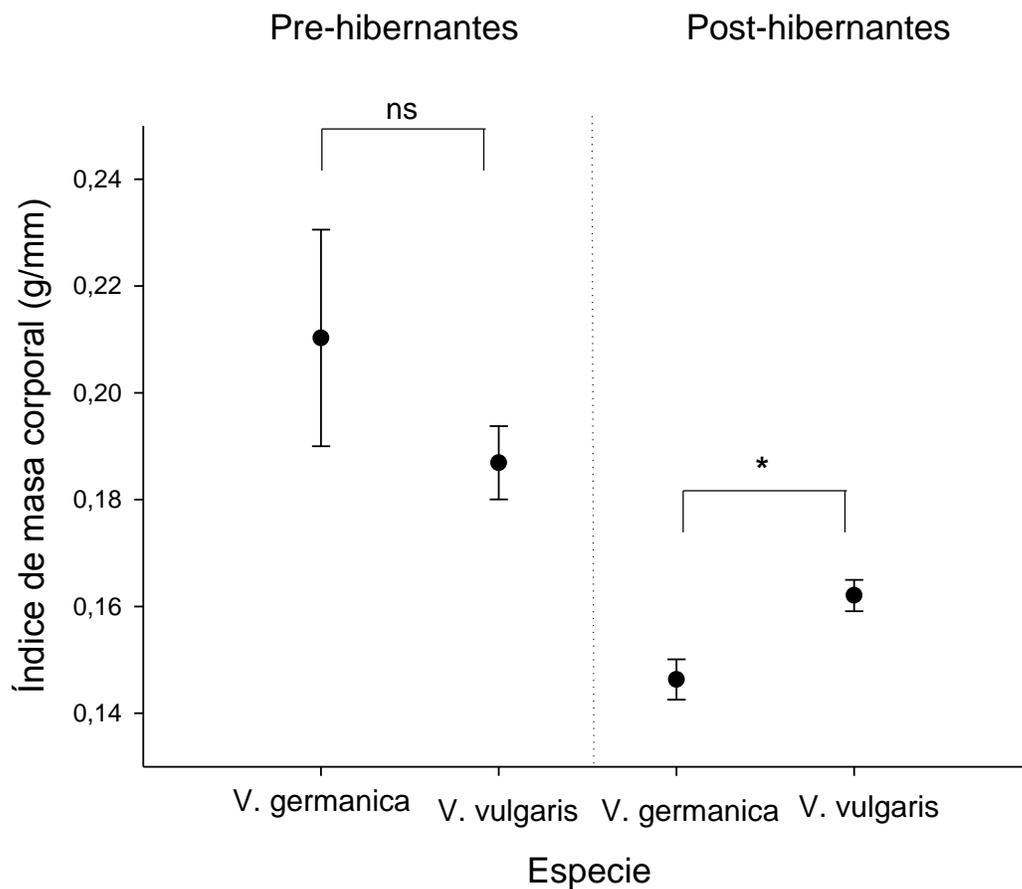


Figura 3.6: Índice de masa corporal en función del estado de hibernación y la especie de las reinas de *Vespula* spp. El punto representa la media y cada una de las barras el error estándar. El “*” señala diferencias significativas y “ns” diferencias no significativas ($n = 78$, $p > 0,05$).

Por otro lado, la proporción de peso perdido luego del vuelo no fue significativamente diferente entre especie o según su estado de hibernación ($p > 0,05$). En promedio las avispas,

tanto pre- como post-hibernantes, pierden un 25 % su peso corporal producto del vuelo (figura 3.7).

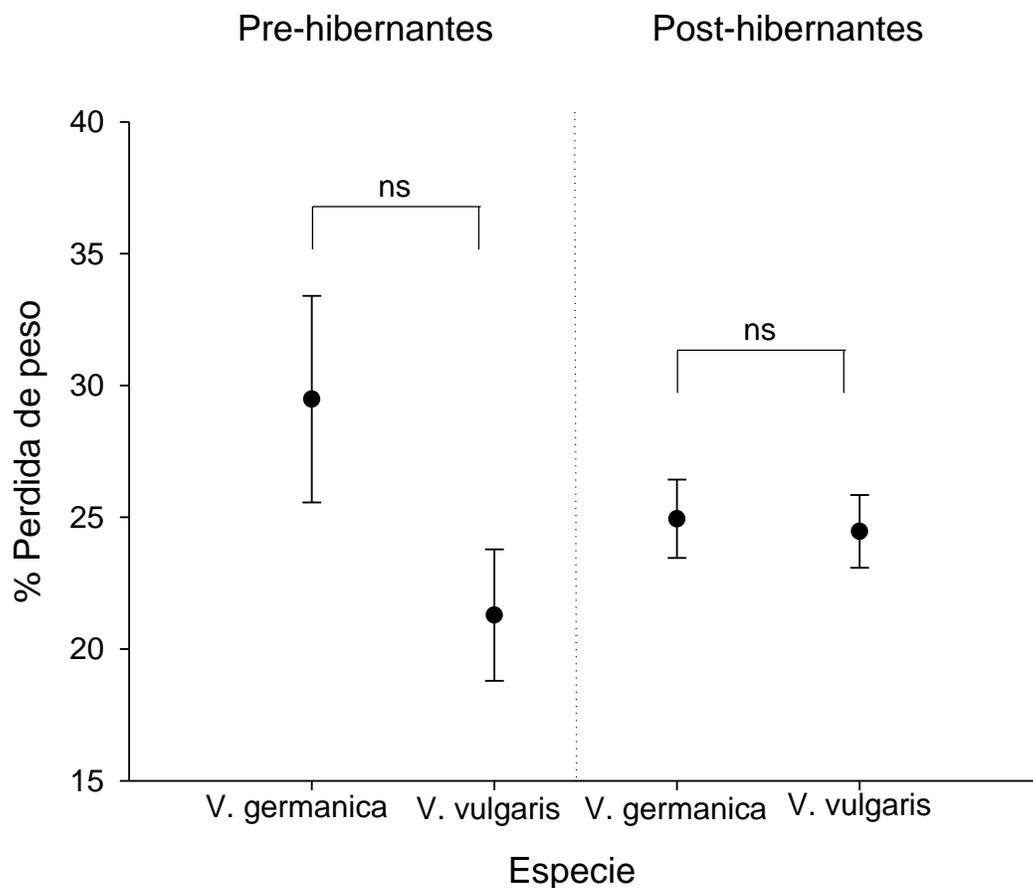


Figura 3.7: Porcentaje de pérdida de peso según estado de hibernación y la especie. El punto representa la media y cada una de las barras el error estándar. “ns” señala diferencias no significativas ($n = 78, p > 0,05$).

Por último el largo de tibia, como indicador del tamaño corporal, de las reinas de *V. germanica* fue mayor que el de las reinas de *V. vulgaris* ($p < 0,001$, figura 3.8). *V. germanica* presenta un largo de tibia de $3,86 \pm 0,15$ mm, mientras que el de *V. vulgaris* es de $3,68 \pm 0,16$ mm (media \pm ES).

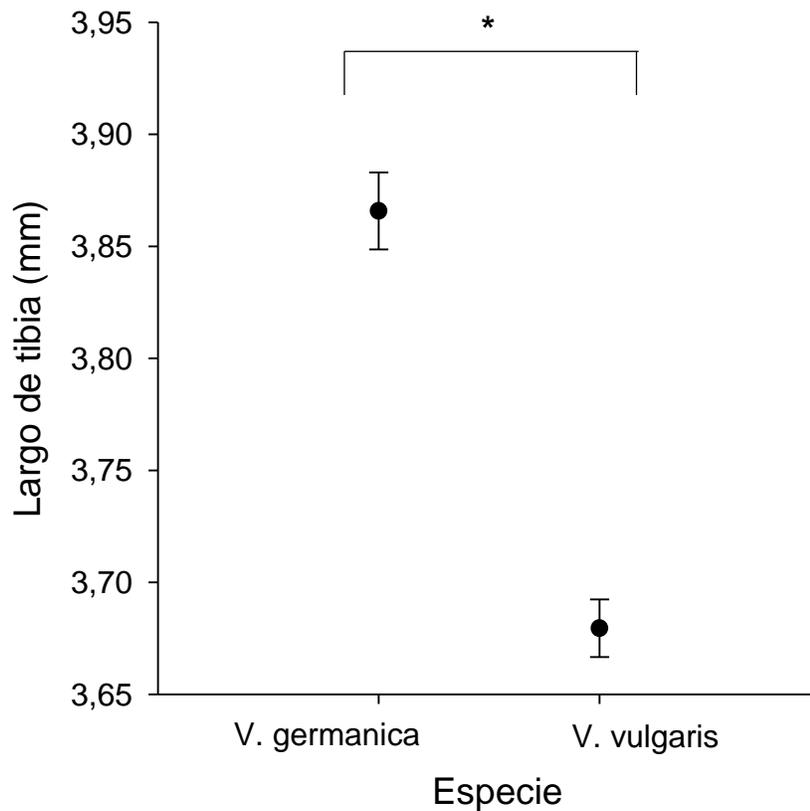


Figura 3.8: Largo de tibia en función de la especie. El punto representa la media y cada una de las barras el error estándar. “*” señala diferencias significativas (n = 82, p < 0,05).

Discusión

El presente estudio es el primero en cuantificar la capacidad potencial de vuelo de las reinas de *V. germanica* y *V. vulgaris*, una plaga peri-urbana en muchas regiones del mundo. Aquí evalué la capacidad de vuelo de reinas y diferentes parámetros que podrían estar asociados con dicha capacidad. Los resultados indicaron diferencias tanto en la distancia y velocidad de vuelo, dependiendo de si las reinas han atravesado la hibernación.

Cabe mencionar que la diferencia en la cantidad de avispas capturadas en ambos períodos de vuelo se debe principalmente a su biología y al método de captura utilizado. Las reinas pre-hibernantes (capturadas en abril - mayo) son más difíciles de capturar que las post-hibernantes, dado que las primeras están activas por un período de tiempo más corto y son más movedizas (observación personal). En cambio, cuando las reinas post-hibernantes finalizan la hibernación, se dedican a la búsqueda de un sitio de nidificación, estando por este motivo en mayor contacto con las actividades antrópicas, siendo más fáciles de capturar, menos agresivas y más lentas en sus movimientos (observación personal).

Diferentes estudios sugieren que los molinos de vuelo tienden a sobrestimar la performance del vuelo (distancia y velocidad) por un factor de 10 o más comparado con otros estudios de laboratorio, como aquellos realizados en cámaras de vuelo, o métodos de campo, como captura y recaptura (Shirai & Kosugi, 2000; Blackmer *et al.*, 2004; Botero-Garcés & Isaacs, 2004). Una de las razones por lo que esto ocurre es que cuando los insectos son colocados en el molino pierden contacto con el suelo siendo estimulados a volar constantemente (Edwards, 2006). Sin embargo, es aceptado que los molinos son una aproximación válida para determinar la capacidad potencial de vuelo de insectos en particular con fines comparativos (Vogt *et al.*, 2000; Yamanaka *et al.*, 2001; Luo *et al.*, 2002).

La capacidad de vuelo en los insectos está ligada al estado nutricional del individuo. Un ejemplo de esto es el caso de la polilla defoliadora de los álamos, *Choristoneura conflictana*, donde se observó que el contenido de lípidos y carbohidratos afectaba la capacidad potencial de vuelo de las hembras (Elliott & Evenden, 2009). Los carbohidratos son el combustible usado principalmente por los himenópteros que les confiere energía para el vuelo (Chapman, 1998). A pesar que este estudio no evaluó cual es el combustible utilizado por *Vespula* spp., los resultados sugieren que la distancia recorrida correlaciona positivamente con el índice de masa corporal (asumiendo a éste como un estimador del nivel de reservas de las reinas). La diferencia del estado nutricional entre las reinas pre y post hibernantes se debe principalmente a la pérdida de peso durante la hibernación.

A su vez, las diferencias existentes en la distancia de vuelo y la velocidad entre las reinas pre y post-hibernantes podrían explicarse por las menores reservas que poseen las avispas que han hibernado. Durante este período, las avispas disminuyen sus ritmos metabólicos y consumo de oxígeno a niveles basales, dependiendo de las reservas obtenidas durante su etapa larval y el alimento consumido a la salida del nido parental (Bodine & Evans, 1932). Durante el letargo las reinas no se alimentan, pudiendo perder por lo tanto hasta un 30% de su peso (Spradbery, 1973).

Las reinas pre-hibernantes vuelan mayores distancias y velocidades que las post-hibernantes, sin embargo, el peso perdido durante el tiempo destinado a volar (i.e.: como medida de las reservas consumidas durante el vuelo) es proporcionalmente similar (i.e.: 25% de su peso). La diferencia observada en la distancia de vuelo sugiere que la mayor contribución a la expansión de las poblaciones la realizan las reinas que apenas abandonan el nido (i.e.: otoño) mientras que las reinas que han atravesado la hibernación realizan vuelos más cortos. Esta podría ser la estrategia seleccionada por estas especies para evitar los apareamientos con zánganos emparentados, y por lo tanto favorecer a la diversidad genética (Strassmann, 2001). Las reinas de *Vespula* spp. se aparean con varios machos almacenando el contenido de espermatozoides en estructuras especializadas (i.e.: espermatecas) para fecundar los huevos selectivamente al momento de la postura (Spradbery, 1973).

El índice de masa corporal de las reinas predice una capacidad de vuelo que se ajusta a una ecuación cuadrática. A grandes rasgos, las reinas con un índice nutricional superior a 0,065 g/mm³ -que representan a las avispas “más gordas”- muestran una distancia de vuelo mayor. Coincidentemente, la mayoría de las reinas con este índice, o superior, corresponden a las pre-hibernantes, apoyando la idea de que la dispersión principal transcurre previo a la hibernación, momento en el que las reinas cuentan con mayores niveles de reservas.

Las reinas de *V. germanica* y *V. vulgaris* no mostraron diferencias en su capacidad y velocidad de vuelo. Probablemente esta similitud se deba a que la capacidad de vuelo en

general depende de factores morfológicos y procesos fisiológicos que probablemente sean similares o iguales entre ambas especies (Marden, 2000). *Vespula germanica* y *V. vulgaris* son dos especies de avispa similares, tanto desde un punto de vista genético como biológico (o ecológico), sin embargo esto no determina que sean similares en todas sus características. El índice de masa corporal calculado sugiere que ambas especies presentan similares contenidos de reservas previo a la hibernación pero diferentes luego de la misma. El índice de masa corporal de *V. germanica* luego de la hibernación es significativamente menor que el de *V. vulgaris*. Sin embargo cabe mencionar que dicho resultado probablemente se deba al escaso número de ejemplares (especialmente reinas pre-hibernantes) utilizados en este estudio.

Por otro lado, la distancia volada por las reinas pre-hibernantes no explica la expansión territorial total observada en Argentina (37 km año⁻¹, Masciocchi & Corley, 2013). Los experimentos en los molinos estiman que la distancia de vuelo de las reinas post-hibernantes representa, en promedio, el 10 % de la distancia total cubierta por las reinas pre-hibernantes de *Vespula* spp., sugiriendo que en primavera las reinas realizan vuelos cortos (cubriendo cientos de metros) probablemente con el objetivo de encontrar un sitio adecuado para el establecimiento del nido y comienzo de la colonia. En cambio, las reinas pre-hibernantes vuelan mayores distancias (algunos kilómetros) con la finalidad, en primer lugar de reproducirse y luego, buscar un sitio adecuado para hibernar.

La capacidad de vuelo mostrada por las reinas de *Vespula* spp. es menor si se la compara con otras avispas invasoras. Estudios de vuelo similares a éste indicaron que las hembras de la avispa barrenadora de los pinos, *Sirex noctilio*, puede llegar a volar 50 km en un día (Bruzzone *et al.*, 2009) y el parasitoide *Ibalia leucospoides* más de 10 km por día (Fischbein *et al.*, 2011). Contrariamente con estos himenópteros no sociales, los cuales podrían incluso exhibir fenotipos dispersivos, estos resultados sugieren que la expansión territorial evidenciada en la argentina de *Vespula* spp. depende de mecanismos adicionales. A pesar de ciertas características asociadas con los insectos sociales (e.g.: división de castas y tareas, fecundación previa a la hibernación) que contribuyen a un proceso de invasión exitoso, la

expansión de esta avispa depende principalmente de las vías humanas. El transporte de reinas hibernantes mediado por el hombre podría ser el principal determinante de la actual distribución de las poblaciones de *Vespula* spp. (Masciocchi & Corley, 2013).

La procedencia de las reinas utilizadas en los ensayos, su estado de fecundación y la distancia volada previo a su captura no pudo ser corroborado debido al método de colecta empleado. Muchas de las especies que se han empleado para estudiar las capacidades potenciales de vuelo, son especies que permiten la cría artificial. Dada la compleja biología de *Vespula* spp., y las dificultades que se nos presentaron para mantener colonias experimentales (observación personal, Ross *et al.*, 1981), utilicé reinas capturadas manualmente en el campo, con lo cual hay diferentes variables que podrían estar afectando la capacidad de vuelo (e.g.: estado de fecundación, edad, contenido de lípidos/carbohidratos en su cuerpo, distancia recorrida previo a la captura).

Parámetros de vuelo como la distancia y la velocidad son importantes para comprender como se mueven los insectos, especialmente para especies invasoras con importancia económica. Entender la capacidad potencial de vuelo de los insectos invasores y el momento del año en que ocurre es de gran importancia para tomar decisiones y establecer estrategias de manejo apropiadas. Las reinas de *V. germanica* y *V. vulgaris* vuelan distancias significativas antes de hibernar sugiriendo que los esfuerzos para el manejo de estas poblaciones deberían concentrarse durante el otoño (etapa en la cual las avispas se dispersan), intentando de esta forma disminuir su propagación.

Bibliografía

- Akre, R. D. & J. F. MacDonald (1986). Biology, economic importance and control of yellowjackets. En: Economic impact and control of social insects. S. B. Vinson (ed.). Praeger, New York. Pp. 421.
- Ascunce, M. S., C. C. Yang, J. Oakey, L. Calcaterra, W. J. Wu, C. J. Shih, J. Goudet, K. G. Ross & D. W. Shoemaker (2011). Global invasion history of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Science* 331: 1066-1068.
- Beggs, J. R. (2001). The ecological consequences of social wasps (*Vespula* spp.) invading an ecosystem that has an abundant carbohydrate resource. *Biological Conservation* 99: 17-28.
- Biggsby, K. M., P. C. Tobin & E. O. Sills (2011). Anthropogenic drivers of gypsy moth spread. *Biological Invasions* 13: 2077-2090.
- Blackmer, J. L., S. E. Naranjo & L. H. Williams III (2004). Tethered and untethered flight by *Lygus hesperus* and *Lygus lineolaris* (Heteroptera: Miridae). *Environmental Entomology* 33: 1389-1400.
- Bodine, J. H. & T. C. Evans (1932). Hibernation and diapause. Physiological changes during hibernation and diapause in the mud-dauber wasp, *Sceliphron caementarium* (Hymenoptera). *Biological Bulletin* 63: 235-245.
- Botero-Garcés, N. & R. Isaacs (2004). Movement of the grape berry moth, *Endopiza viteana*: displacement distance and direction. *Physiological Entomology* 29: 443-452.
- Bradley, C. A. & S. Altizer (2005). Parasites hinder monarch butterfly flight: implications for disease spread in migratory hosts. *Ecology Letters* 8: 290-300.
- Bruzzone, O. A., J. M. Villacide, C. Bernstein & J. C. Corley (2009). Flight variability in the woodwasp *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae): an analysis of flight data using wavelets. *Journal of Experimental Biology* 212: 731-737.
- Clobert, J., M. Baguette, T. G. Benton & J. M. Bullock. (2012). *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press, Oxford Pp. 462.
- Commins, H., M. Hassell & R. May (1992). The spatial dynamics of host--parasitoid systems. *Journal of Animal Ecology* 61: 735-748.

- Cooter, R. & N. Armes (1993). Tethered flight technique for monitoring the flight performance of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology* 22: 339-345.
- Chapman, R. F. (1998). *The insects: structure and function*. Cambridge University Press, USA. Pp. 770.
- D' Adamo, P. & M. Lozada (2009). Flexible foraging behavior in the invasive social wasp *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae). *Annals of the Entomological Society of America* 102: 1109-1115.
- Edwards, J. S. (2006). The central nervous control of insect flight. *Journal of Experimental Biology* 209: 4411-4413.
- Elliott, C. G. & M. L. Evenden (2009). Factors influencing flight potential of *Choristoneura conflictana*. *Physiological Entomology* 34: 71-78.
- Fischbein, D., J. C. Corley, J. M. Villacide & C. Bernstein (2011). The influence of food and con-specifics on the flight potential of the parasitoid *Ibalia leucospoides*. *Journal of Insect Behavior* 24: 456-467.
- Goodisman, M. A. D., R. W. Matthews & R. H. Crozier (2002). Mating and reproduction in the wasp *Vespula germanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 497-502.
- Jervis, M. A., M. J. Copland & J. A. Harvey (2005). The life-cycle. En: *Insects as Natural Enemies: a practical perspective*. M. A. Jervis (ed.). Springer, The Netherlands. Pp. 104.
- Johnson, D. M., A. M. Liebhold, P. C. Tobin & O. N. Bjernstad (2006). Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth. *Nature* 444: 361-363.
- Krell, R. K., T. A. Wilson, L. P. Pedigo & M. E. Rice (2003). Characterization of bean leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) flight capacity. *Journal of the Kansas Entomological Society* 76: 406-416.
- Lavandero, B., S. Wratten, J. Hagler & M. Jervis (2004). The need for effective marking and tracking techniques for monitoring the movements of insect predators and parasitoids. *International Journal of Pest Management* 50: 147-151.
- Liebhold, A. M., W. L. MacDonald, D. Bergdahl & V. C. Mastro (1995). Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. *Forest Science* 41: a0001-z0001.

- Liebhold, A. M. & P. C. Tobin (2008). Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology* 53: 387-408.
- Luo, L., S. Johnson, A. Hammond, J. Lopez, J. Geaghan, K. Beerwinkle & J. Westbrook (2002). Determination and consideration of flight potential in a laboratory population of true armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology* 31: 1-9.
- Marden, J. H. (2000). Variability in the size, composition, and function of insect flight muscles. *Annual Review of Physiology* 62: 157-178.
- Masciocchi, M. & J. C. Corley (2013). Distribution, dispersal and spread of the invasive social wasp (*Vespula germanica*) in Argentina. *Austral Ecology* 38: 162-168.
- Moriya, S. (1995). A preliminary study of the flight ability of the Sweetpotato Weevil, *Cylas formicarius* (Fabricius) (Coleoptera: Apionidae) using a flight mill. *Applied Entomology and Zoology* 30: 244-246.
- R Development Core Team (2009). R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- Ross, K. G., R. W. Matthews & R. A. Morse (1981). Laboratory culture of four species of yellowjackets, *Vespula* spp. foundress nest initiation. *Annals of the Entomological Society of America* 74: 247-254.
- Ross, K. G. & R. W. Matthews, Eds. (1991). *The social biology of wasps*. Ithaca, New York, Cornell University Press. Pp. 678.
- Schumacher, P., A. WeyEneth, D. C. Weber & S. Dorn (1997). Long flights in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) measured by a flight mill: influence of sex, mated status and age. *Physiological Entomology* 22: 149-160.
- Shigesada, N. & K. Kawasaki. (1997). *Biological invasions: theory and practice*. Oxford University Press, USA. Pp. 218.
- Shirai, Y. & Y. Kosugi (2000). Flight activity of the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* (Lepidoptera: Tortricidae). *Applied Entomology and Zoology* 35: 459-466.
- Spradbery, J. P. (1973). *Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps*. University of Washington Press, Seattle. Pp. 408.
- Strassmann, J. (2001). The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera. *Insectes Sociaux* 48: 1-13.

- Vogt, J. T., A. G. Appel & M. S. West (2000). Flight energetics and dispersal capability of the fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *Journal of Insect Physiology* 46: 697-707.
- Watt, A. D., N. E. Stork, C. McBeath & G. L. Lawson (1997). Impact of forest management on insect abundance and damage in a lowland tropical forest in southern Cameroon. *Journal of Applied Ecology* 34: 985-998.
- Yamanaka, T., S. Tatsuki & M. Shimada (2001). Flight characteristics and dispersal patterns of fall webworm (Lepidoptera: Arctiidae) males. *Environmental Entomology* 30: 1150-1157.

Capítulo 4 : **Dinámica temporal de la actividad de *V. germanica* y *V. vulgaris***

Resumen

En los últimos años incrementaron los estudios que tratan de comprender cuales son los factores causantes de las fluctuaciones en los niveles de actividad de los insectos. Dichas fluctuaciones dependen principalmente de la combinación de factores endógenos y exógenos. En insectos sociales, la abundancia de individuos no solo es consecuencia de su tamaño poblacional, sino que está fuertemente relacionada con los niveles de actividad de las obreras fuera del nido. Esto se debe a que la población definida como número de reproductivos (o nidos) no explica la notable variación que puede observarse en el número de obreras por nido (de 3000 a 5000) y por lo tanto forrajeando en el campo. El objetivo de este capítulo es analizar, mediante modelos estadísticos sencillos, las fluctuaciones en los niveles de actividad de *Vespula* spp. en un área determinada, e identificar la importancia relativa de factores endógenos y exógenos en la determinación del patrón observado. Este estudio es el primero en modelar los niveles de actividad de *Vespula* spp. a lo largo del tiempo. Los resultados indican que la actividad anual de *Vespula* spp. presentó fluctuaciones a lo largo de los años, sin mostrar ningún patrón determinado, y que está influenciada principalmente por la presión atmosférica media mensual. Por su parte la actividad intra-anual de las avispas, está además relacionada con la cantidad de individuos activos en el mes previo. Los insectos invasores, como es el caso de las avispas de *Vespula* spp., frecuentemente poseen un gran impacto sobre la comunidad invadida a través de sus diferentes actividades. Desde el punto de vista aplicado conocer cuando la actividad es máxima y que factores la modulan es importante para tomar precauciones en las diferentes actividades económicas afectadas y la planificación de las actividades al aire libre.

Palabras claves: *V. germanica*, *V. vulgaris*, forrajeo, clima, presión atmosférica, actividad anual, actividad semanal.

Introducción

Las fluctuaciones numéricas en los niveles de actividad de las poblaciones de insectos han atraído la atención de los ecólogos con la finalidad deducir los factores causales de las mismas. Dichas fluctuaciones están determinadas por diferentes factores, generalmente divididos en dos grandes grupos, endógenos -procesos denso-dependientes- y exógenos, como el clima. El entorno en el que vive un organismo inevitablemente influye en todas sus funciones vitales. Su fisiología, comportamiento, desplazamiento y las interacciones con otras especies, dependen de los factores exógenos. Desde su origen, la ecología ha reconocido la importancia de estos factores y se ha focalizado en comprenderlos (Elton, 1924; Andrewartha & Birch, 1964). Actualmente, se sugiere que las fluctuaciones observadas en las poblaciones naturales son el resultado de fuerzas combinadas entre factores endógenos y exógenos (Royama, 1992; Berryman, 2003; Turchin, 2003).

El clima, principal factor exógeno planteado en numerosos estudios como modulador de la actividad, ejerce una importante influencia en el comportamiento de los insectos dada su condición de ectotérmicos (Willmer, 1982; Estay & Lima, 2010). Por lo tanto comprender como el clima afecta las diferentes actividades que los insectos realizan es esencial para el conocimiento de su biología. Raras veces una variable climática por sí sola es la que afecta las actividades de los insectos, sin embargo la influencia combinada de varias actuando simultáneamente puede generar modificaciones importantes (Estay & Lima, 2010; Tryjanowski *et al.*, 2010). Dependiendo de los diferentes hábitos que poseen los insectos (por ejemplo, terrestres o acuáticos, diurnos o nocturnos, etc.), existen diferentes factores que afectaran las actividades (Kasper *et al.*, 2008). Para aquellos en los cuales la visión es fundamental para dirigir sus movimientos, la disponibilidad e intensidad de luz regula su actividad; las temperaturas extremas también pueden influir sobre el forrajeo de algunas especies. Por ejemplo, en hormigas la temperatura a nivel del suelo y la disponibilidad de refugios puede ser crucial en determinar cuánto y cuando forrajear (Wehner *et al.*, 1992), mientras que en abejas y avispas la temperatura del aire es importante para el desarrollo de actividades como el vuelo (Hilário *et al.*, 2000).

En insectos sociales, la abundancia de individuos en un dado momento, no solo es consecuencia de su tamaño poblacional, sino que está fuertemente relacionada con los niveles de actividad propios de las obreras fuera del nido (Kasper *et al.*, 2008). Esto se debe a que la población definida como número de reproductivos (o nidos) no explica la notable variación que puede observarse en el número de obreras por nido, ya sea en un dado momento como a lo largo de la temporada de vuelo. Por su parte, la actividad de las obreras fuera del nido depende del estado fisiológico y del desarrollo ontogénico del mismo.

En *Vespula* spp. por ejemplo, los nidos pueden albergar entre 3000 y 5000 obreras en el máximo de la temporada (Willink, 1991), pero estos valores son mucho menores al inicio de la colonia (cientos de individuos, Ross & Matthews, 1991). Entre las obreras, una proporción permanece dentro del nido, realizando diversas tareas propias de su casta y desarrollo ontogénico, mientras otras se encuentran realizando tareas fuera del mismo. Sumado a esto, variaciones fenológicas pueden afectar la intensidad de la actividad y las demandas de la colonia. Cuando la colonia alcanza su pico máximo de abundancia, se incrementa la actividad debido al mayor número de larvas por alimentar dentro del nido. Por lo tanto, no es evidente, una relación directa entre la abundancia poblacional en un dado sitio, y el número de obreras forrajeando en un dado momento en ese lugar.

Numerosos trabajos analizaron la influencia de factores endógenos y exógenos sobre la dinámica poblacional –esto es, número de nidos- de *V. germanica*. Madden (1981) propuso que la abundancia de avispas está relacionada con las precipitaciones ocurridas en otoño y primavera del año previo; Spradbery (1973) sugirió que durante primaveras cálidas seguidas de heladas, el número de reinas sobrevivientes se reduce; y finalmente Barlow y colaboradores (2002), en el trabajo más reciente, encontraron una fuerte densidad-dependencia negativa junto con un efecto adverso de las lluvias en primavera sobre el tamaño poblacional. Sin embargo, ninguno de estos estudios focalizaron en los determinantes de la actividad de las obreras de *Vespula* spp. fuera del nido, pese a ser éste el elemento central para determinar su impacto sobre el hombre y sus actividades.

Objetivos

Dado que la abundancia poblacional de *Vespula* spp. no está necesariamente relacionada con los niveles de actividad de las obreras fuera del nido, por su condición de insectos sociales, estudiar los factores que modulan dicho proceso puede ser de mucha utilidad. El objetivo de este capítulo es analizar las fluctuaciones en los niveles de actividad de *Vespula* spp. en un área determinada, e identificar la importancia relativa de factores endógenos y exógenos en la determinación del patrón observado. Estos análisis los realicé mediante la utilización de modelos estadísticos sencillos. Focalicé mi análisis en dos escalas temporales diferentes (variaciones dentro de una misma temporada de vuelo y variaciones entre años), con la finalidad de determinar los factores que modulan cada uno de los procesos. Este estudio es el primero en modelar los niveles de actividad de *Vespula* spp. a lo largo del tiempo.

Métodos

Área de estudio

Para conocer los niveles de actividad de *Vespula* spp. coloqué, en la Reserva Forestal Natural Loma del Medio, trampas *Malaise* en 5 sitios de bosque ubicados dentro de la misma (figura 4.1). La Reserva Forestal Loma del Medio es un predio de aproximadamente 2.400 hectáreas manejado conjuntamente por el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) y el Servicio Forestal Andino. Dicha área natural está situada al SO de la provincia de Río Negro (41° 40' y 42° 10' S - 71° 42' y 71° 20' O), en las cercanías de la localidad de El Bolsón, entre los valles del Río Azul y el Río Quemquemtreu. La presencia del cordón montañoso al Oeste y las estribaciones pedemontanas hacia el Este le otorgan un clima muy favorable al área, con días largos y soleados en verano, y temperaturas agradables en otoño y primavera. En invierno, la temperatura es moderada oscilando en los -3 y 18°C, con abundantes precipitaciones en forma de lluvia y nieve. La flora presente en este área está compuesta principalmente por el ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*), acompañado de algunas

otras especies como el coihue (*Nothofagus dombeyi*) y el alerce (*Fitzroya cupressoides*). *Vespula* spp. están establecidas en dicha área desde los '80 siendo uno de los insectos más abundante en los meses de verano y principios de otoño.

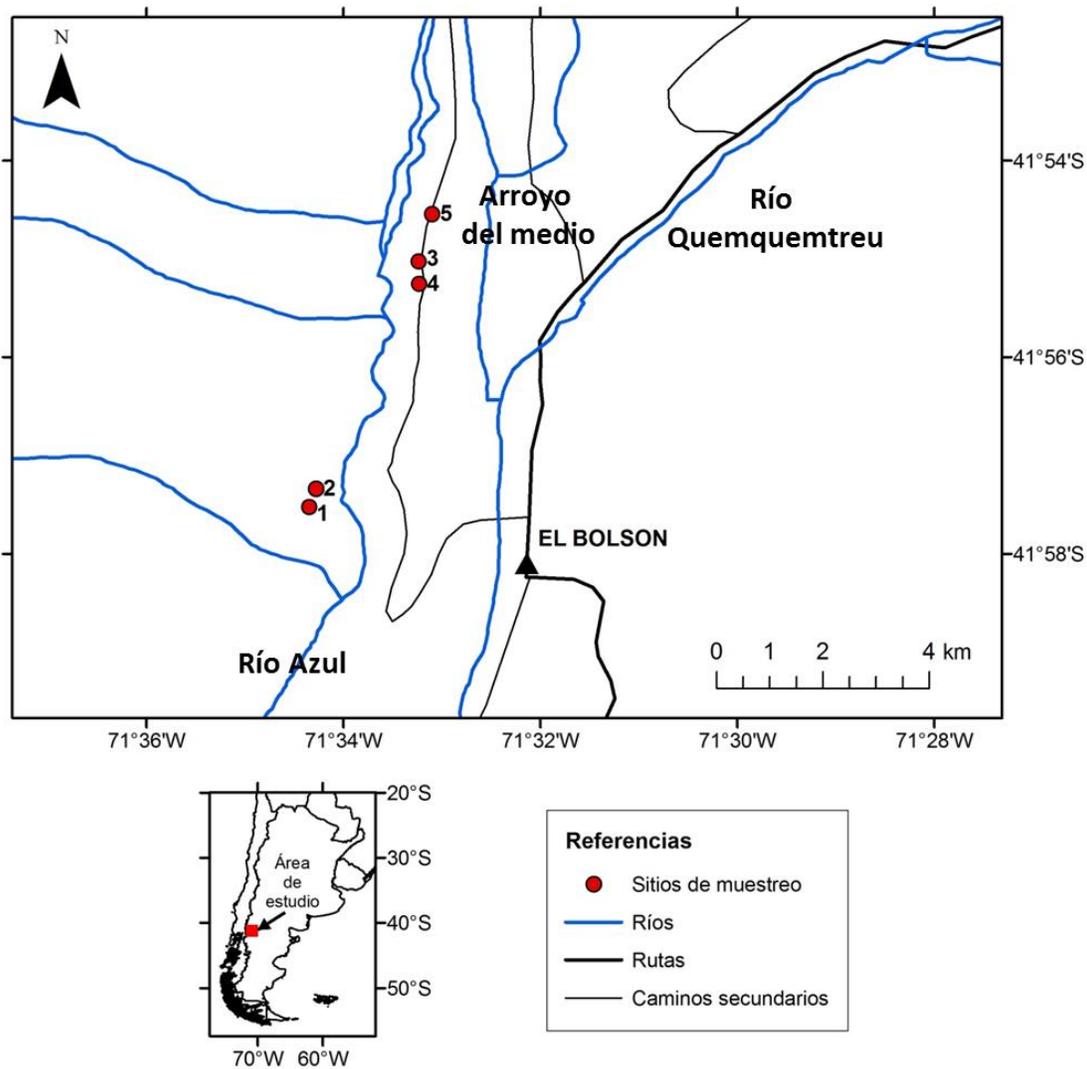


Figura 4.1: Sitios de muestreo ubicados en la Reserva Forestal Loma del Medio, El Bolsón, provincia de Río Negro.

Recolección de datos de actividad

Los sitios de muestreo dentro de la reserva forestal, se caracterizaron por poseer el menor disturbio antrópico posible, con el objetivo de asegurar que los datos recolectados reflejen la actividad real de la especie. Esto se debe a que generalmente se utilizan diferentes medidas locales para el control de estas especies, y que las diferentes actividades antrópicas generalmente incrementan la abundancia de avispas (observación personal). La distancia mínima entre sitios fue de 1.000 m, para garantizar el muestreo de diferentes poblaciones de *Vespula* spp. dado que las obreras vuelan, en promedio, un radio de 200 m desde la colonia en busca de alimento (Edwards, 1980).

Para estimar la actividad de avispas, en cada uno de los 5 sitios seleccionados coloqué una trampa *Malaise*. Estas trampas son carpas de malla plástica con los lados abiertos y un frasco colector en su parte superior, que captura y acumula insectos voladores y eventualmente caminadores (imagen 4.1, Borror *et al.*, 1989). Las trampas fueron ubicadas a nivel del suelo, y para evitar efectos de variación local seleccioné similares micro-sitios para su ubicación. Estos micro-sitios comparten la característica de estar reparados del viento y permanecer en semi-sombra durante las horas de sol. En el frasco colector se colocó una tableta de diclorovinil-dimetil-fosfato para matar a los insectos capturados y conservarlos hasta su recolección. Los muestreos se realizaron durante los meses de actividad de *Vespula* spp. (diciembre, enero, febrero, marzo y abril) y tuvieron una duración de una semana. Al finalizar la misma, los contenidos de los frascos colectores se trasvasaron a otros frascos con alcohol etílico 70 % v/v y se rotularon. Los individuos colectados fueron trasladados al laboratorio donde primero separé aquellos que no pertenecían al género *Vespula*, y posteriormente contabilicé y separé entre *V. germanica* y *V. vulgaris*.



Imagen 4.1: Trampa *Malaise* utilizada para capturar ejemplares de *Vespula* spp. (a) Vista lateral de la trampa; los insectos que se encuentran volando activamente chocan con la malla negra, e intentando salir de la misma (volando hacia la luz), son dirigidos hacia el frasco colector quedando retenidos en el mismo. (b) Detalle del frasco colector.

Las trampas, fueron colocadas en los mismos sitios desde el año 2002 hasta el año 2013. Desde el año 2002 al 2006, los muestreos fueron realizados por integrantes del Laboratorio de Ecología de Poblaciones de Insectos, INTA E.E.A. Bariloche, continuándolos yo personalmente hasta el año 2013 inclusive.

Datos climáticos

Los datos climáticos utilizados para el análisis anual (inter-anual) y semanal (intra-anual) se encuentran detallados en las tablas 4.1 y 4.2 respectivamente. Los datos diarios de temperatura, precipitación y presión atmosférica correspondientes a de los 12 años de muestreo, fueron cedidos por el Servicio Meteorológico Nacional Argentino. Los mismos pertenecen a la estación meteorológica “El Bolsón Aeropuerto” (nro. 87.800) ubicada aproximadamente a 3 km de los sitios de muestreo ($41^{\circ} 58' S - 71^{\circ} 30' O$), en la localidad de El Bolsón, provincia de Río Negro.

Tabla 4.1: Variables climáticas utilizadas para construir el modelo de actividad anual de *Vespula* spp. * corresponde a la cantidad de días con precipitación durante los meses de muestreo (diciembre, enero, febrero, marzo, abril), ** corresponde a la cantidad de días con temperaturas óptimas para el forrajeo (entre los 18 y 26 °C) durante los meses de muestreo (diciembre, enero, febrero, marzo, abril).

Año	Temp. mínima (Tm)	Temp. media (TM)	Presión media (PM)	# días precipitación* (DP)	# días temperatura** (DT)
2002	5,5	15,95	974,18	36	268
2003	3,8	14,86	975,21	22	224
2004	4,4	15,45	974,95	42	287
2005	3,3	15,40	975,30	24	324
2006	4,5	15,38	974,63	41	299
2007	4,2	14,52	974,95	31	182
2008	4,5	16,90	974,74	22	347
2009	7,8	16,69	975,19	23	311
2010	5	14,99	974,44	43	182
2011	1,9	15,46	974,99	35	315
2012	3,7	16,31	974,84	34	321
2013	5,1	15,40	974,23	50	252

Tabla 4.2: Variables climáticas utilizadas para construir el modelo de actividad semanal de *Vespula* spp. * corresponde a la cantidad de días con precipitación durante la semana de muestreo, ** corresponde a la cantidad de días con temperaturas fuera del rango óptimo de forrajeo (inferiores a 18 y superiores a 26 °C) durante la semana de muestreo.

Año	Mes	Temp. mínima (Tm)	Temp. media (TM)	Presión media (PM)	# días precipitación* (DP)	# días temperatura** (DT)
2001	12	15,20	18,58	976,04	0	4
2002	1	19,40	23,64	975,48	0	4
2002	2	15,10	17,37	976,83	0	6
2002	3	9,20	12,65	973,10	3	7
2002	4	6,80	9,53	977,07	2	7
2002	12	12,70	14,63	972,50	0	7
2003	1	11,50	13,33	973,67	2	7
2003	2	8,90	13,13	979,85	1	7
2003	3	14,10	15,22	973,46	2	7
2003	4	4,70	7,58	978,68	1	7
2003	12	13,00	16,12	976,74	0	6
2004	1	20,90	22,58	975,35	0	1
2004	2	14,40	16,28	977,60	0	6
2004	3	10,50	13,93	972,57	2	6
2004	4	6,40	8,72	976,07	3	7
2004	12	11,90	16,05	972,75	2	5
2005	1	15,70	19,20	976,05	0	2
2005	2	18,20	20,25	974,67	0	1
2005	3	11,40	14,20	974,20	2	7
2005	4	7,40	9,53	976,80	0	7
2005	12	16,90	18,35	976,12	0	3
2006	1	14,50	17,43	975,07	1	4
2006	2	15,90	19,15	971,92	1	2
2006	3	9,50	12,85	974,40	1	7
2006	4	7,80	9,50	968,57	4	7
2006	12	11,70	12,93	968,70	4	7
2007	1	14,20	18,85	970,60	1	3
2007	2	10,80	12,88	975,45	2	7
2007	3	10,20	13,55	976,58	0	7
2007	4	4,20	7,43	977,33	2	7
2007	12	20,60	21,43	975,50	0	1

2008	1	18,90	20,70	973,92	0	1
2008	2	15,60	17,60	976,40	0	4
2008	3	14,00	16,57	974,03	2	5
2008	4	5,90	11,32	974,27	2	7
2008	12	10,60	16,07	967,73	1	6
2009	1	16,30	19,58	975,67	0	3
2009	2	12,50	16,07	973,03	1	5
2009	3	13,00	14,08	978,06	0	7
2009	4	9,02	11,82	978,71	1	7
2009	12	13,40	15,54	972,45	1	6
2010	1	14,47	16,55	976,89	0	5
2010	2	13,42	14,27	973,33	2	7
2010	3	13,53	15,70	973,04	1	7
2010	4	5,00	8,23	976,70	2	7
2010	12	10,48	16,41	975,09	1	3
2011	1	11,77	14,13	971,30	1	7
2011	2	15,53	18,56	976,30	0	3
2011	3	10,44	11,92	975,81	3	7
2011	4	4,77	7,93	975,96	2	7
2011	12	10,30	17,19	973,80	2	4
2012	1	19,70	21,21	973,43	1	0
2012	2	13,60	15,76	971,27	3	7
2012	3	9,90	12,49	979,55	0	7
2012	4	3,70	6,27	978,73	1	7
2012	12	10,00	11,59	967,87	6	7
2013	1	19,40	23,72	975,58	0	2
2013	2	13,70	16,38	976,92	1	6
2013	3	8,50	11,67	978,43	0	7
2013	4	12,20	13,94	974,74	0	7

Las diferentes variables climáticas utilizadas en los estos análisis las elegí específicamente seleccionando aquellas que podrían presentar mayor influencia sobre la actividad de *Vespula* spp. en la Patagonia. Utilicé la sumatoria de días con precipitación en lugar de los milímetros caídos, dado que se ha sugerido que lo que afecta a la actividad de *Vespula* spp. es el impacto de la gota sobre la avispa y no la cantidad total de lluvia caída (Kasper *et al.*, 2008). Para la

temperatura, no utilicé la temperatura máxima dado que *Vespula* spp. forrajean a temperaturas superiores que las registradas para El Bolsón en los meses de muestreo (Spradbery & Maywald, 1992); respecto a la presión atmosférica me interesó saber si actúa como predictor de la actividad de estas avispa como se ha observado en muchos otros insectos (Edwards, 1961; Ankney, 1984; Bergh, 1988; Anderson *et al.*, 1993).

Análisis de datos

Para analizar la existencia de alguna estructura endógena en la dinámica de actividad de las poblaciones de *Vespula* spp., realicé un análisis auto-regresivo a través de la función de auto-correlación (ACF), y analicé el coeficiente de auto-correlación parcial (PACF) para determinar el orden de la estructura de la serie temporal.

Por otro lado, para evaluar la importancia relativa de diferentes factores endógenos y exógenos sobre los niveles de actividad de *Vespula* spp., utilicé modelos lineales generalizados. Dadas las diferentes escalas de análisis, desarrollé dos modelos, uno para las fluctuaciones anuales y otro para las variaciones intra-anuales (semanales), utilizando como variable respuesta la suma total de avispa de los 5 sitios durante los 5 meses de los 12 años de muestreo (equivalente a 12 datos) para la dinámica anual, y la suma de la actividad correspondiente a los 5 sitios para cada mes de muestreo (equivalente a 60 datos) para la semanal. Las variables explicatorias utilizadas son las mencionadas en la tabla 4.1 y 4.2, agregando además la “cantidad de avispa activas el año anterior” y la “abundancia total de avispa calculada” para cada modelo respectivamente. Para cumplir con los supuestos de los modelos transformé los datos de la variable respuesta ($x' = \text{raíz}(x + 1)$), asumiendo para la dinámica anual una distribución *normal* de los residuales con función de enlace identidad, mientras que para la dinámica semanal, una distribución *gamma* con una función de enlace inversa.

El modelo inicial planteado para la actividad anual fue:

Actividad anual ~ actividad año anterior + días con precipitación + temperatura media + temperatura mínima + días con temperatura óptima para forrajeo + presión media,

y para la actividad semanal,

Actividad semanal ~ abundancia + días con precipitación + temperatura media + temperatura mínima + días con temperatura fuera del rango óptimo de forrajeo+ presión media,

donde “actividad año anterior” indica la cantidad de avispas activas el año t-1, y “abundancia” indica la abundancia relativa de avispas calculada como el cociente entre la cantidad de avispas capturada por trampa, sobre la actividad total de avispas capturadas ese año. Utilicé el criterio de “pasos hacia atrás” (*backward procedure*) para remover del modelo inicial las variables no significativas. La comparación de modelos la realicé con el método de máxima verosimilitud (*standard likelihood method*), y la selección del mejor modelo que ajusta a los datos utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC), siendo el mejor modelo aquel que presenta el menor valor de AIC. Los residuales fueron examinados para confirmar que el modelo final se ajustase correctamente a los datos. Todos los análisis los realice con el software estadístico R (R Development Core Team, 2009).

Resultados

Entre los insectos capturados en las diferentes trampas *Malaise*, se obtuvieron ejemplares de *V. vulgaris*. Dada la reciente detección de esta especie en la Patagonia, no se pudo determinar con certeza desde que año *V. vulgaris* se encuentra establecida en la Reserva Forestal Loma del Medio. Por tal motivo las conclusiones realizadas en este capítulo son para ambas especies.

La estructura de correlación de la serie temporal analizada no mostró una tendencia determinada, sugiriendo la ausencia de procesos auto-regresivos. No encontré diferencias significativas tanto para el coeficiente de auto-correlación como para el de correlación parcial ($p > 0,05$) para todos los retardos analizados (figura 4.2). La dinámica de actividad de *Vespa* spp. presentó fluctuaciones a lo largo de los años, sin mostrar ningún patrón determinado ni diferencias significativas entre los diferentes años estudiados (figura 4.3).

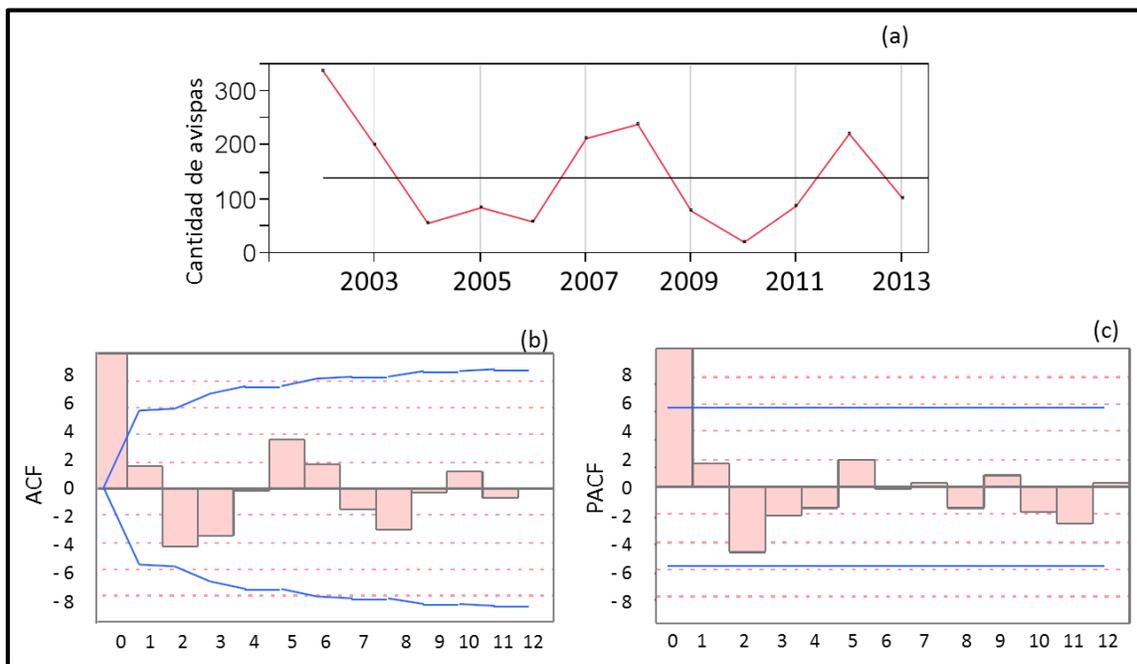


Figura 4.2: Análisis de la serie temporal. (a) Serie temporal de avispas, (b) estructura de auto-correlación y (c) estructura de correlación parcial para la cantidad de avispas por año (retardos) para todos los sitios muestreados. Las líneas azules de los gráficos de correlación representan los intervalos de confianza del 95%, siendo significativo solamente un año consigo mismo.

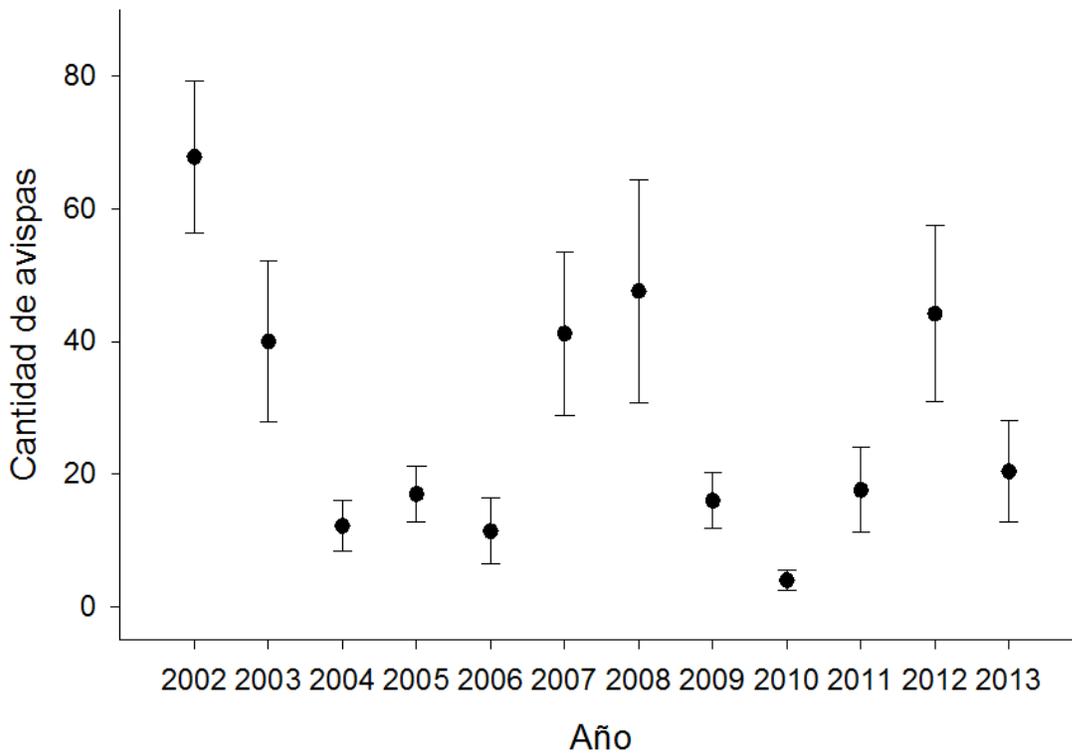


Figura 4.3: Cantidad de avispas capturadas por año en la totalidad de las trampas *Malaise* (5 sitios) colocadas en la Reserva Forestal Loma del Medio durante el período 2002 - 2013. El punto representa la media y las barras el error estándar.

Al desglosar los datos de cada uno de los años en los diferentes meses en los cuales las obreras de *Vespula* spp. están activas, se observó un patrón anual constante (figura 4.4). La colonia alcanza el máximo de su abundancia en el mes de marzo y cae posteriormente hasta que la actividad desaparece completamente a finales del mes de abril o principios de mayo (figura 4.5).

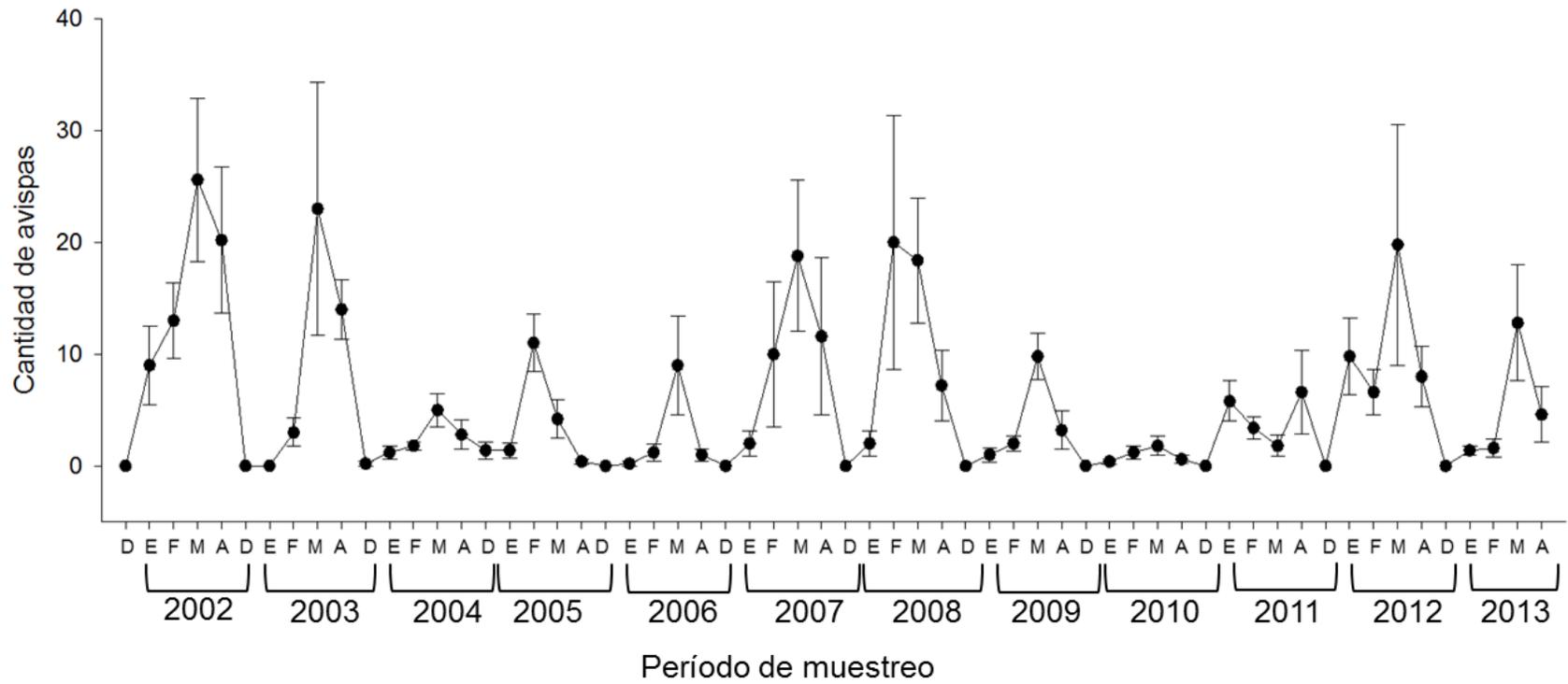


Figura 4.4: Cantidad de avispas capturadas en los 5 sitios cada uno de los meses de muestreo, para el período 2002 - 2013. El punto representa la media y las barras el error estándar.

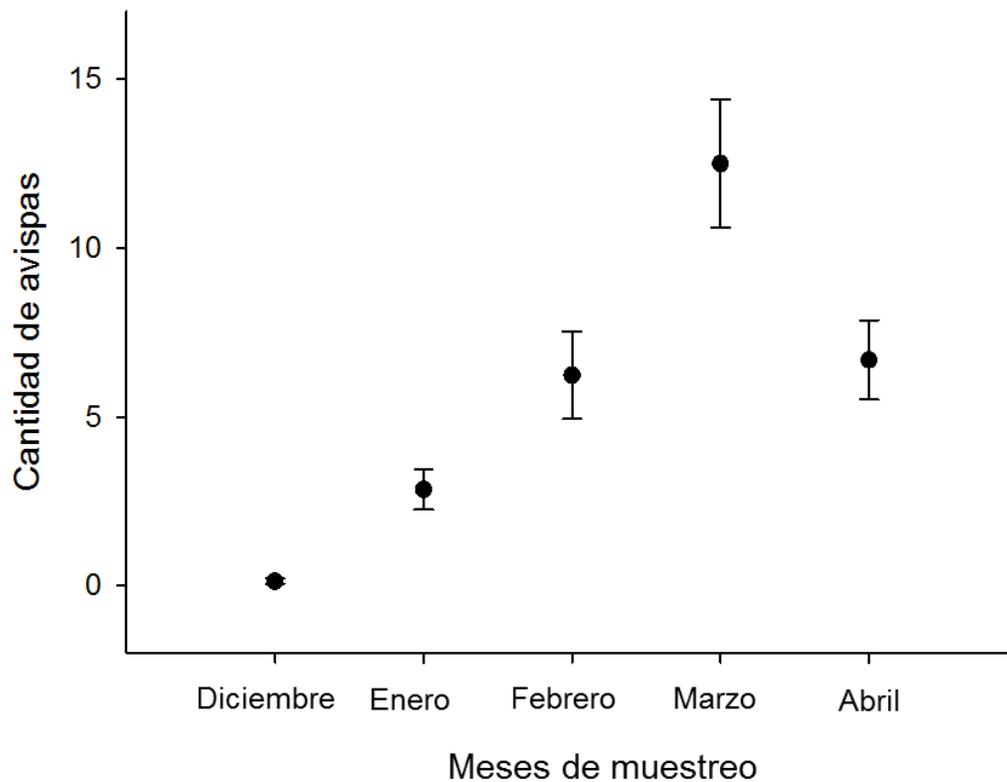


Figura 4.5: Detalle de la cantidad de avispas capturadas por mes en los 5 sitios de muestreo sumando la totalidad de años (desde el 2002 al 2013). El punto representa la media y las barras el error estándar.

Los datos colectados en este estudio sugieren que tanto la actividad anual de *Vespula* spp. como su actividad semanal se ven afectados por la presión atmosférica media registrada durante los respectivos períodos de muestreo (meses de diciembre, enero, febrero, marzo y abril para la dinámica anual, y cada semana de muestreo para la dinámica semanal). Sin embargo, la actividad semanal de las obreras se vio también afectada por la abundancia de obreras capturadas durante el mes anterior (tabla 4.3). El resto de las variables explicatorias evaluadas no fueron significativas.

Tabla 4.3: Estadísticos de los GLM para las variables con efectos significativos sobre la dinámica poblacional de *Vespula* spp. χ^2 representa al estadístico “chi cuadrado” y F al “F de Fisher” (los grados de libertad se muestran entre paréntesis).

Efectos	Estadístico	P
Dinámica anual		
Presión atmosférica media	$F_{(1,10)} = 62,33$	$< 0,05$
Dinámica semanal		
Presión atmosférica media	$\chi^2_{(1,59)} = 3,05$	$< 0,01$
Abundancia previa	$\chi^2_{(1,59)} = 11,43$	$< 0,001$

Discusión

Este trabajo es el primero en estudiar los niveles de actividad de las poblaciones de *Vespula* spp. y sus fluctuaciones durante 12 años consecutivos. Los resultados indican que la actividad anual de *Vespula* spp. no presenta ningún patrón determinado, y está principalmente influenciada por la presión atmosférica media. Por su parte, la actividad de avispas intra-anual, está además relacionada con la cantidad de individuos activos el mes anterior.

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que los niveles de actividad de *Vespula* spp. desde el año 2002 al 2013 no presentan ningún patrón determinado, ni ninguna relación con años previos. *Vespula* spp. en la Patagonia argentina presentan un ciclo de vida anual. Con la llegada del otoño, disminución de las temperaturas y cantidad de horas luz, la colonia se desintegra, sobreviviendo hasta el año próximo solo las nuevas reinas. Por lo tanto, la actividad de las obreras un determinado año está influenciada solamente por las avispas presentes ese año; la abundancia de obreras del año “t” con la del año “t+1” no presenta ninguna relación.

Respecto a las fluctuaciones intra-anales, *Vespula* spp. muestran a lo largo de los años un patrón similar. La actividad máxima es alcanzada generalmente en el mes de marzo de cada año, decayendo posteriormente hasta desaparecer completamente a fines de abril o principios

de mayo, coincidentemente con una disminución aproximada de 3 hs luz, 4°C y un significativo aumento de las precipitaciones (datos extraídos del Sistema Meteorológico Nacional). Dicho patrón es similar en todas las áreas de clima templado donde *Vespula* spp. están establecidas. Bajo estas condiciones de clima, donde la temperatura media de los meses del invierno se encuentran entre los -3 y 18°C, *Vespula* spp. presentan un ciclo de vida anual, en el cual la reina solitaria inicia la colonia entre el mes de octubre y noviembre, y comienza con la construcción del nido y postura de los primeros huevos. Con el correr del verano, la colonia va aumentando de tamaño producto de una continua producción de huevos por la reina y la colaboración, a través del forrajeo y otras actividades dentro del nido, de cientos a miles de obreras. El inicio del otoño, con la consiguiente menor cantidad de horas luz y la disminución de la temperatura, se desencadena la producción de individuos reproductivos y el fin de la colonia como tal. En climas más cálidos, donde las temperaturas en el verano y el invierno son similares, la actividad de *Vespula* spp. es continua a lo largo de todo el año, observándose lo que se conoce como “colonias hibernantes”. En dichas colonias, cada año se reemplaza la reina (o, en un reducido número de casos, pueden coexistir) pero la producción de obreras es constante durante todo el año (Ross & Matthews, 1991).

La dinámica de actividad de *Vespula* spp. está afectada principalmente por la presión atmosférica. Se sabe que variaciones en la presión atmosférica pueden alterar diferentes actividades de los insectos tales como el vuelo, la alimentación o la migración (Bergh, 1988; Anderson *et al.*, 1993). Células sensoriales ubicadas en las antenas de los insectos son las responsables de la detección de cambios en la temperatura y humedad ambiente (Chapman, 1998). Aquí no se estudiaron los mecanismos por los cuales *Vespula* spp. detectan los cambios en la presión atmosférica. Sin embargo, podemos suponer que las mismas celular sensoriales, u otras ubicadas próximas a ellas, son las encargadas de detectar los cambios en dicha variable. La presión atmosférica puede ser definida como la fuerza ejercida por el aire en cualquier punto de la atmósfera (Villodas, 2008; Barry & Chorley, 2012). La presión atmosférica estándar es igual a 1013.3 hPa, pero hay variaciones en sus niveles debido al calentamiento y enfriamiento de la atmósfera. La disminución en la presión atmosférica es un previsor de una tormenta próxima. Por lo tanto, para los insectos, es un indicador de deterioro en las condiciones ambientales, generando posiblemente una disminución en las

futuras oportunidades para poner sus huevos o un aumento del riesgo de mortalidad al migrar de un sitio a otro (Ahrens, 1993; Amat *et al.*, 2006). Las tormentas suelen ir acompañadas de un descenso de la temperatura, y un aumento del viento y precipitaciones, influyendo negativamente sobre la mayoría de las actividades de los insectos (Gillott, 2005). Algunos insectos, como diferentes especies del género de *Drosophila* spp., disminuyen un 30 % la frecuencia de apareamiento debido a un cambio de presión atmosférica (Ankney, 1984). Según los resultados de este estudio, la actividad de forrajeo que realizan las obreras de *Vespula* spp., es afectada principal y directamente por la presión atmosférica media.

La temperatura ambiental suele ser un factor importante en la actividad insectos voladores (Aukema *et al.*, 2005; Estay & Lima, 2010; Tryjanowski *et al.*, 2010). Temperaturas extremas, ya sea altas o bajas, han mostrado restringir la actividad de forrajeo en insectos sociales (Marsh, 1985; Kleinert-Giovannini & Imperatriz-Fonseca, 1986; Salman *et al.*, 1988). El efecto de la temperatura sobre la actividad de *Vespula* spp. ha sido estudiado previamente en diferentes estudios, determinando un amplio rango de temperatura en el cual las obreras realizan exitosamente esta actividad (de 6 a 35°C, Magunacelaya *et al.*, 1986; Spradbery & Maywald, 1992; Kasper *et al.*, 2008). En este estudio no se observó dependencia entre las actividad de las obreras de *Vespula* spp. con la temperatura del aire dado que las temperaturas presentes en el área de estudio durante los meses de muestreo eran próximas al rango de forrajeo de *Vespula* spp.

La actividad de *Vespula* spp. en un dado mes de su temporada de vuelo, está además relacionada con la cantidad de obreras presentes el mes anterior. El éxito de una colonia de avispas sociales depende principalmente del estado de la reina, la cual se encarga de la postura de los huevos a lo largo de toda la temporada. Por tal motivo, dado que el tiempo de desarrollo de las larvas es de entre 30 y 40 días (Martin, 1995), es esperable que la abundancia de un mes esté relacionada con el mes anterior. Cuantas más obreras estén colectando comida en el tiempo “t”, mayor será la abundancia en el tiempo “t+1”, dado que mayor ha sido la cantidad de larvas que han sido alimentadas exitosamente. Esto es factible en ambientes de invasión donde aún podría no haber sido saturada la capacidad de carga del mismo.

En insectos sociales, el número de reproductivos producidos depende del tamaño de la colonia. Por lo tanto, para incrementar el éxito reproductivo, las obreras -hembras no reproductivas- deben maximizar su esfuerzo de trabajo individual para la colonia (Cole, 1984; Lee & Winston, 1987). Dicho esfuerzo, entre varios factores, depende de las variables ambientales existentes fuera del nido. En el caso de *Vespula* spp. elevados niveles de actividad pueden corresponder a una gran cantidad de nidos con diferentes niveles poblacionales, o a un reducido número de nidos con altos niveles de población, sin ser la actividad una medida directa de la abundancia poblacional. La mayoría de los estudios previos realizados sobre esta especie invasora, se basaron en estudiar la dinámica poblacional de *Vespula* spp. utilizando generalmente el número de nidos como estimador de la abundancia de avispas (Archer, 1981; Barlow *et al.*, 2002; Estay & Lima, 2010). Sin embargo, si se desea determinar el impacto ocasionado por estas especies, es importante conocer la actividad de las obreras.

Los insectos invasores, como es el caso de *Vespula* spp., frecuentemente poseen un gran impacto sobre la comunidad invadida a través de sus diferentes actividades. Desde el punto de vista aplicado se confirma que en el NO de la Patagonia, es marzo el mes de mayor actividad de obreras. Esto permite focalizar las precauciones en las diferentes actividades económicas afectadas por estas avispas así como la planificación de las actividades al aire libre. Además de proveer información importante al conocimiento sobre las fluctuaciones y los factores que afectan las actividades de *Vespula* spp., entender como el invasor y el ambiente invadido interactúan es necesario para desarrollar y revisar planes de control y/o manejo. Este conocimiento también puede ayudar a evaluar el impacto que la especie tiene sobre la comunidad invadida y controlar la expansión geográfica de los insectos sociales invasores.

Bibliografía

- Ahrens, D. (1993). The influence of ecological factors on the Mediterranean flour moth, *Ephestia kuehniella*, and its parasite, *Nemertitis canescens*. *Journal of Animal Ecology* 5: 67-93.
- Amat, I., M. Castelo, E. Desouhant & C. Bernstein (2006). The influence of temperature and host availability on the host exploitation strategies of sexual and asexual parasitic wasps of the same species. *Oecologia* 148: 153-161.
- Anderson, R. J., M. Laurich & R. Louie (1993). Versatile pressure chamber for insect behavior studies. *Journal of Economic Entomology* 86: 1393-1398.
- Andrewartha, H. G. & L. C. Birch. (1964). The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 782.
- Ankney, P. F. (1984). A note on barometric pressure and behavior in *Drosophila pseudoobscura*. *Behavior Genetics* 14: 315-317.
- Archer, M. E. (1981). Successful and unsuccessful development of colonies of *Vespula vulgaris* (Linn.) (Hymenoptera: Vespidae). *Ecological Entomology* 6: 1-10.
- Aukema, B. H., M. K. Clayton & K. F. Raffa (2005). Modeling flight activity and population dynamics of the pine engraver, *Ips pini*, in the Great Lakes region: effects of weather and predators over short time scales. *Population Ecology* 47: 61-69.
- Barlow, N. D., J. R. Beggs & M. C. Barron (2002). Dynamics of common wasps in New Zealand beech forests: a model with density dependence and weather. *Journal of Animal Ecology* 71: 663-671.
- Barry, R. G. & R. J. Chorley. (2012). Atmosphere, weather and climate. Taylor & Francis, New York. Pp. 464.
- Bergh, J. E. (1988). Take-off activity in caged desert locusts, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera, Acrididae) in relation to meteorological disturbances. *International Journal of Biometeorology* 32: 95-102.
- Berryman, A. A. (2003). On principles, laws and theory in population ecology. *Oikos* 103: 695-701.
- Borror, D. J., C. A. Triplehorn & N. F. Johnson. (1989). An introduction to the study of insects. Saunders Collage Publishing, Florida USA. Pp. 875.

- Cole, B. J. (1984). Colony efficiency and the reproductivity effect in *Leptothorax allardycei* (Mann). *Insectes Sociaux* 31: 403-407.
- Chapman, R. F. (1998). *The insects: structure and function*. Cambridge University Press, USA. Pp. 770.
- Edwards, D. (1961). Activity of two species of *Calliphora* (Diptera) during barometric pressure changes of natural magnitude. *Canadian Journal of Zoology* 39: 623-635.
- Edwards, R. (1980). *Social wasps: their biology and control*. Rentokil: East Grinstead. Pp. 398.
- Elton, C. S. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Journal of Experimental Biology* 2: 119-163.
- Estay, S. A. & M. Lima (2010). Combined effect of ENSO and SAM on the population dynamics of the invasive yellowjacket wasp in central Chile. *Population Ecology* 52: 289-294.
- Gillott, C. (2005). *Entomology*. Springer Dordrecht, The Netherlands. Pp. 850.
- Hilário, S. D., V. L. Imperatriz-Fonseca & A. Kleinert (2000). Flight activity and colony strength in the stingless bee *Melipona bicolor bicolor* (Apidae, Meliponinae). *Revista Brasileira de Biologia* 60: 299-306.
- Kasper, M. L., A. F. Reeson, D. A. Mackay & D. A. D' Austin (2008). Environmental factors influencing daily foraging activity of *Vespula germanica* (Hymenoptera, Vespidae) in Mediterranean Australia. *Insectes Sociaux* 55: 288-295.
- Kleinert-Giovannini, A. & V. L. Imperatriz-Fonseca (1986). Flight activity and responses to climatic conditions of two subspecies of *Melipona marginata* (Apidae, Meliponinae). *Journal of Apicultural Research* 25: 3-8.
- Lee, P. C. & M. L. Winston (1987). Effects of reproductive timing and colony size on the survival, offspring colony size and drone production in the honey bee (*Apis mellifera*). *Ecological Entomology* 12: 187-195.
- Madden, J. L. (1981). Factors influencing the abundance of the European wasp (*Paravespula germanica* [F.]). *Journal of the Australian Entomological Society* 20: 59-65.
- Magunacelaya, J. C., E. Chiappa T, H. Toro G & R. Jubal S (1986). Observaciones sobre comportamiento y alimentacion de *Vespula Germanica* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae) en la zona central de Chile. *Revista Chilena de Entomologia* 14: 87-93.

- Marsh, A. C. (1985). Microclimatic factors influencing foraging patterns and success of the thermophilic desert ant, *Ocymyrmex barbiger*. *Insectes Sociaux* 32: 286-296.
- Martin, S. J. (1995). Colony development in the hornet *Vespa affinis* (Hymenoptera, Vespidae). *Japanese Journal of Entomology* 63: 861-876.
- R Development Core Team (2009). R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- Ross, K. G. & R. W. Matthews, Eds. (1991). *The social biology of wasps*. Ithaca, New York, Cornell University Press. Pp. 678.
- Royama, T. (1992). *Analytical population dynamics*. Springer. Pp. 371.
- Salman, A. G. A., M. A. Morsy & A. A. Sayed (1988). Foraging activity of the sand termite *Psammotermes hybostoma* in the New Valley, Egypt. *Journal of Arid Environments* 15: 175-177.
- Spradbery, J. P. (1973). *Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps*. University of Washington Press, Seattle. Pp. 408.
- Spradbery, J. P. & G. F. Maywald (1992). The distribution of the European or German wasp, *Vespula germanica* (F.) (Hymenoptera: Vespidae), in Australia: past, present and future. *Australian Journal of Zoology* 40: 495-510.
- Tryjanowski, P., T. Pawlikowski, K. Pawlikowski, W. Banaszak-Cibicka & T. H. Sparks (2010). Does climate influence phenological trends in social wasps (Hymenoptera: Vespinae) in Poland? *European Journal of Entomology* 107: 203-208.
- Turchin, P. (2003). *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis*. Princeton University Press, Princeton, USA. Pp. 456.
- Villodas, R. (2008). *Hidrología. Guía de estudio*, Universidad Nacional de Cuyo.
- Wehner, R., A. C. Marsh & S. Wehner (1992). Desert ants on a thermal tightrope. *Nature* 357: 586-587.
- Willink, A. (1991). Contribución a la zoogeografía de insectos argentinos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Argentina* 59: 125-147.
- Willmer, P. (1982). Microclimate and the environmental physiology of insects. *Advances in Insect Physiology* 16: 1-57.

Capítulo 5 : **Discusión general**

Las invasiones biológicas son uno de los problemas ambientales más serios de la actualidad. El incremento del comercio y el tráfico de bienes y personas de un sitio a otro del mundo provocan un aumento en el movimiento de especies exóticas. Sin embargo de estas especies, solo una pequeña fracción logra establecerse y sostener poblaciones viables capaces de generar impactos notorios en los ambientes invadidos (Liebhold & Tobin, 2008).

Vespula germanica y *V. vulgaris* son dos especies de avispas sociales que han invadido con éxito, diferentes regiones del mundo. Ambas están presentes en el Sudáfrica, Tasmania, Nueva Zelanda, América del Norte y América del Sur. Desde su establecimiento en la Argentina -en la década de los '80- estas avispas se han convertido en un problema importante para el normal desarrollo de diferentes actividades humanas, tanto productivas como recreativas y de conservación (Sackmann *et al.*, 2001; Sackmann *et al.*, 2006; Sackmann *et al.*, 2008; Masciocchi *et al.*, 2010).

Conocer la distribución geográfica y la tasa de expansión de especies exóticas invasoras es importante desde lo fundamental, para aumentar nuestros conocimientos relacionados con las invasiones biológicas, y desde lo aplicado para mejorar las estrategias de manejo e implementar correctas medidas de control y prevención. *V. germanica* está ampliamente distribuida en todo el centro y sur de la Argentina. Desde la primer detección en el país, ésta avispa incrementó dramáticamente su distribución, mostrando una expansión favorecida hacia áreas con climas fríos y secos (temperatura media anual inferior a los 10°C y un promedio anual de precipitaciones de 800 mm). En Argentina, el área invadida por *V. germanica* cubre casi la totalidad de las provincias fitogeográficas Patagónica y Sub-Antártica, y la parte sur de la provincia del Monte, permaneciendo principalmente su distribución limitada al sur de los 32°S. La tasa de expansión que *V. germanica* presenta en Argentina se ubica entre las mayores conocidas para himenópteros sociales invasores (37 km año⁻¹); a su vez este ritmo de avance es similar al desarrollado por esta misma especie en

otros países donde ha invadido, destacando el fuerte potencial de invasión que esta avispa posee. Nuestros resultados sugieren que el transporte mediado por humanos de reinas hibernantes es probablemente el principal componente de la expansión geográfica de esta avispa en la Argentina (Masciocchi & Corley, 2013).

Poco es lo que se sabe de *V. vulgaris* en Argentina. La primer detección de una obrera de esta especie fue en el año 2010 en cercanías de la ciudad de San Carlos de Bariloche (durante el transcurso de esta tesis, Masciocchi *et al.*, 2010). Resultados preliminares indican que la misma está establecida en la ciudad de Bariloche y alrededores, pero hasta la fecha no se ha determinado su distribución geográfica. De acuerdo a su historia de invasión en otras áreas donde se ha establecido exitosamente, esta especie tendría la capacidad de desplazar a *V. germánica* debido a su superior habilidad competitiva en sitios donde el recurso alimenticio es escaso (Pereira *et al.* datos sin publ.). Resultados similares se observaron en Nueva Zelanda donde *V. vulgaris* logró desplazar a *V. germanica* del bosque de *Nothofagus* spp. (Harris *et al.*, 1991).

En insectos sociales, como es el caso de *V. germánica* y *V. vulgaris*, las reinas son las que poseen la habilidad de dispersar a las poblaciones. Por ello, conocer la capacidad propia de vuelo (vuelo potencial) de sus reinas y cuando expresan dicha conducta, es útil para comprender la distribución geográfica de la especie. Las diferencias encontradas en la distancia y la velocidad de vuelo, dependiendo de si las reinas han atravesado o no la hibernación, sugiere que la mayor contribución a la expansión geográfica local -coalescencia de nodos de expansión- de las poblaciones, la realizan las reinas que apenas abandonan el nido (pre-hibernantes) mientras que las reinas que han atravesado la hibernación realizan vuelos más cortos. Esto podría estar evidenciando una estrategia seleccionada para evitar apareamientos con zánganos genéticamente próximos, soportando una hipótesis previa que sugiere que las reinas de *Vespula* spp. se aparean fuera del nido con machos no relacionados (Ross & Matthews, 1991; Goodisman *et al.*, 2002). Sin embargo no podemos descartar que se deba a una diferencia en la asignación de recursos previo y posterior a la hibernación, donde la demanda energética es diferente.

Las especies de *Vespula* spp. son plagas peri-urbanas en todo su rango de invasión. Esto es en parte, consecuencia del crecimiento poblacional (mayor número de nidos cada año) observado en los nuevos hábitats, explicado parcialmente por el carácter benigno del ambiente receptor (i.e.: buen acople climático, menor resistencia ofrecida por competidores y enemigos naturales, etc.). Sin embargo, el verdadero impacto que poseen las especies invasoras sociales sobre la comunidad invadida está determinado por su actividad (número de obreras). Esto se debe a que son las obreras quienes ejecutan las diferentes tareas que se desarrollan dentro y fuera del nido, y porque su número en un dado sitio no depende solo del número de nidos sino del tamaño de los mismos. Recordemos que para *Vespula* spp. un nido, en el pico de desarrollo, puede albergar entre 3000 y 5000 obreras (Willink, 1991).

En este contexto, para comprender y predecir el impacto de *Vespula* spp. es fundamental focalizar tanto en los moduladores de su crecimiento poblacional como en los de su actividad. Los resultados del análisis de la dinámica anual de actividad de *Vespula* spp. hallados en este estudio, no mostraron la existencia de ningún patrón determinado, estando la misma principalmente influenciada por la presión atmosférica media; por su parte, el patrón desarrollado año tras año fue similar, y encontramos una relación entre la cantidad de individuos activos un determinado mes con el mes anterior.

La disminución en la presión atmosférica podría, para los insectos, ser un indicador de un deterioro de las condiciones ambientales (Bergh, 1988; Anderson *et al.*, 1993). La capacidad de *Vespula* spp. de percibir modificaciones de la presión atmosférica para pronosticar cambios en las condiciones climáticas, podría contribuir a minimizar el riesgo de mortalidad y maximizar el forrajeo (sus presas tampoco están disponible con tormentas). Por su parte, la relación hallada intra-anualmente con la cantidad de obreras presentes el mes anterior es producto del desarrollo de las larvas dentro del nido (30 - 40 días). Por consiguiente conocer los niveles de actividad durante los primeros meses del verano (enero, febrero) podría ser un estimativo de la abundancia de obreras en el mes de marzo cuando alcanzan el pico máximo de su abundancia.

Diferentes métodos de control han sido implementados para controlar las poblaciones de *Vespula* spp. a nivel mundial. De todos los métodos desarrollados, el control químico mediante cebos tóxicos, ha sido el más eficiente (Sackmann *et al.*, 2001). La utilización de cebos tóxicos, elimina la necesidad de localizar los nidos, y logra eliminarlos completamente. Sin embargo, otras tácticas han sido también utilizadas. Trampas utilizando carbohidratos naturales o sintéticos como atrayentes, el control manual de los nidos y el control biológico con el parasitoide *Sphexophaga vesparum vesparum* (Curtis) (Himenóptera: Ichneumonidae) han sido implementadas con resultados variables.

En Argentina, el control de *V. germanica* ha sido escasamente implementado, registrándose en la Patagonia solo acciones a una escala predial, sin declararse ningún plan específico para el manejo local o regional de esta plaga. Las acciones han sido implementadas por los pobladores con diferentes métodos y, en general, sin una coordinación espacio-temporal. A pesar de registrarse resultados satisfactorios en términos de reducción de la actividad de obreras en sitios determinados (Sackmann *et al.*, 2001; Sackmann & Corley, 2007), estas acciones no han logrado efectos de significancia sobre el control de la invasión. En parte, estos resultados reflejan la notable capacidad invasora de esta especie, que ha ocupado el territorio con una de las mayores tasas observadas para insectos no nativos en Sudamérica (Masciocchi & Corley, 2013).

La hipótesis central con la que inicié esta tesis era que debido a la alta variación ambiental abarcada por ésta especie, características intrínsecas de *V. germanica*, como por ejemplo su capacidad potencial de vuelo, serían determinantes de su proceso de dispersión geográfica, siendo las condiciones ambientales moduladores leves de dicho proceso. Luego de haber realizado este estudio, como conclusión final del mismo, sugiero fuertemente que no es la capacidad propia de las reinas lo que determina la expansión geográfica observada para *Vespula* spp. en Argentina. Diferentes actividades antrópicas que implican el transporte de reinas hibernantes, son el principal promotor de la expansión geográfica de *V. germanica* en la Patagonia y posiblemente también en otras áreas de invasión. No obstante, este diagrama posiblemente esté reflejando un patrón de expansión de tipo *estratificado*, muy frecuente en

insectos invasores (Suarez *et al.*, 2001; Johnson *et al.*, 2006). El movimiento mediado por humanos de reinas (principalmente hibernantes durante los meses de invierno), explicaría los saltos de larga distancia, mientras que la coalescencia de nodos de invasión y establecimiento, dispersiones a cortas distancias, puede explicarse por el movimiento propio de las reinas especialmente previo a la hibernación (otoño, imagen 5.1).

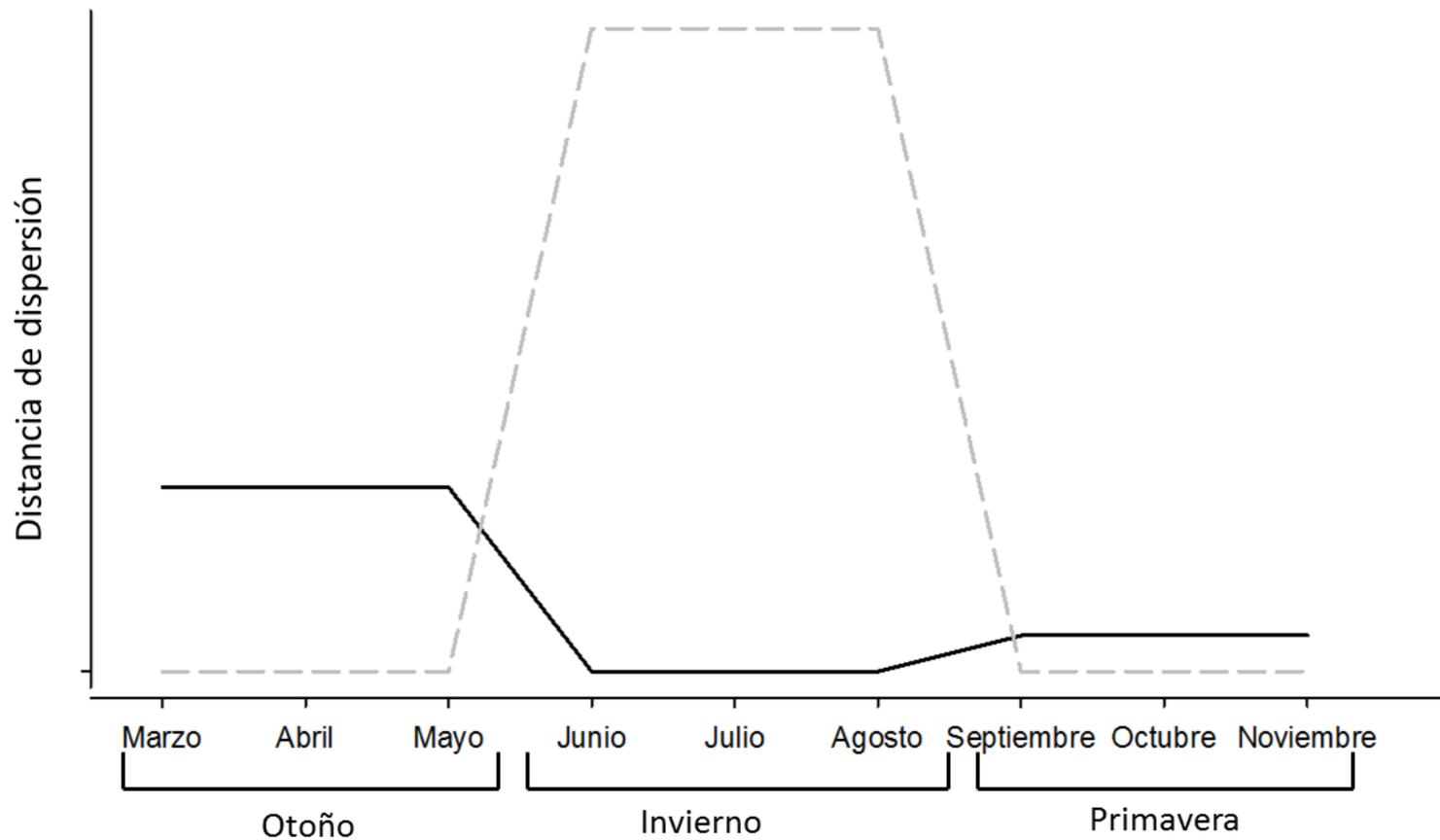


Imagen 5.1: Distancia de dispersión mostrada por las reinas de *Vespula* spp. durante su ciclo de actividad. La línea negra continua indica la dispersión propia de las reinas, y la línea gris punteada la dispersión mediada por las actividades antrópicas. Ambas escalas se encuentran en proporción. Éste proceso estaría mostrando un patrón estratificado de dispersión. La dispersión de mayor magnitud realizada por las reinas ocurre durante los meses del otoño, posterior a la salida del nido parental, cuando se fecundan y buscan un sitio para hibernar; sin embargo, en la primavera las reinas salen de la hibernación en busca de un sitio donde establecer su nueva colonia dispersándose algunos cientos de metros. La dispersión mediada por las diferentes actividades antrópicas ocurre principalmente durante los meses del invierno cuando las reinas están hibernando.

Vespula germanica ha sido altamente exitosa en la invasión de nuevos territorios, aún bajo condiciones ambientales severas y contrastantes (Beggs *et al.*, 2011). Desde el punto de vista fundamental, el éxito de esta especie refleja la gran plasticidad ecológica y demográfica que ha desarrollado. Desde el punto de vista aplicado, la amplia distribución que esta especie ha alcanzado resalta que la detección de la misma es compleja, en particular durante las fases iniciales de la invasión. En este contexto, el conocimiento de la biología de las especies invasoras es clave para determinar el tipo, intensidad y secuencia de las acciones (Liebhold & Tobin, 2008).

El conocimiento de la historia de invasión y de las características ecológicas y conductuales propias de las especies invasoras, son ejemplos de factores que en su conjunto afectan las capacidades de manejo de las especies invasoras. Deseo intensamente que esta información pueda resultar relevante para prevenir futuras expansiones de esta especie, y desarrollar estrategias de control y manejo adecuadas. El estudio del proceso de invasión de *Vespula* spp. permitió comprender mejor los factores que afectan el proceso de invasión de una especie exótica en la Patagonia.

Bibliografía

- Beggs, J. R., E. G. Brockerhoff, J. C. Corley, M. Kenis, M. Masciocchi, M. Frank, R. Quentin & C. Villemant (2011). Ecological effects and management of invasive alien Vespidae. *BioControl* **56**: 505-526.
- Goodisman, M. A. D., R. W. Matthews & R. H. Crozier (2002). Mating and reproduction in the wasp *Vespula germanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51**: 497-502.
- Harris, R. J., C. D. Thomas & H. Moller (1991). The influence of habitat use and foraging on the replacement of one introduced wasp species by another in New Zealand. *Ecological Entomology* **16**: 441 - 448.
- Johnson, D. M., A. M. Liebhold, P. C. Tobin & O. N. Bjernstad (2006). Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth. *Nature* **444**: 361-363.
- Liebhold, A. M. & P. C. Tobin (2008). Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology* **53**: 387-408.
- Masciocchi, M., J. R. Beggs, J. M. Carpenter & J. C. Corley (2010). Primer registro de *Vespula vulgaris* (Himenóptera: Vespidae) en la Argentina. *Revista Sociedad Entomológica Argentina* **69**: 267-270.
- Masciocchi, M. & J. C. Corley (2013). Distribution, dispersal and spread of the invasive social wasp (*Vespula germanica*) in Argentina. *Austral Ecology* **38**: 162-168.
- Ross, K. G. & R. W. Matthews, Eds. (1991). *The social biology of wasps*. Ithaca, New York, Cornell University Press. Pp. 678.
- Sackmann, P., M. Rabinovich & J. C. Corley (2001). Successful removal of German yellowjackets (Hymenoptera: Vespidae) by toxic baiting. *Journal of Economic Entomology* **94**: 811-816.
- Sackmann, P., A. Ruggiero, M. Kun & A. G. Farji-Brener (2006). Efficiency of a rapid assessment of the diversity of ground beetles and ants, in natural and disturbed habitats of the Nahuel Huapi region (NW Patagonia, Argentina). *Biodiversity & Conservation* **15**: 2061-2084.
- Sackmann, P. & J. C. Corley (2007). Control of *Vespula germanica* (Hymenoptera, Vespidae) populations using toxic baits: bait attractiveness and pesticide efficacy. *Journal of Applied Entomology* **131**: 630 - 636.

- Sackmann, P., A. G. Farji-Brener & J. C. Corley (2008). The impact of an exotic social wasp (*Vespula germanica*) on the native arthropod community of north-west Patagonia, Argentina: an experimental study. *Ecological Entomology* **33**: 213-224.
- Suarez, A. V., D. A. Holway & T. J. Case (2001). Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academic of Sciences of the United States of America* **98**: 1095-1100.
- Willink, A. (1991). Contribución a la zoogeografía de insectos argentinos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Argentina* **59**: 125–147.

Anexo

Diferencias externas entre obreras de *V. vulgaris* y *V. germanica*

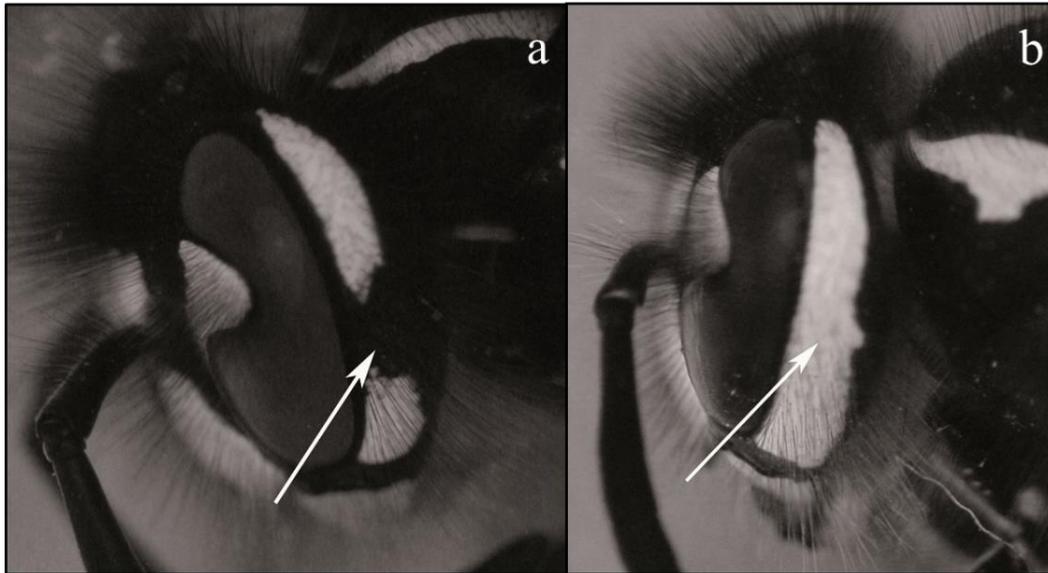


Imagen a y b: *V. vulgaris* presenta una marca negra detrás de los ojos hacia el lado de la cabeza, que está ausente en *V. germanica*.

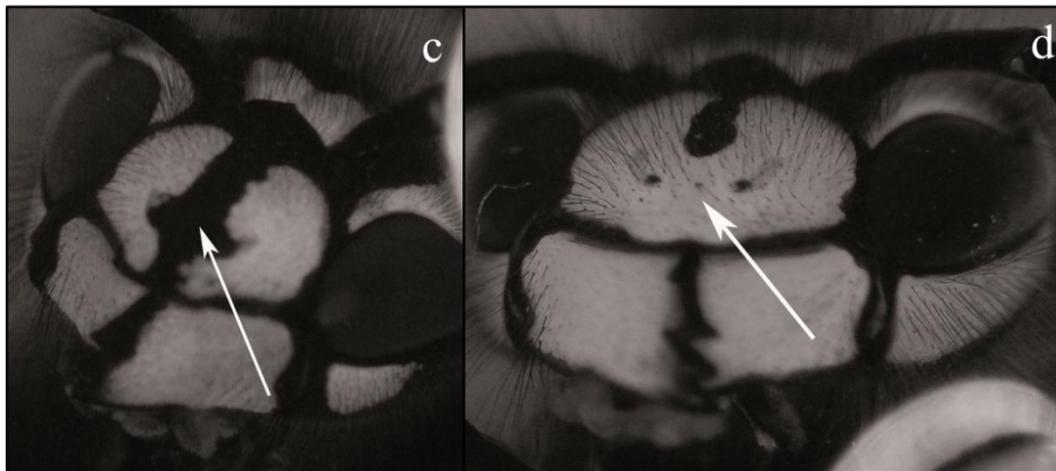


Imagen c y d: *V. vulgaris* presenta una mancha con forma de ancla negra en la cara, que está ausente en *V. germanica*.

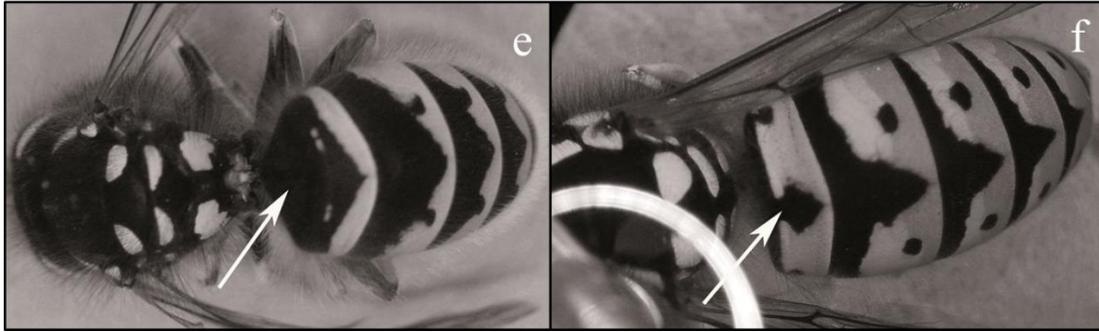


Imagen e y f: *V. vulgaris* presenta una mancha negra basalmente ancha en el primer segmento del abdomen a diferencia de *V. germanica* que la presenta en forma de flecha.



Imagen g, h, i: *V. vulgaris* presenta nidos de color marrón a diferencia de *V. germanica* que presenta nidos de color gris. (g y h) muestra el exterior de los nidos, (i) muestra el interior de

los mismos, correspondiendo el de la izquierda a *V. vulgaris* y el de la derecha a *V. germanica*.

Publicaciones realizadas durante el transcurso del doctorado

Villacide, J. M., **Masciocchi, M.** & Corley, J. C. 2013. Avispas exóticas en la Patagonia: la importancia de la ecología de invasiones en el manejo de plagas. *Ecología Austral*. Enviado.

Pereira, A. J., **Masciocchi, M.**, Bruzzone, O. & Corley, J. C. 2013. Field preferences of the social wasp *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) for protein-rich baits. *Journal of Insect Behavior* 26: 730-739.

Masciocchi, M., Pereira, A. J., Lantschner, M. V. & Corley, J. C. 2013. Of volcanoes and insects: the impact of the Puyehue–Cordon Caulle ash fall on populations of invasive social wasps, *Vespula* spp. *Ecological Research* 28(2): 199-205.

Masciocchi, M. & Corley, J. C. 2013. Distribution, dispersal and spread of invasive social wasp (*Vespula germanica*) in Argentina. *Austral Ecology*, 38, 162-168.

*Beggs, J. R., Brockerhoff, E. G., Corley, J. C., Kenis, M., **Masciocchi, M.**, Muller, F., Rome, Q. & Villemant, C. 2011. Ecological effects and management of invasive Vespidae. *Biocontrol*, 56: 505-526. *orden alfabético.

Masciocchi, M., Beggs, J., Carpenter, J. M. & Corley, J. 2010. Primer registro de *Vespula vulgaris* (Hymenoptera: Vespidae) en la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 69 (3-4): 267-270.

Sackmann, P.; Corley, J. C.; **Masciocchi, M.**; Novas, G. 2009. Effects of the bittering agent denatonium benzoate on the success of toxic baiting of pestiferous German wasp (*Vespula germanica*). *International Journal of Pest Management*, 56(1): 69-74.

Trabajo de respaldo

Distribution, dispersal and spread of invasive social wasp (Vespula germanica) in Argentina.

Masciocchi, Maité & Corley, Juan Carlos, 2013. Austral Ecology, 38, 162-168.

Lic. Maité Masciocchi

Dr. Juan Corley