



Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche

INVASIÓN SOBRE INVASIÓN

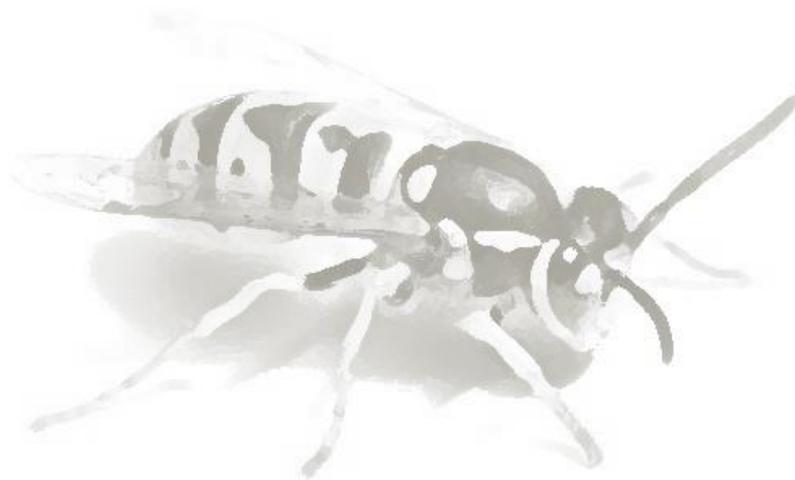
**Efectos de la presencia de la avispa *Vespula germanica*
sobre el proceso de invasión de *Vespula vulgaris* en el
NO de la Patagonia**

Trabajo de tesis para optar al Título de Doctora en Biología

Lic. en Ciencias Biológicas ANA JULIA PEREIRA

Director: **Dr. Juan Corley**

Codirectora: **Dra. Gabriela Pirk**



2016 |

Las invasiones biológicas son propuestas como una de las causas más importantes de pérdida de biodiversidad. A pesar de que los impactos de las especies invasoras suelen ser conocidos, aún queda mucho por estudiar sobre los mecanismos que favorecen o limitan las invasiones. Una de las hipótesis que explica las fallas en el establecimiento, es la de resistencia biótica, que postula que la fuerte interacción con especies de la comunidad invadida (competidores, patógenos o predadores) limitan el establecimiento y expansión de muchas especies introducidas. El mecanismo de competencia se basa en que mientras mayor sea el número de especies nativas en el área a invadir, mayor será el número de nichos ecológicos ocupados y, por lo tanto, es menor la probabilidad de que nuevas especies hallen nichos libres. Si existe superposición de nichos, el éxito dependerá de las interacciones interespecíficas que pueden conducir desde la falla en el establecimiento, el ralentamiento de la expansión hasta la exclusión competitiva de la introducida.

En la Patagonia andina, se registra un proceso de invasión particular, donde una especie de avispa social, *Vespula vulgaris*, fue detectada recientemente en el área donde otra especie de características ecológicas y comportamentales similares, *V. germanica*, se encuentra establecida. El objetivo general de esta tesis es estudiar cómo la presencia de una especie invasora establecida, a través de la ocupación de nicho, puede influir sobre el proceso de invasión de otra especie cogenérica.

Vespula spp. son un modelo emblemático de insectos sociales invasores, ya que son plagas importantes en la mayoría de los países que han invadido, con reconocidos impactos ambientales y sanitarios. La reciente detección de *V. vulgaris* abre un abanico de interrogantes respecto al futuro de esta especie, en términos de éxito y expansión, así como sobre el de *V. germanica*. También, la presencia de *V. vulgaris*, tiene implicancias prácticas en términos de control de sus poblaciones. La invasión secuencial reciente ofrece una oportunidad única para estudiar la interacción entre estas dos avispas en una fase temprana del proceso de invasión de *V. vulgaris*. Dadas las similitudes, la hipótesis de trabajo es que la presencia de *V. germanica*, previa al arribo de *V. vulgaris*, agregaría a la posible resistencia biótica, afectando el proceso de invasión de esta última.

El primer objetivo fue estimar la abundancia de *V. vulgaris*, en ambientes de bosque y matorral, y su relación con las poblaciones de *V. germanica*. En 12 sitios de 1 hectárea se calculó la cantidad de nidos/hectárea por especie. Los resultados muestran que *V. vulgaris* es 1,3 veces más abundante que *V. germanica* y que esta diferencia no depende del ambiente. Los datos sugieren que la abundancia de nidos de ambas especies es mayor cuando están solas que cuando coexisten. Esta tendencia, y la diferencias en sus abundancias, podría deberse a interacciones negativas entre estas especies. Sin embargo, la mayor densidad de nidos de *V. vulgaris* sugiere un exitoso establecimiento no obstaculizado por la presencia de *V. germanica*.

La invasión de *V. vulgaris* y los resultados de la interacción entre ambas especies puede verse afectada negativamente si ambas explotan recursos similares. Por lo tanto, el segundo objetivo fue comparar las dietas de las dos especies, su composición y tamaño y peso de las presas. Además, mediante el desarrollo de modelos matemáticos determinísticos sencillos, estudiamos la resultante de invasión en términos de coexistencia futura. Los resultados muestran que la composición de la dieta de ambas especies es muy similar, aunque existen diferencias en el largo y el peso de las presas, siendo *V. germanica* la que acarrea presas 3,3 veces más pesadas y 1,6 veces más largas que *V. vulgaris*. Los modelos predicen que la interacción a largo plazo entre estas especies resultaría en un equilibrio estable con coexistencia.

Una de las características que sobresale en *Vespula* spp, es su complejo comportamiento de forrajeo, lo que podría afectar el éxito de invasión. Dado que ambas buscan alimentos similares, el tercer objetivo fue evaluar las interacciones de ambas durante el forrajeo. Para esto, se realizaron pruebas de elección donde la presencia de *V. germanica* y *V. vulgaris* fue simulada y se observó el comportamiento de las forrajeras (evitación, atracción o neutralidad). *V. germanica* y *V. vulgaris* presentan respuestas asimétricas a cebos con claves visuales y olfativas que simulan la presencia de su cogenérica. *V. germanica* evita los cebos con claves de *V. vulgaris* la cual no muestra preferencia entre cebos con o sin claves de *V. germanica*. Esto sugiere que la presencia de *V. germanica* no interfiere con el forrajeo de la nueva invasora, *V. vulgaris*.

Por último, en invasiones que se suceden, las variables tiempo transcurrido entre los eventos de arribo y la secuencia en la que ocurren, pueden afectar la resultante del proceso de invasión. En este contexto, el proceso de invasión de *V. vulgaris*, puede verse afectado por la ventaja que tendría *V. germanica* al invadir primero, ya que sus poblaciones se encuentran establecidas y dispersas por el territorio. El cuarto objetivo fue evaluar el establecimiento de *V. vulgaris* en nuevos sitios, donde ambas llegan al mismo tiempo. Se utilizó el efecto de defaunación producido por la ceniza generada por el complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle en el 2011 sobre las poblaciones de *Vespula* spp. Este evento anula el efecto de la secuencia de invasión. Mediante trampas de captura colocadas en sitios afectados por ceniza volcánica durante tres años observamos que las abundancias de *V. vulgaris* y *V. germanica* no dependen de la presencia de su cogenérica.

Los resultados de estos estudios indican que *V. germanica* no afecta negativamente el proceso de invasión de *V. vulgaris*, sugiriendo la ausencia de resistencia biótica provocada por *V. germanica* durante el establecimiento y expansión de *V. vulgaris*. Este trabajo sugiere que, si bien son especies potencialmente competidoras, *V. germanica* y *V. vulgaris* coexisten en el NO de la Patagonia. La información generada permitirá establecer bases especie-específicas para el control de ambas plagas.

Biological invasions are proposed as one of the most important causes of diversity loss. Although the impacts of invasive species are often known, there's still much to study regarding the mechanisms that favour or limit invasions. One of the hypothesis that explains fails in the settlement, is the biotic resistance hypothesis, which postulates that strong interactions with species of the invaded community (competitors, pathogens or predators) limits the establishment and expansion of many introduced species. The mechanism of competence is based on the notion that when there are more native species in the area to invade, grater would be the number of ecological niches that would be occupied and therefore, lesser the probability that new species find available niches to settle. If there is niche overlap, success will depend on the interspecific interactions that may lead to the settlement fail, slow down the expansion or even to the competitive exclusion of the invader.

In the Andean Patagonia, a particular process of invasion is registered, where a species of social wasp (*Vespula vulgaris*) was detected recently in the area where another species of similar features (*V. germanica*) is established. The general goal of this thesis is to study how the presence of an established invader species may, through niche occupation, influence over the invasion process of another co-generic species.

Vespula spp. are an emblematic model of invader social insects, because they are important plagues in most of the countries they invaded, with documented environmental and sanitary impacts. The recent detection of *V. vulgaris* opens a variety of questions regarding the future of this species in terms of success and expansion, as well as over *V. germanica*'s fate. Also, the presence of *V. vulgaris* has practical implications in terms of the control of their populations. This recent sequential invasion offers a unique opportunity to study the interaction of these two wasps in an early stage of the invasion process of *V. vulgaris*. Given the similarities, the general hypothesis is that the presence of *V. germanica*, prior to the arrival of *V. vulgaris*, adds a possible biotic resistance, affecting the later invasion process.

The first goal was to estimate the abundance of *V. vulgaris* in forests and scrublands habitat, and the relationship with *V. germanica* populations. In twelve sites of one hectare each the number of nest/ha was calculated for both species. The results show that *V. vulgaris* is 1.3 times more abundant than *V. germanica* and this difference is not related to the environment. The data suggests that the nest abundance of both species is higher when they are alone than when they coexist. This trend, and the unequal abundance relation, may be due to negative interactions between this species. However, the grater nest density of *V. vulgaris* suggests a successful establishment not hampered by *V. germanica*'s presence.

The invasion of *V. vulgaris* and the results of the interaction between species can be negatively affected if both exploit similar resources. Thus, the second

goal was to compare the diet composition of the two species, the size and weight of their preys. Furthermore, through the implementation of simple deterministic models, we study the subsequent invasion in terms of future coexistence. The results show that the diet composition of both species is very similar, although there are differences in the length and weight of the selected preys, *V. germanica* can carry preys 3.3 times heavier and 1.6 times longer than *V. vulgaris*. Models predict that the long term interaction between these species will result in a stable equilibrium with coexistence.

One of the outstanding characteristics of *Vespula* spp is their complex foraging behaviour, which could affect the invasion success. Given that both species seek similar food items, the third goal was to assess the interaction during forage. For this purpose, we applied preference tests where the presence of *V. germanica* and *V. vulgaris* was simulated and the foraging behaviour of the other species was recorded (avoidance, attraction or neutrality). The species presented asymmetric responses to baits with visual cues and olfactory cues that simulate the presence of their co-generic. *V. germanica* avoided baits with *V. vulgaris* cues, which shows no preference between baits with or without cues of *V. germanica*. This suggests that the presence of *V. germanica* does not interfere with the foraging of the new invader, *V. vulgaris*.

Finally, in sequential invasions, the variables time elapsed between arrival events and the order in which they occur, may affect the outcome of the invasion process. In this context, the invasion process of *V. vulgaris*, may be affected by the advantage that *V. germanica* would have being the first invader, as their populations are established and dispersed through the territory. The fourth goal was to evaluate the establishment of *V. vulgaris* in new sites, where both arrive at the same time. We used the defaunation effect produced by the volcanic complex Puyehue-Cordón Caulle in 2011 over the populations of *Vespula* spp. This event overrides the effect of the sequence of invasion. Through capture traps at sites affected by volcano ash fall over three years we observed that the abundances of *V. vulgaris* and *V. germanica* are independent of each other.

The results of this study indicate that *V. germanica* do not affect negatively the process of invasion of *V. vulgaris*, suggesting the absence of biotic resistance caused by *V. germanica* during the establishment and spread of *V. vulgaris*. This suggests that, while the species are potential competitors *V. germanica* and *V. vulgaris* will coexist in Northwestern Patagonia. The generated information would allow establishing the basis for specie-specific control of both plagues.

AGRADECIMIENTOS

Es difícil entender la importancia de los agradecimientos de una tesis doctoral hasta que no se ha terminado. En ese momento te das cuenta de cuánto tienes que agradecer a tanta gente.

Juan Corley, por sus invaluable aportes a este trabajo, por la confianza que depositó en mí y, sobretodo, gracias porque tu interés siempre fue más allá de lo académico.

Gabi Pirk, por su comprometido acompañamiento, sus contribuciones han sido de vital importancia.

Lucas Garibaldi, Fernando Momo, Andrea Lavalle y Fernanda Menni, por su ayuda desinteresada en el análisis de los datos.

Santi Aisen, por su especial trabajo taxonómico, por ayudarme a identificar todas las muestras

Alhue Bay Gavuzzo, amiga y compañera, por su valiosísima ayuda en toda esta tesis.

INTA Bariloche, por darme un espacio, por confiar en mis ideas y, especialmente, a los integrantes del GEPI, Déborah Fischbein, Maité Masciocchi, Jose Villacide, Andrés Martínez, Vicky Lantschner y Romina Dimarco, que fueron grandes compañeros.

Mai Masciocchi, porque juntas hicimos un buen equipo, por enseñarme, por guiarme, por acompañarme en los largos días de muestreo.

INTA EEA Alto Valle, por recibirme. Especialmente a mis compañeros del INTA AER Cipolletti, por dejarme ser parte de su equipo.

Imposible no agradecer a Alexandra Elbakyan, por su altruista ayuda, por desafiar al monopolio editorial para permitir que estudiantes, investigadores y personas del mundo científico puedan acceder al conocimiento.

Mi familia, Juan, Sonia y Euge, por tanto amor, por el apoyo incondicional, en lo emocional y lo académico. Han compartido conmigo todo este proceso.

Fede, por su inmenso acompañamiento, por darme seguridad, confianza y entusiasmo, animándome siempre a continuar.

Amigos y amigas, por su enorme paciencia, por entender cada encuentro suspendido por la tesis, por alentarme en todo momento. A los amigos bariloichenses que me hospedaron con mucho amor, Alhu, Guada, Gabi y Santi.

A los jurados, Carolina Morales, Walter Farina y Alejandro Farji-Brener, quienes, a partir de su comprometida y profunda revisión, mejoraron notablemente este trabajo.

Universidad Nacional del Comahue, por darme la oportunidad de formarme, en la Licenciatura y en el Doctorado, con docentes de alto nivel. Por brindarnos educación libre y gratuita.

Finalmente, sin el financiamiento de CONICET este trabajo no habría sido posible.

Gracias a todos y todas!



“ CAMINANDO EN LÍNEA RECTA

NO PUEDE UNO LLEGAR MUY LEJOS ”

ANTOINE DE SAINT - EXUPÉRY

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
AGRADECIMIENTOS	5
INDICE	8
CAPÍTULO 1. Invasiones Biológicas	
Introducción general	9
Biología de <i>V. germanica</i> y <i>V. vulgaris</i>	17
Área de estudio.....	21
Objetivos y estructura general de la tesis	23
CAPÍTULO 2. Relaciones de abundancia entre <i>Vespula germanica</i> y <i>Vespula vulgaris</i>.	
Introducción	27
Métodos	31
Resultados.....	34
Discusión	37
CAPÍTULO 3. Exploración de interacciones competitivas entre <i>Vespula germanica</i> y <i>Vespula vulgaris</i>.	
Introducción	41
Métodos	46
Resultados.....	54
Discusión	62
CAPÍTULO 4. Interacción comportamental entre <i>Vespula germanica</i> y <i>Vespula vulgaris</i> durante el forrajeo	
Introducción	68
Métodos	70
Resultados.....	74
Discusión	75
CAPÍTULO 5. Patrón de recolonización de <i>Vespula germanica</i> y <i>Vespula vulgaris</i> en sitios defaunados naturalmente	
Introducción	80
Métodos	83
Resultados.....	88
Discusión	95
CAPÍTULO 6. Coexistencia	
Discusión general	100
BIBLIOGRAFÍA	108
ANEXO.....	124
TRABAJO DE RESPALDO	127

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las invasiones biológicas son uno de los problemas ambientales más serios con los que nos enfrentamos en la actualidad. Las especies invasoras impactan sobre las especies nativas, así como sobre las comunidades y los ecosistemas a nivel mundial. La principal consecuencia de las invasiones biológicas, es la disminución de la diversidad y la consecuente alteración de sus servicios ecosistémicos (Mack et al. 2000, Vila et al. 2011, Pyšek et al. 2012). En la naturaleza, los ejemplos de especies invasoras abundan y abarcan numerosos grupos taxonómicos. Los ejemplos de especies no nativas establecidas en nuevas regiones abundan y abarcan todas las regiones biogeográficas y numerosos grupos taxonómicos. Bien conocidos son las especies del género *Rattus* (Dickman 1996), el gato doméstico *Felis catus* (Dickman 1996), la serpiente marrón *Boiga irregularis* en la isla de Guam (Gurevitch y Padilla 2004), el pez mosquito *Gambusia affinis* (Colautti y MacIsaac 2004). En las plantas, las invasiones biológicas se ilustran bien con especies como *Silene latifolia* en Norte América (Blair y Wolfe 2004), *Psidium cattleianum* en las selvas de Madagascar (Gurevitch y Padilla 2004) o la rosa mosqueta, *Rosa rubiginosa*, en Argentina (De Pietri 1992). Es una consecuencia inevitable del movimiento creciente de bienes y personas entre regiones y continentes que la cantidad de invasiones biológicas aumente de modo notable (Lockwood et al. 2007).

Sin embargo, no todas las especies exóticas que se transportan fuera de su rango nativo se convierten en invasoras. Esto es en parte, porque la invasión no es un evento sino un proceso secuencial que consta de tres etapas, las cuales debe atravesar una especie exótica para ser considerada una invasora exitosa (Figura 1.1; Lockwood et al. 2007, Liebhold y Tobin 2008). El *arribo*, la etapa inicial del proceso en la cual individuos son transportados fuera de su

rango de distribución nativa hacia nuevas áreas, se encuentra determinado principalmente por el traslado antrópico de propágulos (e.g., semillas, esporas, huevos, larvas o reproductivos en latencia). Una vez arribadas, le sigue la etapa de *establecimiento*, una etapa crítica en el proceso de invasión, dado que las poblaciones son típicamente pequeñas y deben lograr incrementar sus tamaños, sin necesidad de nuevas introducciones, hasta niveles tales que minimicen los riesgos de extinción local. Por último, la *expansión*, es la fase del proceso de invasión en la cual las poblaciones se dispersan, es decir, incrementan su rango de ocupación geográfica en el área de invasión. Una especie se considera invasora cuando ha logrado atravesar las tres etapas y, aumentando su distribución geográfica y abundancia, por lo general, genera algún tipo de daño ecológico o económico (Simberloff et al. 2013).

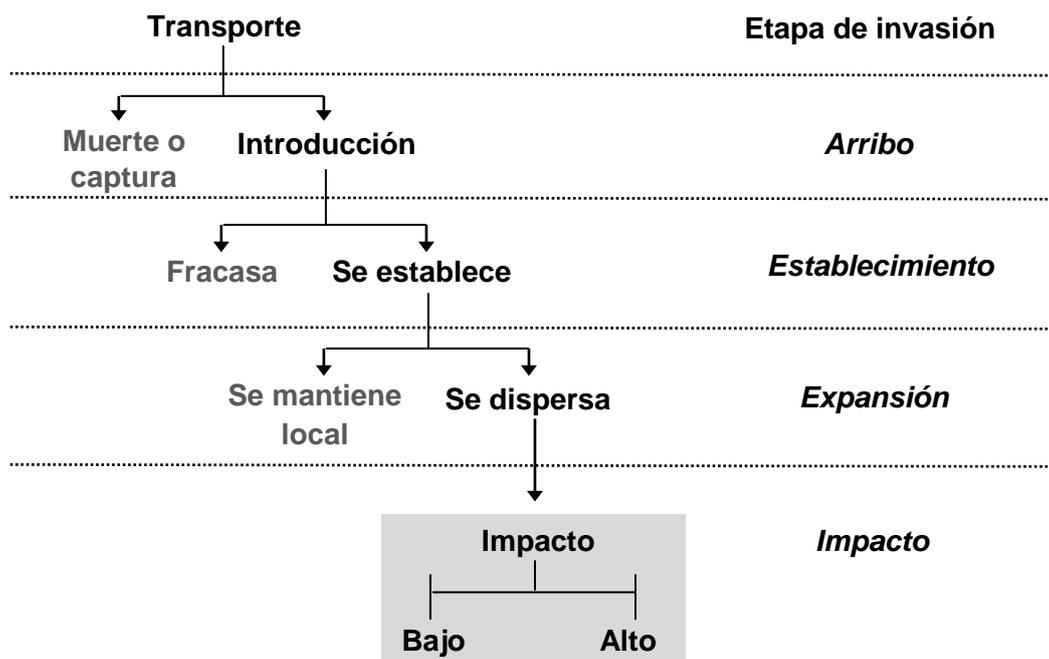


Figura 1.1. Modelo sobre el proceso de invasión que representa las diferentes etapas que atraviesa una especie invasora, así como los resultados alternativos en cada una (adaptado de Lockwood et al. 2007).

A pesar de que los impactos de muchas especies invasoras suelen ser conocidos, aún queda mucho por estudiar sobre los mecanismos que favorecen o limitan las invasiones. Desde el inicio del estudio de la ecología de las invasiones, numerosas hipótesis se han explorado para explicar estos

mecanismos (Hierro et al. 2005). Algunas de las hipótesis que aún hoy se discuten son: la presión de propágulos (Lockwood et al. 2009, Simberloff 2009), la divergencia genética después de la introducción (Mayr 1970, Maron et al. 2004, Dlugosch y Parker 2008), la liberación de enemigos (Keane y Crawley 2002, Colautti 2004), la presencia de disturbios que generan nuevos parches de hábitat (Hobbs y Huenneke 1992, Hierro et al. 2006), la aceptación biótica (Stohlgren et al. 2003, Fridley et al. 2007, Leprieur et al. 2008) y, su hipótesis opuesta, la resistencia biótica (Elton 1958, Davis et al. 2000, Maron y Vilà 2001, Levine 2004), entre las principales.

Una de las hipótesis con mayor arraigo dentro de la literatura de ecología de invasiones es la de la resistencia biótica (Elton 1958, Simberloff 1986). Esta hipótesis explica fallas en el establecimiento y postula que la fuerte interacción con especies de la comunidad invadida (competidores, patógenos o predadores) limitan el establecimiento y expansión de muchas especies introducidas (Lockwood et al. 2007). El mecanismo de competencia se basa en que dos especies no pueden compartir el mismo nicho (por ejemplo, los recursos alimenticios) sin que una de las dos tienda a la extinción; por lo tanto, una especie exótica para ser exitosa deberá ser superior competitivamente a aquellas residentes con las que comparte una o varias dimensiones de su nicho (Elton 1958, Simberloff 1986, Levine et al. 2004, Von Holle 2005). El éxito dependerá de las interacciones interespecíficas que pueden conducir desde la falla en el establecimiento, el ralentamiento de la expansión hasta la exclusión competitiva de la especie introducida (Lake y O'Dowd 1991, Crawley et al. 1999).

Varios estudios han demostrado la existencia de resistencia biótica, a través del mecanismo de competencia. En plantas, por ejemplo, Simberloff et al. (2002) estudiaron la interacción entre especies nativas de *Nothofagus* y *Austrocedrus* y especies exóticas de pinos en la Isla Victoria, Patagonia, Argentina. Estos autores concluyeron que, a pesar de ser especies altamente invasoras que lograron invadir en algunos sectores de la isla, en las áreas de bosque nativo no han podido establecerse, debido a mecanismos de competencia. Resultados similares han sido encontrados en praderas (Petryna et al. 2002), matorrales (Keeley et al. 2003) y en bosques tropicales (Green et

al. 2004). En animales, por ejemplo, Walters y Mackay (2005) estudiaron el proceso de invasión de una de las especies de hormiga más invasora, *Linepithema humile*, en Australia. Estos autores sugieren que el avance de las poblaciones de esta especie exótica se ven afectadas por la presencia de la hormiga nativa *Iridomyrmex* sp., la cual ofrecería resistencia biótica limitando su distribución a ciertas áreas. En Portugal, *Linepithema humile* también ha logrado establecerse con éxito, sin embargo, las especies nativas dominantes, como *Crematogaster scutellaris* y *Pheidole pallidula*, previenen y retrasan su expansión (Way et al. 1997).

Entre los organismos invasores, se destacan por su notable éxito los insectos (Howarth 1985, Moller 1996). Algunas especies del orden Hymenoptera han demostrado ser particularmente exitosas invasoras de nuevos territorios. En parte, esto se debe a su diversidad –se estima que existen unas 300.000 especies-, variedad de roles ecológicos y a su abundancia (Spradbery 1973). Cuando los himenópteros poseen hábitos sociales, su éxito invasivo puede ser aún mayor debido a que, los insectos sociales poseen excelentes habilidades de dispersión, altas tasas de reproducción, colonias grandes y persistentes, amplio rango de hábitat, estrategias que permiten una alimentación eficiente, defensas efectivas ante depredadores, habilidades competitivas y una amplia dieta (Moller 1996). Además, estas especies a menudo se vuelven abundantes y eficientes competidoras y depredadoras en la comunidad invadida o se convierten en plagas de significación. Ejemplos bien conocidos sobre el éxito invasor de estos insectos son el de la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta*) y la hormiga argentina (*Linepithema humile*) en Estados Unidos, y *Vespula* spp. en varias partes del mundo, incluido Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda, América del Norte y del Sur (Gambino et al. 1990, Allen et al. 1994, Archer 1998, Farji-Brener y Corley 1998)

La Patagonia argentina no ha sido ajena a las invasiones biológicas, pese a su aislamiento geográfico y a la rigurosidad del clima. Existen varios estudios sobre la invasión de plantas exóticas (Rapoport 1991, 1993, Richardson et al. 1994, Gobbi et al. 1995, Simberloff et al. 2002, Relva et al. 2010) y vertebrados (Veblen et al. 1992, Vázquez y Aragón 2002, Vázquez 2002, Relva et al. 2009), pero la información sobre insectos invasores es aún muy escasa (Farji-Brener y

Corley 1998). A pesar de que la invasión de himenópteros en la Patagonia ha sido un fenómeno frecuente en las últimas décadas en la mayoría de los casos se desconocen tanto los causales de éxito en las especies establecidas como sus consecuencias sobre los ecosistemas invadidos (Willink 1980, Farji-Brener 1996, Roig Alsina y Aizen 1996, Farji Brener y Corley 1998, Sackmann et al. 2003). Al menos seis especies se han establecido en la región: los abejorros *Bombus ruderatus* y *B. terrestris*, la avispa de la madera *Sirex noctilio* y las avispas sociales *Polistes dominulus*, *Vespula germanica* y *Vespula vulgaris*. Además, al menos una especie nativa ha ampliado su rango de distribución llegando hasta esta región: la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* (Farji-Brener 1996).

En cuanto a las avispas invasoras, en la Patagonia andina, se registra un proceso de invasión particular, donde una especie de avispa social, *Vespula vulgaris*, se establece en un territorio que ya ha sido invadido por una especie de similares características, *V. germanica*. En el año 1980, *V. germanica* fue observada por primera vez en el NO de la Patagonia, al norte de la provincia de Neuquén, a 30 km de la frontera con Chile (Willink 1980). Más recientemente, *V. vulgaris*, (especie morfológica y conductualmente similar a *V. germanica*), ha logrado establecerse en la misma región, aunque se desconoce su punto de introducción y su distribución. El primer registro de *V. vulgaris* en la región patagónica fue en febrero del 2010. Una obrera de *V. vulgaris* fue observada forrajeando sobre un trozo de carne, en las cercanías del Río Limay, 50 km al este de la ciudad de San Carlos de Bariloche (41°14'93"S, 71°30'13"O, Masciocchi et al. 2010), siendo éste el primer registro de la especie para Sudamérica.

Esta secuencia de invasión ha ocurrido en todos los países donde ambas especies de *Vespula* están presentes. En Chile, por ejemplo, *V. vulgaris* fue detectada en 2011, pero *V. germanica* ya pertenecía, desde 1974, a la fauna exótica invasora (Peña et al. 1975, Barrera-Medina y Muñoz 2013). Un proceso similar se ha observado en Nueva Zelanda, donde *V. germanica* se reportó en 1950 y, 30 años después, fue detectada *V. vulgaris* (Donovan 1984, Clapperton et al. 1989). En ese país, habiendo transcurrido sólo 2 años desde su arribo, *V. vulgaris* desplazó completamente a *V. germanica* de los bosques de

Nothofagus spp. (Sandlant y Moller 1989, Harris et al. 1991). Se ha sugerido que esto se debe a que *V. vulgaris* presenta ventajas competitivas sobre *V. germanica*, principalmente durante el forrajeo (Harris et al. 1994).

Vespula germanica y *V. vulgaris* son un modelo emblemático de insectos sociales invasores. Ambas especies son las que presentan el mayor éxito invasor observado dentro de la familia Vespidae (Beggs et al. 2011), volviéndose particularmente muy dispersas y abundantes alrededor del mundo. Además, se han convertido en plagas importantes en la mayoría de los países que han invadido, con una serie de impactos sobre la biodiversidad y algunas funciones del ecosistema (Beggs 2001, Sackmann et al. 2000, Spradbery y Maywald 1992, Wilson et al. 2009). Estas avispas, en épocas de gran abundancia, pueden interrumpir actividades humanas, tales como las recreativas al aire libre y el turismo, afectando la salud y economía de ciertas regiones (Sackmann et al. 2008, Beggs et al. 2011). Por ejemplo, en algunos sitios de bosques de *Nothofagus* spp. de Nueva Zelanda, la densidad media de nidos de *V. vulgaris* alcanza hasta 12 nidos/hectárea (Barlow et al. 2002) y hasta 2.500 avispas obreras por nido (Malham et al. 1991). De este modo, se estima que la biomasa de esta especie es dos órdenes de magnitud mayor que la biomasa de las avispas nativas de ese país. Su gran abundancia obliga, de vez en cuando, a que deban cerrarse escuelas debido al riesgo de picaduras a los niños. Sumado a esto, *V. vulgaris* y *V. germanica*, consumen grandes cantidades de invertebrados nativos, generando un impacto directo sobre la fauna nativa e indirecto por la competencia por el recurso que también es fuente de alimento para otras especies de insectos y aves (Harris 1991, Toft y Rees 1998, Beggs y Rees 1999, Beggs y Wardle 2006).

En Argentina, la invasión de *V. germanica* ocasiona impactos ambientales, económicos y sanitarios. Desde su detección a la fecha, la especie se ha dispersado hacia una gran diversidad de hábitats desde el lugar de arribo hasta la provincia de Tierra del Fuego (Masciocchi y Corley 2013, Valenzuela et al. 2015) y se ha convertido en un problema central para una variedad de actividades humanas. Por ejemplo, debido a su comportamiento agresivo, a su dolorosa picadura y a su hábito carroñero, en la zona cordillerana patagónica representa una importante molestia (con riesgo para la salud) para los turistas,

principalmente durante las actividades desarrolladas al aire libre (Corley et al. 1997, Sackmann et al. 2001, Sackmann et al. 2008). Un estudio previo desarrollado en esta zona, observó que uno de los cebos más atractivos para *V. germanica* es la carne de pescado (Pereira et al. 2013), por lo tanto, muchas veces se interrumpen las actividades de pesca por las molestias que las avispas generan. Además, causa graves inconvenientes a la actividad apícola, predando sobre las abejas durante sus vuelos de pecoreo, atacando las colmenas y llevándose las larvas, como así también ocasionalmente alimentándose de la miel y del polen colectado por las abejas. Otro impacto importante, es el que genera a la producción de fruta fina, ya que se alimentan de frutos maduros ocasionando el deterioro de éstos y la imposibilidad de comercializarlos y, si se encuentran en altas densidades, pueden afectar las tareas de colecta manual (Figura 1.2).

La reciente detección de *V. vulgaris* en la Patagonia abre un abanico de interrogantes respecto al futuro de esta especie y de su cogenérica, *V. germanica*, en términos de coexistencia. La invasión, secuencial y reciente, ofrece una oportunidad única para estudiar la interacción entre estas dos avispas invasoras en una fase temprana del proceso de invasión. Esto nos permite realizar investigaciones con enfoques tanto teóricos como aplicados. En los últimos años se ha avanzado en el conocimiento científico acerca de los patrones de invasión y en los impactos que causan algunas de las especies invasoras. Sin embargo, el entendimiento de los mecanismos, esto es, factores que frenan o disparan las invasiones, es muy escaso para la mayoría de estas especies.

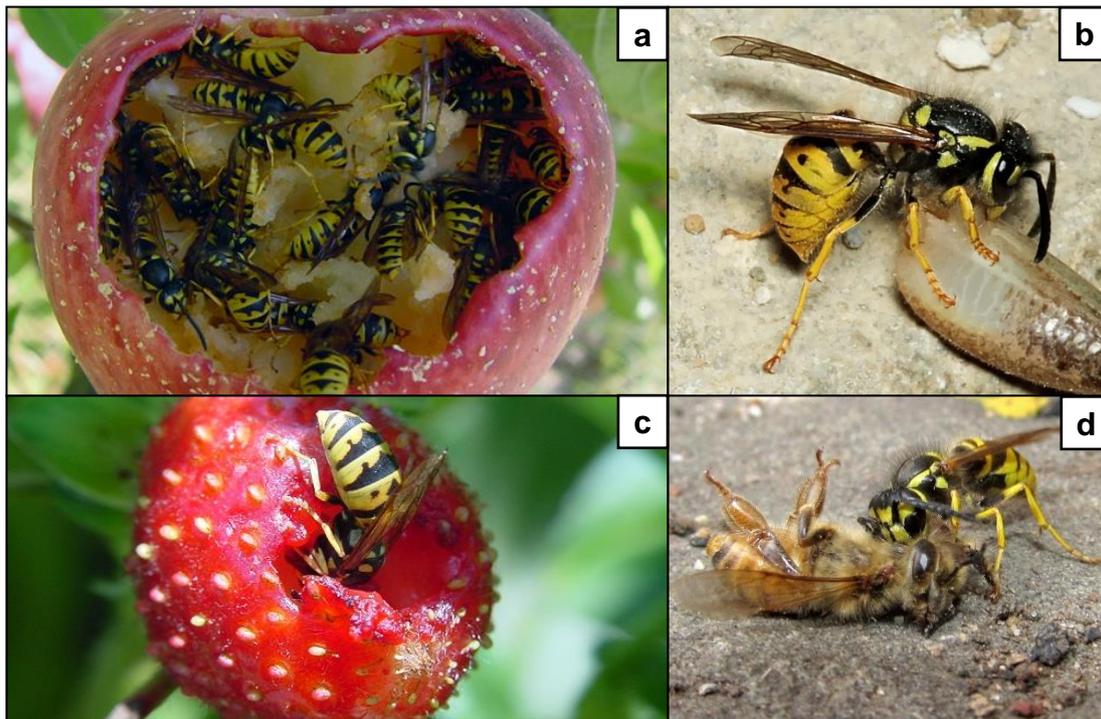


Figura 1.2. Actividades de las obreras de *Vespa* spp. que provocan importantes pérdidas económicas. Se observan obreras obteniendo recursos de: a) una manzana madura, b) una porción de pescado fresco, c) una frutilla madura y d) una abeja.

Por un lado, es posible identificar parámetros relacionados con el establecimiento y la expansión de las poblaciones invasoras. Además, el rol que juegan los invasores en un ambiente nuevo, y sus consecuencias en el ecosistema, pueden arrojar información sobre las características de la comunidad invadida (Callaway y Marón 2006). La presencia de *V. vulgaris* podría alterar la abundancia y distribución de *V. germanica* en la Patagonia mediante interacciones competitivas, como se ha sugerido para Nueva Zelanda (Clapperton et al. 1994). Otro escenario posible sería que, dadas las similitudes en el uso de los recursos, *V. germanica* actuara como un obstáculo durante el proceso de invasión de *V. vulgaris*, generando algún grado de resistencia biótica. Pese a que no es un evento improbable, todavía es poca la evidencia experimental acumulada sobre los procesos de invasión de especies exóticas en una sucesión de invasiones.

Por otro lado, el estudio de éstas puede proveer información útil sobre los posibles impactos que generan estas avispas solas o en coexistencia y tener en cuenta medidas de manejo y control específicas para cada una (Farji-Brener

y Corley 1998, Relva y Nuñez 2015). Debido a sus similitudes morfológicas y comportamentales, las estrategias actuales de control químico (Spurr 1991) y biológico (Moller et al. 1991a, Harris et al. 2000) sobre *V. germanica* y *V. vulgaris* a nivel mundial no discriminan por especie. Sin embargo, algunos estudios han demostrado que existen diferencias entre ambas, sobre todo relacionadas con su dieta y comportamiento de forrajeo, que modificaría sus relaciones de abundancia y distribución (Clapperton 1994, Harris y Oliver 1993) y el éxito de las medidas de manejo. En este sentido, mejorar el conocimiento sobre las distribuciones de las dos especies y los factores que determinan sus abundancias relativas pueden permitir mejorar las estrategias de control implementadas.

BIOLOGÍA DE *V. GERMANICA* Y *V. VULGARIS*

Vespula germanica (Fabricius) es un véspido eusocial originario de Eurasia y del norte de África, que en la actualidad presenta una amplia distribución mundial (Archer 1998). Esta especie ha invadido con éxito Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda, América del Norte y América del Sur (Spradbery y Maywald 1992, Tribe y Richardson 1994, Archer 1998, D' Adamo et al. 2002). La propagación geográfica registrada para *V. germanica* es una de las más altas observadas en himenópteros sociales invasores. En Argentina, alcanzó una tasa promedio de 37 km/año. Masciocchi y Corley (2013) han sugerido que, dado que la capacidad propia de vuelo de las reinas es inferior a 2 km, el principal factor de dispersión ha sido el transporte humano mediante el traslado accidental de reinas hibernantes.

Vespula vulgaris (Linnaeus) es también una avispa verdaderamente social, originaria de la región Holártica (Europa, Reino Unido, China, India, Irán, Japón) que ha logrado invadir exitosamente en Nueva Zelanda, Australia e Islandia, y se ha establecido, más recientemente, en Chile y Argentina (Donovan 1984, Olafsson 1979, Masciocchi et al. 2010, Barrera-Medina y Muñoz 2013). A pesar de su gran éxito como invasora, sólo algunos trabajos, realizados en Nueva Zelanda, han reportado estudios sobre su comportamiento

y ecología en los ambientes invadidos (Beggs et al. 2011). Tanto la morfología como la biología de *V. vulgaris* son muy similares a las de *V. germanica*. Existen pocas características que diferencian a las obreras de estas especies de avispas, por ejemplo se observa una marca negra detrás de los ojos hacia el lado de la cabeza, presente en *V. vulgaris* y ausente en *V. germanica* (Figura 1 del Anexo).

El éxito de invasión de ambas especies probablemente se relacione, al menos en parte, con la flexibilidad comportamental que la organización social les confiere. Las obreras de *Vespula* spp. despliegan un comportamiento de forrajeo altamente plástico y generalista. D'Adamo et al. (2000) han demostrado que las obreras de *V. germanica* son atraídas por forrajeadoras que encuentran alimento a través de un proceso conocido como “reclutamiento local”, el cual consiste en un comportamiento de agregación de avispas sobre una fuente de alimento por una atracción mediada por claves olfativas y visuales. Además, estudios recientes han demostrado que *V. germanica* presenta complejos mecanismos cognitivos. Estas avispas pueden integrar experiencias nuevas y viejas después de muy pocos episodios de aprendizaje (D'Adamo y Lozada 2009). *V. germanica* y *V. vulgaris* son depredadoras oportunistas, carroñeras, que también consumen sustancias azucaradas obtenidas de frutas maduras y néctar de flores, especialmente durante el inicio del desarrollo de la colonia (Akre y MacDonald 1986, Harris y Oliver 1993, Kasper et al. 2004, Moller et al. 1991b, Sackmann et al. 2000, Wilson et al. 2009). La plasticidad del comportamiento y la flexibilidad cognitiva pueden mejorar las respuestas rápidas a los cambios contextuales imprevisibles mientras se alimentan, que podrían ser útiles durante el proceso de invasión (Lozada y D'Adamo 2010).

Sumado a esto, ambas especies de *Vespula* toleran un amplio rango de condiciones climáticas, lo que les permite sobrevivir en una variedad de ambientes. Además, las hembras son fecundadas previo a la hibernación, por lo que son capaces de fundar colonias nuevas en los ambientes invadidos sin la necesidad de que arriben junto con los machos. Las colonias tienen un crecimiento muy rápido produciendo cientos de hembras reproductivas cada año (Moller 1996, Farji-Brener y Corley 1998, Sackmann et al. 2000, D'Adamo

et al. 2002). Recordemos que la propagación geográfica de una especie invasora depende de dos procesos poblacionales básicos: reproducción y dispersión (Lockwood 2007). La alta tasa reproductiva y la fecundación temprana facilitarían aún más la rápida expansión geográfica de *Vespula* spp. en nuevas áreas.

V. germanica y *V. vulgaris* son especies sociales que forman colonias con un ciclo de vida anual (Spradbery 1991). Los nidos son construidos en primavera por reinas fundadoras fecundadas en el otoño anterior, las cuales sobreviven el invierno refugiadas debajo de cortezas de árboles, rocas, hojarasca, en cuevas de animales y otros lugares (Figura 1.3). El material que utilizan para la construcción de los nidos es pulpa de madera y agua que maceran con secreciones propias hasta formar un tipo de papel (Figura 2 del Anexo). Los nidos son generalmente subterráneos pero en ocasiones pueden ser externos o aéreos (denominados nidos “estructurales”) (Akre y McDonald 1986). Generalmente, los nidos subterráneos son construidos en lugares secos, protegidos del viento, soleados, con pendiente y disponibilidad de agua, y los aéreos pueden ser construidos en techos, paredes o galpones. Al comienzo del ciclo, las reinas son las encargadas de construir el nido y de alimentar a las primeras larvas hasta que se desarrollan las primeras adultas, período que dura de 20 a 29 días dependiendo de las condiciones ambientales. Una vez que la colonia cuenta con 5 a 10 avispas forrajeadoras, la reina no abandona más el nido y se limita a la puesta de huevos, colocando cerca de 300 por día. Las obreras se encargan entonces de recolectar alimento y agua para las larvas, y fibras de celulosa para la reparación y construcción del nido. Las colonias pueden alcanzar picos de hasta 5000 individuos al entrar el otoño, momento en que se generan los individuos sexuales (machos y nuevas reinas vírgenes) (Spradbery 1991).

Durante el otoño, y junto con el incremento en la producción de reproductivos, comienza la declinación y muerte de la colonia. En ese momento, los zánganos copulan con las reinas vírgenes que realizan su vuelo de apareamiento y, de esta forma, cada nido produce una gran cantidad de reinas inseminadas para el próximo año, cuando el ciclo comienza nuevamente.

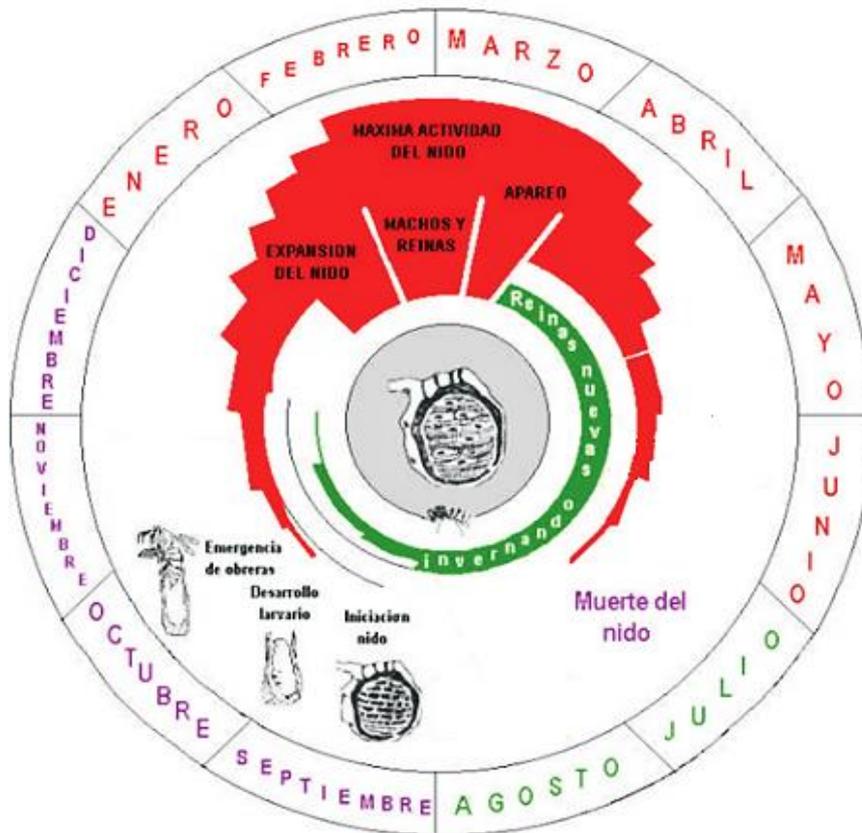


Figura 1.3. Ciclo de actividad anual (hemisferio sur) y desarrollo poblacional de *Vespula* spp. Imagen modificada de un informe desarrollado por la Dra. Estay Palacios del Laboratorio de Entomología del INIA CRI La Platina, Chile.

Como todos los animales, adultos y larvas de ambas especies de *Vespula* necesitan agua, carbohidratos y proteínas para sobrevivir. No obstante, su dieta varía temporalmente de acuerdo a los requerimientos de la colonia. Durante la época de mayores requerimientos energéticos (i.e., 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 y el otoño cuando las obreras alimentan a las larvas e individuos reproductivos (Spurr 1996). Los carbohidratos sobre los cuales las avispas forrajea incluyen néctar de flores, miel de abejas y excreciones (melaza) de pulgones. Las proteínas provienen de un amplio rango de artrópodos cazados vivos, muertos y de la carroña (Spradbery 1973, Sackmann et al. 2000). Este alimento no puede ser ingerido por las avispas forrajeadoras, por lo que es llevado al nido y mediante un proceso de trofalaxia es entregado a las obreras encargadas de alimentar a las larvas. Éstas

secretan una sustancia líquida rica en azúcares y aminoácidos desde sus glándulas labiales, que sirve de alimento a los adultos. El agua la obtienen de cursos de agua naturales cercanos al nido (Akre y MacDonald 1986). Su asociación con el ser humano, les ha permitido obtener alimento de recursos consumidos o de desechos antrópicos (Richter 1990, D'Adamo y Lozada 2014). A diferencia de otras especies de himenópteros, estas especies no almacenan alimento, aprovechando al máximo los recursos disponibles en el ambiente (Parrish 1984). El hecho de poseer mecanismos eficientes durante el forrajeo resulta clave para el desarrollo exitoso de la colonia.

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se desarrolló en el NO de la Patagonia (Figura 1.4). Esta región incluye un importante gradiente ambiental que determina diferentes hábitats naturales (Dimitri 1972). El clima es templado frío, con el 60% de las lluvias concentradas en otoño-invierno. Las características climáticas están determinadas fundamentalmente por dos factores, la existencia de la cordillera de los Andes y la presencia de un centro de alta presión ubicado en el sureste del océano Pacífico. El centro de alta presión origina vientos constantes del oeste, los cuales transportan aire cargado de humedad procedente del Océano Pacífico que, al encontrarse con la cordillera, se ve forzado a ascender. Cuando el aire asciende se enfría y descarga su humedad en forma de lluvia o nieve. Las lluvias más intensas se dan en zonas cercanas a la cordillera, donde se registran valores de precipitación anual de 3000-4000 mm. La precipitación disminuye hacia el este de manera muy abrupta, tan sólo a 150 km, aproximadamente, encontramos valores anuales de precipitación inferiores a los 600 mm. Las temperaturas medias anuales varían desde 5,5° C en el oeste hasta 8° C en el este (Mermoz et al. 2009).

Los tipos de vegetación reflejan este patrón climático, dando lugar a tres tipos de hábitats principales que se distribuyen de oeste a este: bosque húmedo, matorral y estepa. El bosque húmedo, es el área de mayores precipitaciones, su relieve es montañoso y la vegetación está dominada por bosques cerrados compuestos principalmente por especies del género *Nothofagus*. El matorral

ocupa una franja de 15 a 20 km de ancho limitada hacia el oeste por el bosque húmedo y hacia el este por la estepa. En las zonas más elevadas son frecuentes dos especies de *Nothofagus* que forman matorrales abiertos mientras que en las áreas menos elevadas predominan los bosques de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae) y *Maytenus boaria* (Celastraceae), el sotobosque está compuesto por diversas especies arbustivas, enredaderas y gramíneas. La estepa es el área de menor precipitación. La vegetación es abierta con altos porcentajes de suelo desnudo, dominan las hierbas xerófilas y arbustos de baja estatura (entre ellos *Pappostipa speciosa*, *Festuca pallescens*, *Mulinum spinosum* y *Fabiana imbricata*), alrededor de los ríos se forman pequeños bosques en galería compuestos principalmente por *Nothofagus antarctica* y *Maytenus boaria* (Correa 1969).

En la cordillera de los Andes, se localiza el cinturón volcánico de los Andes, el cual forma parte del cinturón de Fuego del Pacífico. El oeste de la Patagonia, se localiza lindante a lo que se denomina zona volcánica sur (ZVS), dentro del cinturón andino. Esta zona presenta cerca de 50 volcanes que históricamente han tenido algún tipo de erupción, en magnitudes variables, incluso en tiempos recientes (Besoain 1985). Este tipo de fenómeno, le otorga a la región ciertas características particulares. La actividad volcánica histórica, particularmente durante el Cuaternario, ha dado origen a numerosos depósitos piroclásticos a partir de los cuales se han desarrollado los suelos de alto potencial productivo de gran parte de la región cordillerana, y sobre los cuales se ha establecido la vegetación actual (Gaitan y Lopez 2007).

Las poblaciones de *V. germanica* se encuentran ampliamente distribuidas desde el norte de Mendoza hasta la provincia de Tierra del Fuego, incluyendo en este rango nuestra zona de estudio. Las primeras obreras de *V. vulgaris* fueron detectadas a orillas del río Limay, provincia de Neuquén, a 50 km de la ciudad de San Carlos de Bariloche (Figura 1.4).

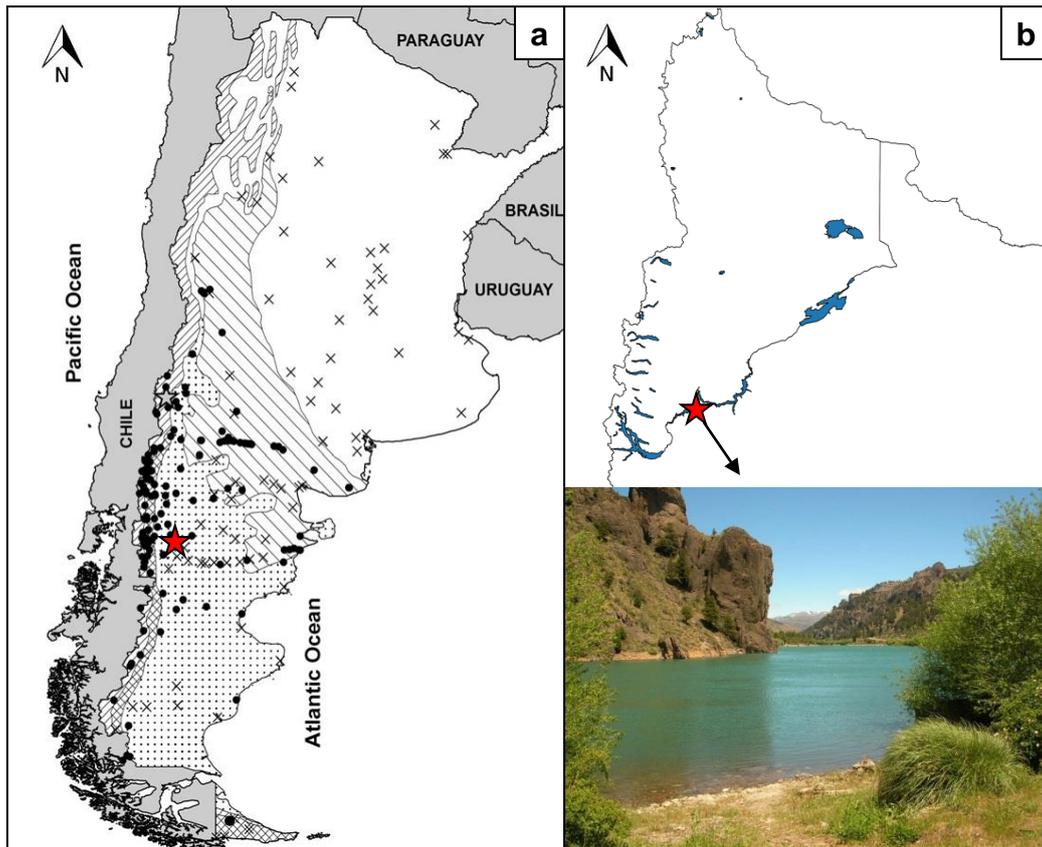


Figura 1.4. a) Mapa de distribución actual de *V. germanica*, extraído de Masciocchi y Corley (2013). Se observan: como puntos negros, sitios de presencia de la especie; como cruces, sitio donde se encuentra ausente; la estrella roja, lugar de detección de la primera obrera de *V. vulgaris*; b) mapa de la provincia de Neuquén donde se observa el lugar de detección (estrella roja) de *V. vulgaris* y fotografía del sitio.

OBJETIVOS Y ESTRUCTURA GENERAL DE LA TESIS

El objetivo general de esta tesis es conocer las implicancias que **la presencia de una especie invasora, *Vespula germanica*, posee sobre el proceso de invasión de otra especie cogenérica, *Vespula vulgaris*, que se establece posteriormente, de características morfológicas y conductuales muy similares.**

Dadas las similitudes, tanto en sus hábitos de nidificación como de forrajeo, la hipótesis que se plantea es que la presencia de *V. germanica*, previa al arribo de *V. vulgaris*, afecta de manera negativa, mediante interacciones de tipo competitivas, el proceso de invasión de esta última, impidiendo su éxito (establecimiento definitivo y expansión).

Esta tesis cuenta con 6 capítulos, a través de los cuales se evaluarán los posibles efectos de la presencia de *V. germanica* durante el proceso de invasión de *V. vulgaris* (Figura 1.5). Para poder poner a prueba nuestra hipótesis, primero se propuso conocer el estado actual de las poblaciones de *V. vulgaris*. Hasta el momento, no existe información sobre esta especie en la zona. Por lo tanto, en el **capítulo 2** se estima su abundancia en los alrededores de su lugar de detección, en ambientes de bosque y matorral y la relación con las poblaciones de *V. germanica*. La información recopilada permite establecer bases en el conocimiento de *V. vulgaris* y determinar si ha podido establecerse y dónde a pesar de la presencia de *V. germanica*. Además, sirve como línea de base para evaluar la dinámica poblacional de la especie, alertando sobre aumentos poblacionales.

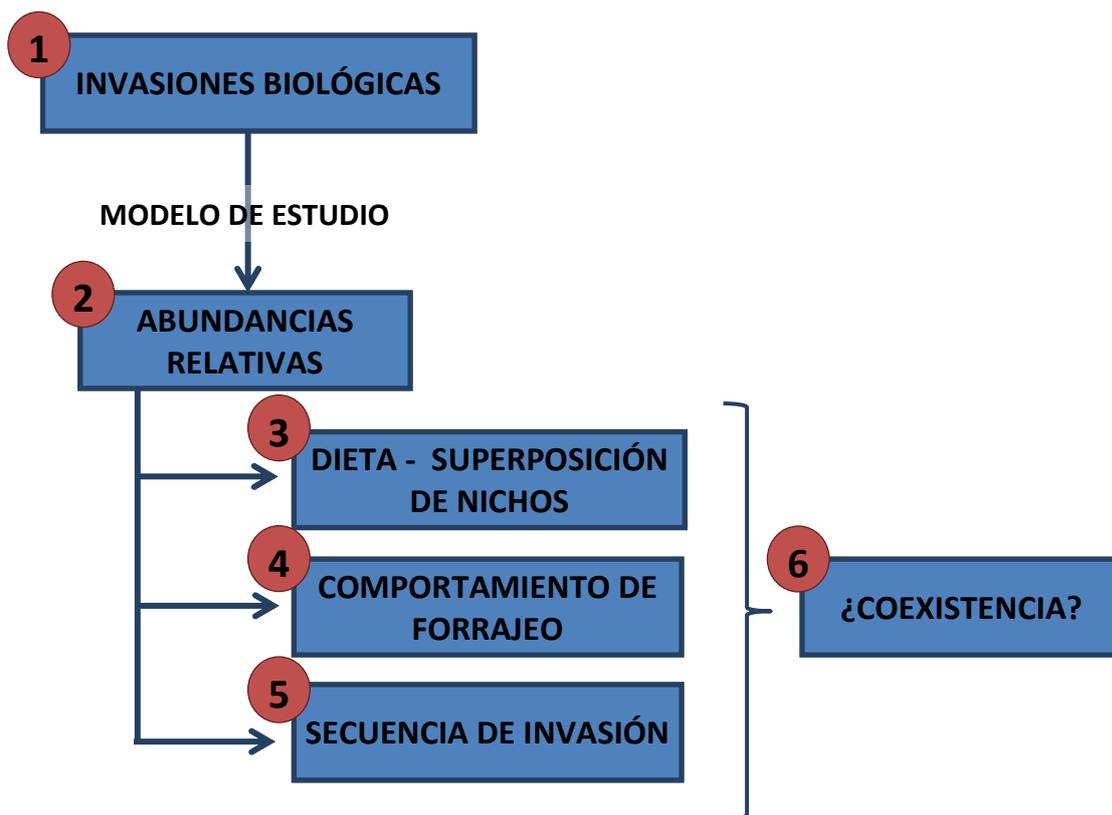


Figura 1.5. Hoja de ruta de la tesis. Cada recuadro representa un capítulo. 1) Marco teórico de la tesis, introducción al modelo de estudio y objetivos. 2) Abundancias relativas entre las especies en estudio. 3, 4 y 5) Posibles mecanismos que determinan la relación de abundancia entre las especies 6) Discusiones generales y posible resultante del proceso de invasión de ambas especies, en términos de coexistencia.

Si una especie exótica presenta el mismo nicho ecológico, o similar, que una especie nativa, o una invasora que forma parte de la comunidad receptora, debe explotar los recursos críticos con mayor eficiencia para lograr establecerse y propagarse con éxito. Por lo tanto, las abundancias relativas de dos especies de nichos similares serán el resultado de interacciones interespecíficas, como por ejemplo, mecanismos de competencia por explotación o por interferencia. Si bien es sabido que resulta difícil detectar la existencia de interacciones competitivas entre especies, es posible inferirla, por ejemplo, a través de la determinación del grado de superposición en el uso de recursos entre las mismas. Bajo este supuesto, es necesario conocer las dietas de ambas especies. Por lo tanto, en el **capítulo 3**, se comparan las dietas de *V. vulgaris* y *V. germanica*, tanto su composición como el tamaño y el peso de las presas. Esto permite, mediante el desarrollo de modelos matemáticos sencillos (Lotka-Volterra), predecir la resultante de invasión en términos de coexistencia a futuro. De esta manera, se podrían fortalecer programas de manejo y control que tengan en cuenta la coexistencia o no de estas especies.

Una de las características que sobresale en ambas especies de *Vespula*, es su complejo comportamiento social y la expresión de una elaborada conducta de forrajeo, lo que las convierte en buenas invasoras, pero ¿qué sucede cuando ambas acuden al mismo recurso? Las abundancias relativas entre estas especies también podrían estar afectadas negativamente por mecanismos de competencia por interferencia. Por lo tanto, el objetivo del **capítulo 4**, es evaluar el rol que presenta *V. germanica* sobre el proceso de invasión de *V. vulgaris*, centrándonos en la interacción durante el forrajeo entre ambas especies, ya que presentan hábitos alimenticios similares.

En invasiones que se suceden, otras variables que pueden afectar la resultante del proceso de invasión de cualquiera de las dos especies son, el tiempo transcurrido entre los dos arribos y la secuencia, es decir, cuál de las dos se establece primero. En este contexto, el proceso de invasión de *V. vulgaris*, puede verse afectado por la ventaja que tendría *V. germanica* al invadir primero, ya que sus poblaciones se encuentran establecidas y dispersas por el territorio. Esto generaría mayores abundancias de esta especie en relación con las de *V. vulgaris*. Realizar experimentos que controlen estas variables para

poder determinar su influencia en el resultado de la invasión es sumamente difícil y costoso, ya que implicaría reducir activamente las poblaciones de ambas especies en muchos sitios, monitoreando su posterior arribo y establecimiento o bien introducirlas conjuntamente en sitios donde no se hallaban, lo cual es éticamente inviable. En la región se presentó una oportunidad única para evaluar este proceso, ya que las cenizas caídas por efectos de la erupción de un volcán diezmaron las poblaciones de ambas especies, permitiendo evaluar, en el **capítulo 5**, el establecimiento de *V. vulgaris* y *V. germanica* en nuevos sitios, donde ambas arriban al mismo tiempo.

Por último, en el **capítulo 6**, se realiza una síntesis de los resultados encontrados en cuanto a los mecanismos que pueden explicar las abundancias relativas y la resultante de invasión en términos de coexistencia entre *V. germanica* y *V. vulgaris*. Además, se discuten las implicancias ecológicas y prácticas de manejo de ambas especies en la región, según los resultados obtenidos.



INTRODUCCIÓN

La abundancia de los organismos en el ambiente es un tema central de investigación en ecología (Krebs 1985, Elton 2001). Las estimaciones de abundancia de una población son importantes, no sólo por el interés fundamental que poseen, por ejemplo para inferir sobre el tipo de interacción entre especies, sino también, para la aplicación de estrategias de manejo y control cuando se trata de especies problemáticas (e.g., especies invasoras, plagas, vectores de enfermedades, etc.) (Gaston 2003). La abundancia y la distribución de un organismo son el resultado de la relación de la especie con su ambiente, definido tanto por los factores abióticos (las propiedades físicas y químicas, el clima, la geología, la cantidad de recursos disponibles, etc.) como los bióticos (la relación con otros organismos). Las interacciones bióticas afectan la abundancia a través de varios mecanismos, como depredación, competencia, parasitismo, mutualismo y facilitación (Begon 2006).

Para especies invasoras, son precisamente su abundancia en áreas invadidas y la ampliación del rango de distribución los rasgos dominantes para definir la magnitud de la invasión. Las invasiones biológicas son consideradas como una de las causas más importantes de la pérdida de biodiversidad en el mundo (Glowka et al. 1994, Lockwood 2013). Por eso, sumado al impacto económico e incluso evolutivo que muchos invasores pueden generar sobre las comunidades invadidas, la introducción de nuevas especies fuera de su rango nativo ha motivado un gran y creciente interés entre los científicos y las instituciones responsables de su prevención y manejo (Simberloff 2011, Sousa et al. 2011, Rust y Su 2012, Lockwood et al. 2013). Por su parte, el estudio de las especies invasoras fuera de su área de origen permite identificar parámetros relacionados con el establecimiento, la dispersión y persistencia de

sus poblaciones, información que es muy útil para comprender los procesos fundamentales de la ecología de las invasiones (Farji-Brener y Corley 1998, Simberloff 2003).

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 ensamblajes invadidos (Drake et al. 1989). Entre ellos, las hormigas y las avispas sociales son invasores con un éxito significativo, probablemente por sus diversos roles ecológicos y altas capacidades dispersivas, entre otras características (ver Capítulo 1; Moller 1996, Farji-Brener y Corley 1998). Factores como la eu-socialidad, plasticidad comportamental y diferencias en el ritmo de desarrollo de las colonias son características que, se ha consensuado, favorecen la invasión exitosa de las avispas sociales (Beggs et al. 2011).

Particularmente, dos especies de avispas invasoras, *Vespula germanica* y *V. vulgaris*, se han vuelto muy abundantes en varias regiones a nivel mundial y han logrado extender ampliamente su rango, con una serie de impactos sobre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema ampliamente reconocidos (Harris 1991, Toft y Rees 1998, Beggs 2001, Beggs y Wardle 2006). Por ejemplo, en Nueva Zelanda, una región expuesta a una variedad de invasiones biológicas en los últimos siglos, *V. vulgaris* es considerada como una de las pocas especies conocidas de insectos invasores capaz de generar un alto impacto en los ecosistemas nativos (Brockhoff et al. 2010).

Estas avispas han invadido distintas regiones sólo en el último siglo, afectando en todos estos territorios, en mayor o menor medida, diferentes actividades económicas y procesos ecológicos (Tabla 2.1). En algunas regiones, ambas especies han invadido también en un corto plazo y de modo secuencial. En Nueva Zelanda, por ejemplo, *V. germanica* se reportó en 1945 y, 30 años después, fue detectada *V. vulgaris*, ocupando ambas una variedad de ambientes naturales y antropizados (Donovan 1984, Clapperton et al. 1989). Un proceso similar se ha observado en la Patagonia argentina donde ambas especies están presentes y han invadido en el mismo orden. *Vespula germanica* fue observada por primera vez en Chile en 1974, pero sólo unos pocos años después, se detectaron obreras en la Argentina (Willink 1980). Por

otro lado, *V. vulgaris* es una especie de arribo reciente en la Argentina, siendo reportada por primera vez en 2010 (Masciocchi et al. 2010).

Tabla 2.1. Regiones del mundo invadidas por las avispas sociales *V. germanica* y *V. vulgaris*.

Área de invasión	<i>Vespula germanica</i>	<i>Vespula vulgaris</i>
Nueva Zelanda	1945 (Thomas 1960)	1975 (Donovan 1984)
Australia	1958 (Spradbery 1992)	1959 (Anonymous 1962)
Islas Ascensión	1967 (Menke y Snelling 1975)	-
Sudáfrica	1972 (Whitehead y Prins 1975)	-
Islandia	1973 (Olafsson 1979)	1978 (Olafsson 1979)
Chile	1974 (Peña et al. 1975)	2011 (Barrera-Medina y Muñoz 2013)
Argentina	1979 (Willink 1980)	2010 (Masciocchi et al. 2010)
Estados Unidos	1891 (Carpenter y Kojima 1997)	-
Madeira	¿? (Erlandsson 1977)	-
Islas Canarias	¿? (Erlandsson 1977)	-
Santa Helena	-	¿? (Natural History Museum 2008)

En Nueva Zelanda, pese a su posterior arribo, *V. vulgaris* logró desplazar a *V. germanica* en varios ambientes, como por ejemplo en los bosques de *Nothofagus* spp. afectados por hemípteros del género *Ultracoelostoma* (Plunkett et al. 1989, Harris et al. 1991). Según Beggs et al. (2011), este desplazamiento ocurrió, en muchos sitios, durante los primeros dos años desde el arribo de *V. vulgaris*. Varios estudios realizados en ese país demuestran también que la cantidad de nidos por hectárea de *V. vulgaris* es mayor que la de *V. germanica*, pese a ser un arribo más reciente (Donovan et al. 1992, Harris y Oliver 1993, Clapperton et al. 1994). Moller et al. (1991b) estudiaron la abundancia relativa entre ambas especies durante 3 años en la Isla Sur de

Nueva Zelanda y encontraron que la cantidad de nidos de *V. vulgaris*, a 18 años de su arribo, era incluso casi 3 veces mayor que la de *V. germanica*. Sandlant y Moller (1989) sugirieron que la menor abundancia de *V. germanica* en algunos bosques, se debe a la superioridad competitiva de *V. vulgaris*. Sin embargo, otros trabajos indican que en algunos ambientes abiertos, fuera de los bosques, ambas especies coexisten en abundancias comparables (Clapperton et al. 1994, Harris y Oliver 1993). Las diferencias observadas en la abundancia relativa de las dos especies se deberían a diferentes factores ecológicos que controlan la distribución de avispas en diferentes hábitats (Clapperton et al. 1994).

En Argentina, desde su primera detección, *Vespula germanica* ha incrementado dramáticamente su distribución, ocupando en la actualidad la mayoría de la Patagonia andina argentina (ver Figura 1.4; Masciocchi y Corley 2013). La tasa de expansión de *V. germanica* ha sido estimada en 37 km/año y se encuentra entre las mayores conocidas para insectos sociales (Masciocchi y Corley 2013, Liebhold y Tobin 2008). En nuestro país, numerosos estudios han evaluado la biología y la ecología de *V. germanica* (Sackmann et al. 2000, 2001, D'Adamo et al. 2001, D'Adamo y Lozada 2009, Masciocchi et al. 2010; Moreyra et al. 2012, Pereira et al. 2013). Al presente, solamente un estudio estimó la densidad de nidos de esta avispa en el NO de la Patagonia, arrojando un resultado de 3,4 nidos/ha (Sackmann et al. 2001). Sin embargo, no hay estudios más recientes que evalúen el progreso de las poblaciones de esta especie, y sobre todo después del establecimiento de *V. vulgaris*. Por otro lado, con respecto a *V. vulgaris*, todavía no existen datos poblacionales que reflejen el alcance de su invasión, en términos de abundancia y de propagación.

La información sobre la distribución y abundancia de ambas especies es fundamental no solo para describir el grado de invasión en la región y detectar las zonas más afectadas sino también para inferir, a través de la relación de abundancias, sobre posibles interacciones entre ambas especies, las cuales sirven de base para evaluar mecanismos que subyacen a esta sucesión de invasiones.

Por lo tanto, los objetivos de este capítulo son:

1. Cuantificar por primera vez la abundancia de *V. vulgaris* en ambientes de bosque y de matorral del NO de la Patagonia.
2. Cuantificar la abundancia de *V. germanica* y evaluar los cambios en el tamaño poblacional desde la primera estimación de abundancia (2001).
3. Estimar la relación de abundancia entre ambas especies.

La información recopilada en este capítulo y el mantenimiento de muestreos en el tiempo permitirá determinar si *V. vulgaris* ha podido establecerse a pesar de la presencia de *V. germanica* y contribuir al conocimiento sobre invasiones sucediendo invasiones. Además, los datos de abundancia obtenidos en este capítulo serán utilizados en el Capítulo 3 de esta tesis para el desarrollo de modelos de interacción competitiva entre ambas especies.

MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo se desarrolló en el Parque Nacional Nahuel Huapi (PNNH), ubicado en la zona andino-patagónica (41 S; 71 O) (para más detalles sobre el área de estudio ver Capítulo 1). El muestreo se realizó en áreas de bosque y matorral, donde *Vespula* spp. son más comunes. Dentro de estos ambientes, los sitios se eligieron al azar. Si bien todos se encontraban aledaños a zonas pobladas, se tuvo en cuenta la posibilidad de contar con un territorio de al menos 1 ha sin grandes obstáculos (casas, alambrados, etc.) que limiten la búsqueda de nidos.

Diseño experimental

Se buscaron nidos de *V. germanica* y *V. vulgaris* en 12 sitios de 1 hectárea, representativos de ambientes de bosque (4) y matorral (8) (Figura 2.1). Se eligió la densidad de nidos como estimador de la abundancia de avispas, al igual que en muchos estudios similares (e.g., Archer 1985, 2001, Barlow et al. 2002, Estay y Lima 2010), ya que la colonia en su conjunto es la unidad reproductiva y el número de nidos es un buen indicador de la cantidad de reinas que han sobrevivido al invierno (para más detalles sobre el ciclo de vida

y la nidificación ver Capítulo 1). Los nidos se buscaron utilizando transectas relevadas por dos personas. En general, la cantidad de transectas fue de 10 por sitio (ubicadas cada 10 m), con una longitud de 100 m cada una. Esto varió mínimamente en algunos sitios donde el paso por la transecta preestablecida era dificultoso. Cada nido encontrado se marcó con una cinta, se georreferenció y se identificó según la especie a la que pertenecía. Luego, se calculó la densidad de nidos de cada especie por hectárea. Los datos se recolectaron durante el mes de abril del año 2014, época de gran actividad de las obreras, lo que permitió localizar con mayor facilidad los nidos.

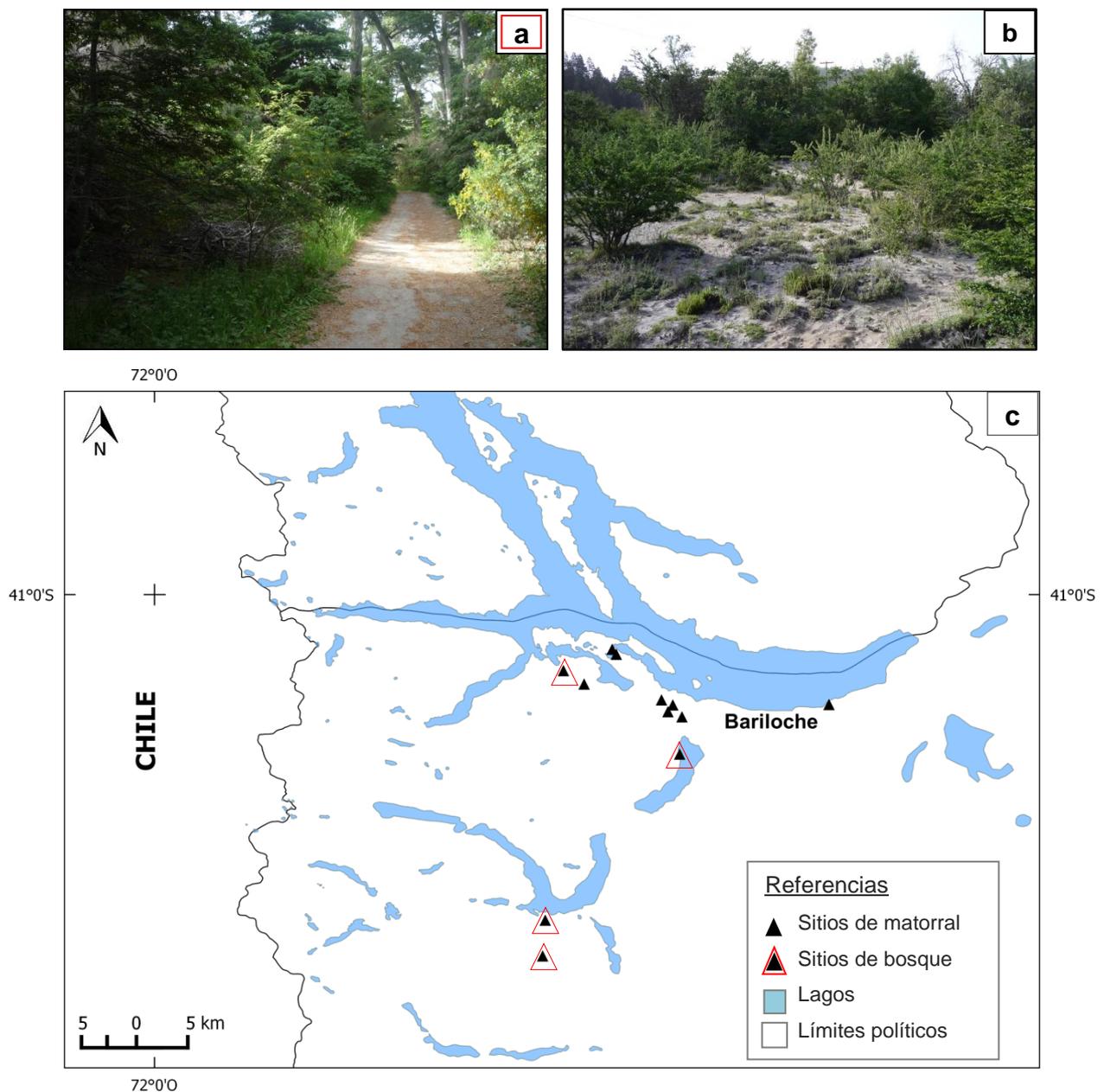


Figura 2.1. Sitios de muestreo. Fotografía de: a) un sitio de bosque; b) un sitio de matorral. c) Mapa con la ubicación geográfica de los sitios de bosque y matorral.

Análisis de datos

Se estimó el número de nidos por hectárea para cada especie por sitio. Estos datos luego se promediaron para obtener la abundancia de cada especie en coexistencia y solitario. Con estos datos, se realizó un modelo para evaluar si la abundancia de nidos difiere entre especies y ambientes. Debido a la naturaleza de los datos (conteos), la baja cantidad de muestras y el incumplimiento del supuesto de normalidad, procedimos a realizar los análisis mediante modelos lineales generalizados mixtos con distribución de Poisson (Zuur et al. 2009). Además, dado que las muestras de ambas especies las obtuvimos del mismo sitio, los datos presentan dependencia espacial. Los modelos mixtos, a través de la incorporación de efectos aleatorios, permiten lidiar con esta correlación incorporando al menos una variable explicativa de tipo categórico que represente esas unidades en que se agregan los datos. Es decir, tienen en cuenta qué variables medidas en muestras tomadas en un mismo sitio, probablemente, estén más relacionadas entre sí que mediciones realizadas en muestras de sitios diferentes (Zuur et al. 2009).

Para evaluar si la abundancia de nidos difiere entre especies y ambientes, se planteó un modelo general que contemplaba las siguientes variables:

$$\text{Nidos} \sim \text{especie} + \text{ambiente} + \text{especie} * \text{ambiente} + (1 | \text{Sitios})$$

La cantidad de nidos, definida como variable respuesta (variable de conteo) y especie (factor con 2 niveles) y tipo de ambiente (factor con 2 niveles) como variables predictoras. A su vez, dada la dependencia espacial, asumimos a los sitios como variable aleatoria.

Utilizamos el paquete glmmADMB (Fournier et al. 2012), que contempla la distribución Poisson y la posibilidad de evaluar efectos aleatorios. La función de enlace que se utilizó fue la log. El modelo mínimo adecuado se obtuvo mediante un enfoque de selección por prueba de hipótesis. Estos análisis se realizaron con la versión 3.2.4 del software libre R Core Team (2014).

Además, para evaluar si existen diferencias entre la densidad de nidos de cada especie en sitios con y sin coexistencia, se realizó un análisis de datos

categorizados mediante una tabla de contingencia de 2x2 (abundancia de cada especie con y sin coexistencia) y un test de Fisher.

RESULTADOS

En total se encontraron 83 nidos, de los cuales 36 fueron de *V. germanica* y 47 de *V. vulgaris* (Figura 2.2). Todos los nidos que se encontraron fueron subterráneos (Figura 2.3). De forma gráfica, se observa una leve relación negativa entre la cantidad de nidos de *V. germanica* y *V. vulgaris* pero no es estadísticamente significativa (Figura 2.4). De los 12 sitios muestreados, 8 presentaron nidos de ambas especies, 2 solamente nidos de *V. germanica* y 2 nidos de *V. vulgaris*. Los datos obtenidos para cada especie fueron: en los 8 sitios donde coexistían, *V. germanica* $3,12 \pm 0,67$ (ES) nidos/ha y *V. vulgaris* $4,70 \pm 0,85$ (ES) nidos/ha; en los 4 restantes, donde se encontraba solas, *V. germanica* $3,40 \pm 0,40$ (ES) nidos/ha y *V. vulgaris* $5,33 \pm 0,88$ nidos/ha. Sin embargo, esta diferencia entre sitios con y sin coexisten, no es significativa (Test de Fisher, $p=0,574$). La densidad sin coexistencia sólo se pudo calcular en ambiente de matorral, ya que en los sitios de bosque las especies siempre coexistían. Los datos obtenidos en estos sitios asumiremos que representan el máximo tamaño que la población puede alcanzar en equilibrio (utilizaremos esta información en el Capítulo 3). El nombre que recibe ese valor en ecología es el de “capacidad de carga” y se designa con la letra “K”.

En términos relativos *V. vulgaris* fue 1,3 veces más abundante que *V. germanica*. Según la salida del modelo, las abundancias entre especies difieren significativamente (Tabla 2.2). Esto no coincide con lo que se observa en la correlación, sin embargo, aunque nos sirven para observar patrones de manera gráfica, esos resultados pueden ser poco precisos, ya que los datos eran pocos y no cumplieron con el supuesto de normalidad. En cuanto a los ambientes, las abundancias fueron similares en bosque y matorral y no dependieron de la especie (i.e., la interacción ambiente x especie fue no significativa, Tabla 2.2). No obstante, si graficamos la cantidad de nidos por ambiente de cada especie, es posible observar, a grandes rasgos, diferencias entre *V. germanica* y *V. vulgaris* en ambientes de bosque (Figura 2.5). Esto puede deberse al bajo nivel de muestras.

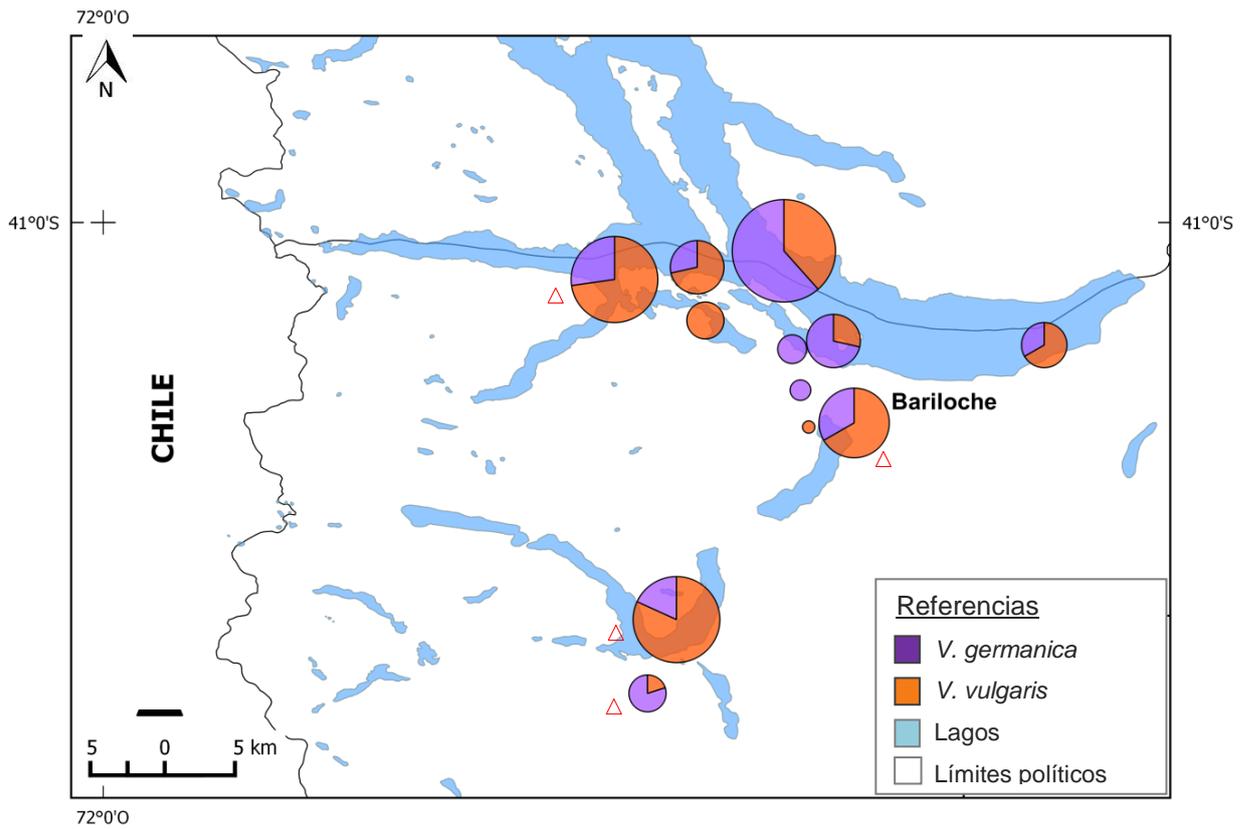


Figura 2.2. Abundancia relativa de nidos de *V. germanica* (violeta) y *V. vulgaris* (naranja) en los 12 sitios muestreados. El tamaño de los gráficos es proporcional a la abundancia total de nidos de *Vespula* spp. en cada sitio. Los sitios con un triángulo rojo corresponden a bosque.



Figura 2.3. Nidos subterráneos de *Vespula* spp., encontrados en ambientes de matorral

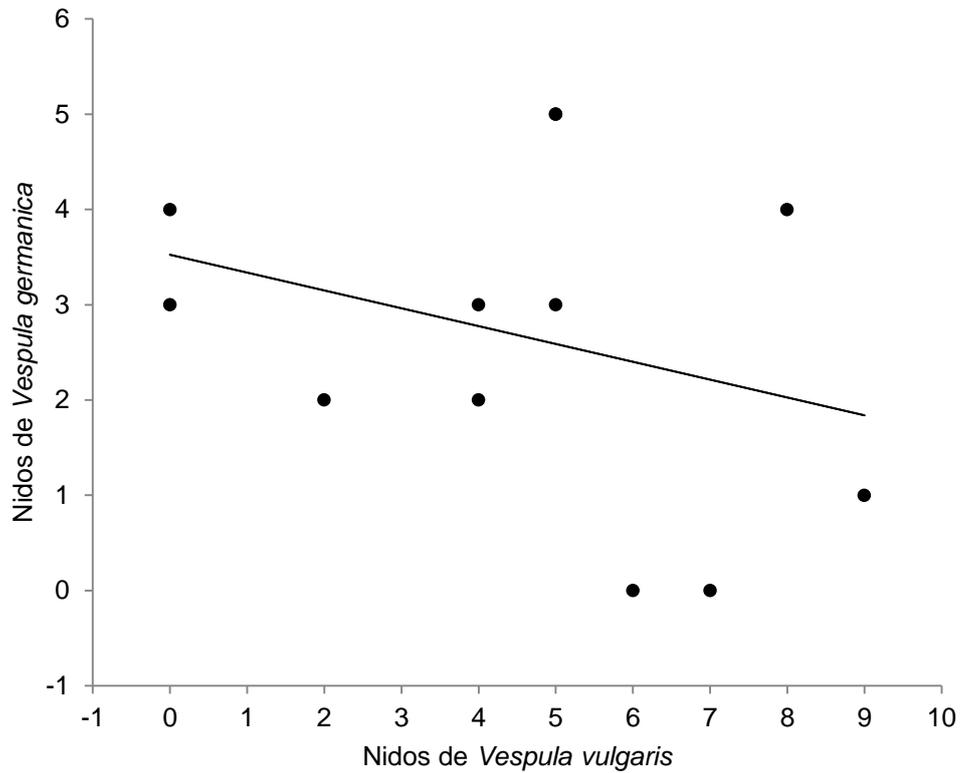


Figura 2.4. Correlación entre el número de nidos de *Vespula vulgaris* y el de *V. germanica* en 12 sitios. No se observa una tendencia significativa ($p=0,32$; $r=0,3$).

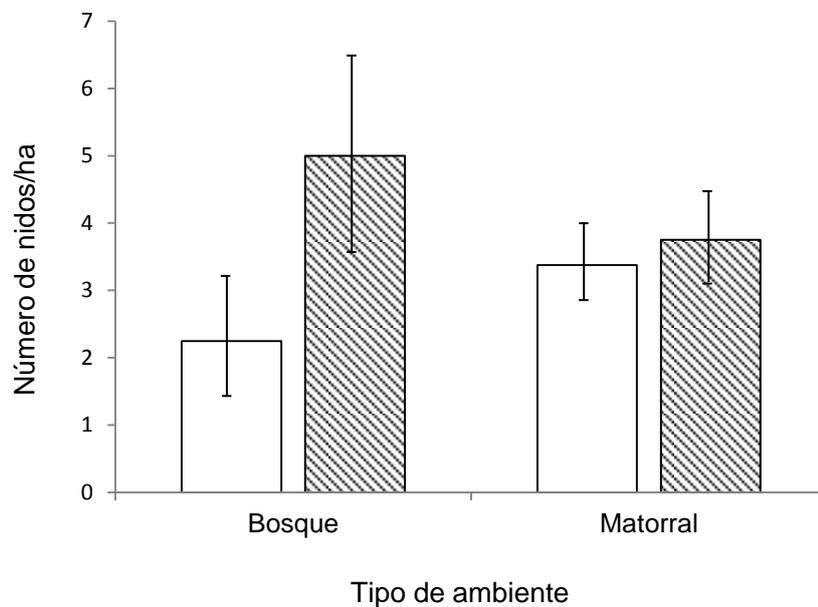


Figura 2.5. Densidad de nidos de *V. germanica* (barras blancas) y *V. vulgaris* (barras rayadas) en ambientes de bosque y matorral (en 12 sitios). Las barras indican las medias con sus errores estándares.

Tabla 2.2. Variables del modelo con distribución Poisson que explican la cantidad de nidos de *V. germanica* y *V. vulgaris*. Se muestra la significancia de las variables obtenida mediante GLMM.

Variable	Estimación	Error Std.	Valor p
(Constante)	0,811	0,333	0,015 *
especie	0,981	0,391	0,012 *
ambiente	0,288	0,391	0,462
especie*ambiente	-0,604	0,472	0,201

DISCUSIÓN

En este capítulo se estimó la abundancia de *V. germanica* y *V. vulgaris* en ambientes de bosque y matorral. De las dos especies de avispas invasoras estudiadas, *V. vulgaris* fue la más abundante. Esta diferencia entre especies no depende del ambiente. Además, los datos sugieren que la abundancia de nidos de ambas especies es mayor cuando están solas que cuando coexisten. Esta tendencia, y las abundancias diferentes, podría deberse a interacciones negativas entre estas especies, las cuales se evalúan en los próximos capítulos.

La información recopilada sobre abundancia de *V. vulgaris* en Argentina, es la primera desde su detección en el año 2010, a 50 km al este de la ciudad de San Carlos de Bariloche (Masciocchi et al. 2010). A pesar de su reciente arribo, esta especie ha logrado establecerse en varios sitios, siendo 12 nidos/ha su mayor abundancia encontrada. En promedio presenta una abundancia de 5,33 nidos/ha en sitios donde no coexiste con *V. germanica* y de 4,70 en sitios de coexistencia. Estos datos sugieren un exitoso establecimiento de *V. vulgaris* que parece no haber sido obstaculizado por la presencia de *V. germanica*. Por otro lado, según este estudio, la abundancia de *V. germanica* no ha variado en el tiempo en sitios donde aún está sola. La cantidad de nidos por hectárea de *V. germanica* en esta zona fue determinada en el año 2000 (Sackmann et al. 2001), siendo de 3,4 nidos/ha, igual que la encontrada en este trabajo en sitios

donde no coexiste con *V. vulgaris*, lo que sugiere, a primera vista, que sus poblaciones no han aumentado su abundancia en 14 años. Además, esto indicaría que, hasta el arribo de *V. vulgaris*, *V. germanica* ha logrado invadir exitosamente, formando parte de la comunidad receptora donde sus poblaciones se mantienen en equilibrio con el ambiente.

Estudios sobre la densidad poblacional de *V. germanica* y *V. vulgaris* se han realizado en pocos países, sumado a que los métodos, en su mayoría, no son comparables. En su área de distribución natural en el Reino Unido, la densidad de *V. vulgaris* varía entre 0,1 y 1,7 nidos por hectárea según datos de 22 años de seguimiento (Archer 2001). En Nueva Zelanda, donde *V. vulgaris* se registró por primera vez en 1980, estudios realizados por más de 19 años en seis sitios de bosques de *Nothofagus* spp. indican una abundancia media de 7 nidos por hectárea (Thomas et al. 1990, Barlow et al. 2002, Beggs et al. 2008) y hasta 2.500 avispas obreras por nido (Malham et al. 1991). Por el contrario, la densidad de nidos de *V. germanica* en dos sitios rurales de Nueva Zelanda fue considerablemente menor: 0,6 y 0,33 nidos/ha (Harris y Oliver 1993). En Argentina, la densidad de *V. germanica*, medida en cuatro sitios de matorral de la Patagonia, fue intermedia entre los sitios forestales y rurales de Nueva Zelanda, con 3,4 nidos/ha (Sackmann et al. 2001). A pesar de contar con poca información acerca de las abundancias de ambas especies de *Vespula* spp. a nivel mundial, se observa que pueden alcanzar altas densidades en sitios invadidos.

Según nuestros resultados, la diferencia entre las abundancias no depende del ambiente (bosque y matorral), sin embargo, no se tuvo en cuenta si los sitios se encontraban en zonas rurales o urbanas. Es posible observar que *V. germanica* es la única especie en sólo 2 sitios, los cuales, a su vez, se encuentran muy cercanos a 2 de los 3 sitios donde esta especie es más abundante que *V. vulgaris* (Figura 2.2). Esto podría deberse a la cercanía de estos 4 sitios con ambientes urbanos. Este tipo de ambiente puede presentar un aumento en la oferta de comida que se extiende durante todo el año. Según Fordham et al. (1991), el tipo de hábitat (urbano o rural) modifica indudablemente la dinámica poblacional de *V. germanica*. Estos autores demuestran que el 69% de los nidos se encuentran en sitios urbanos, y que éstos producen mayor cantidad de

obreras y de reproductivos que los nidos en sitios rurales. Por lo tanto, quizás esta sea una buena opción para lidiar con la presencia de *V. vulgaris* en la zona.

Con respecto al estudio de estas especies en distintos ambientes, en Nueva Zelanda se ha encontrado un marcado patrón de abundancias relacionado con el tipo de ambiente, donde *V. vulgaris* predomina en sitios de bosque de *Nothofagus* spp., mientras que ambas especies coexisten en ambientes abiertos en bajas densidades, en aproximadamente iguales proporciones (Clapperton et al. 1994). A pesar de diferir con nuestros datos, es importante tener en cuenta que esta diferencia puede deberse a la menor cantidad de sitios y años muestreados en este trabajo. Sumado a esto, cuando se grafica la cantidad de nidos en ambientes de bosque se observan diferencias, lo que nos podría sugerir una tendencia. Hasta el momento, este patrón de diferenciación de hábitats se ha registrado sólo en Nueva Zelanda. En Gran Bretaña, donde ambas especies son nativas, sus rangos geográficos se superponen (Archer 1978) con la salvedad de que *V. germanica* presenta una distribución altitudinal apenas algo más restringida que la de *V. vulgaris* (Spradbery 1973).

La detección de *V. vulgaris* en Argentina ha generado muchas dudas con respecto al efecto que esta avispa exótica tendrá sobre el nuevo ambiente y sobre *V. germanica*. Estos interrogantes surgen a partir de los antecedentes en Nueva Zelanda, donde ha logrado desplazar completamente a *V. germanica* de los bosques de *Nothofagus* spp. a sólo 2 años desde su arribo (Beggs et al. 2011). Además, *V. vulgaris* consume grandes cantidades de invertebrados nativos (Beggs y Rees 1999, Toft y Rees 1998), lo que genera impactos directos sobre la comunidad de invertebrados. Sumado a esto, según nuestros datos, la densidad total en sitios donde coexisten es de 7,5 nidos/ha. Es decir que, desde la llegada de *V. vulgaris*, se ha duplicado la cantidad de avispas que consumen, en teoría, recursos similares en un mismo ambiente. Teniendo en cuenta lo que ocurre en Nueva Zelanda y los resultados de este capítulo, futuros estudios y monitoreos deberían tener como objetivo conocer el estado de las poblaciones de *V. germanica* y *V. vulgaris* en Argentina. Por un lado, para generar conocimientos ecológicos de ambas especies y por otro, para evitar que *V. vulgaris* llegue a densidades problemáticas, afectando de manera

negativa numerosas actividades económicas (e.g., apicultura, horticultura y turismo, entre otras; ver Capítulo 1) e impactando sobre las poblaciones de especies de insectos nativos. Para esto último, es necesario también conocer qué tipo de presas consume en el NO de la Patagonia (esto se estudia en el Capítulo 3).



INTRODUCCIÓN

Durante el proceso de invasión, las especies exóticas deben atravesar exitosamente cada una de las etapas (arribo, establecimiento y expansión), superando una serie de barreras inherentes a cada una de ellas (Blackburn et al. 2011, Lockwood 2013). Durante las etapas de establecimiento y expansión, estas barreras están relacionadas con la interacción entre factores endógenos y exógenos a la especie (Liebhold y Tobin 2008). Entre los factores endógenos, podemos mencionar la capacidad reproductiva, el comportamiento de forrajeo y los mecanismos y el potencial de dispersión de la especie, mientras que entre los exógenos podemos incluir a las condiciones climáticas locales, los disturbios pre-existentes en el área invadida y las interacciones biológicas tanto con la biota nativa como con la exótica establecida, entre otros (Lockwood et al. 2007).

Las interacciones biológicas pueden obstaculizar o facilitar el establecimiento y expansión de especies invasoras en un nuevo ambiente. En general, se postula que la presencia de competidores impide o retrasa la propagación de nuevas especies. Mediante la reducción en el acceso a recursos por explotación de los mismos o interferencia, los competidores afectan negativamente la reproducción y la tasa de crecimiento poblacional de las especies no nativas (Davis 2009). La competencia por explotación de los recursos se da cuando los organismos requieren un recurso concreto y escaso y un organismo consume una parte importante de dicho recurso reduciendo la disponibilidad para los demás (Begon 1995). Según el principio de exclusión competitiva, dos especies no pueden coexistir si compiten por, al menos, un recurso que sea limitante para ambas (Gause 1934), por lo que la especie “fuerte” tiende a eliminar por competencia a la especie “débil” (Begon 2006). De todas formas, otras

variables pueden intervenir en este tipo de interacción. Cuando los recursos no son limitantes, las especies invasoras y nativas pueden afectarse negativamente si alguna explota recursos fundamentales con mayor eficiencia, como por ejemplo mediante la monopolización del alimento por mecanismos comportamentales durante el forrajeo (Masciocchi et al. 2010).

En el caso de los animales, la dominancia del invasor sobre el nativo cuando comparten un mismo nicho, a menudo está relacionado con su mayor tamaño y capacidad reproductiva o bien con la mayor amplitud de su nicho trófico. Por ejemplo, en España, la tortuga exótica de Florida (*Trachemys scripta elegans*) puede excluir a especies nativas, la tortuga leprosa (*Mauremys caspita*) y/o la tortuga europea (*Emys orbicularis*), de los hábitats con mayor insolación gracias a que alcanza tallas superiores, produce mayor descendencia, tiene una madurez sexual más temprana y una dieta más variada (Cady y Joly 2003). Del mismo modo, el visón americano (*Mustela vison*) está contribuyendo al retroceso del visón europeo (*Mustela lutreola*) en Europa debido a que es más agresivo, tiene un mayor tamaño y camadas más numerosas que éste último (Sidorovich et al. 1999). Otra variable que puede contribuir a la competencia asimétrica es la preferencia por ciertos tipos de alimento. Al estudiar competencia, no sólo se debe tener en cuenta la abundancia total de los recursos, sino también su abundancia relativa y relacionarla con las preferencias alimenticias que presentan las especies en estudio (Pereira et al. 2013).

Las especies que arriban, sin embargo, no necesariamente pueden competir con las especies nativas, sino también con otras especies residentes, es decir, invasoras precedentes o naturalizadas (Simberloff y Von Holle 1999). Por ejemplo, algunos trabajos han demostrado que especies de hormigas exóticas compiten entre sí, reduciendo el éxito de forrajeo y supervivencia, así como el establecimiento de nuevas colonias de ambas especies (Holway y Case 2001, Kabashima et al. 2007). Garvey et al. (2003) observaron que las poblaciones de *Orconectes rusticus*, una especie de cangrejo introducida en Wisconsin (EEUU), son afectadas no sólo por la presencia de una especie nativa, sino también por la interacción con otra especie de cangrejo exótica, *O. propinquus*, que ha invadido previamente.

Existe consenso sobre el papel de la competencia interespecífica en la estructuración de las comunidades (Connell 1980, Hölldobler y Wilson 1990, Begon 2006), de todas formas, aún resulta difícil evaluarla. A menudo podemos inferir la existencia de interacciones competitivas a través de diferentes estrategias adoptadas por las especies como por ejemplo, a través de la determinación del grado de superposición en el uso de recursos entre las mismas (Barlow 2002). El estudio del comportamiento de forrajeo entre posibles especies competidoras, donde se observen hábitos de alimentación similares (Masciocchi et al. 2010, Grangier y Lester 2012) o, de modo más robusto, la realización de experimentos de exclusión donde una especie es eliminada y la otra amplía su distribución y abundancia, pueden sugerir competencia (Fox et al. 1985). No menos importante para inferir la presencia de interacciones competitivas a escalas de poblaciones y comunidades ha sido, y sigue siendo, el uso de ecuaciones matemáticas que modelen la interacción (Kaplan et al. 2010).

Desde sus comienzos, los modelos matemáticos para describir procesos ecológicos son una parte fundamental de la investigación en ecología. Los modelos aparecen como una herramienta práctica cuando intentamos, de manera simple, predecir nuestras hipótesis experimentales o de campo, descubrir dinámicas que a primera vista no son evidentes, explorar posibles resultantes y contrastar con hipótesis y predicciones en sistemas biológicos cuya escala espacial o temporal escapan a una aproximación experimental (Momo y Capurro 2006). Además, los modelos también nos permiten formular conceptos teóricos y poner a prueba determinadas predicciones que derivan de esos conceptos, explorando incluso consecuencias contra intuitivas (Caswell 1989). Los modelos clásicos de depredación y competencia siguen formando parte del conjunto de instrumentos de uso frecuente en ecología. La mayor parte de la teoría competitiva actual se fundamenta en los modelos matemáticos desarrollados por Lotka (1932), Volterra (1926) y Gause (1934), quienes ampliaron la ecuación básica de crecimiento poblacional con denso-dependencia (i.e., la ecuación logística) para incluir los efectos de la competencia interespecífica.

El modelo de competencia de Lotka-Volterra tiene dos grandes utilidades. Puede ayudarnos a entender un sistema o proceso, o puede ser útil como herramienta de predicción. Idealmente, ocurren ambas cosas. La simplicidad del modelo es valorada como una ventaja por ciertos autores (Begon y Mortimer 1986), sin embargo, por esta misma razón es desacreditado por otros (Andrewartha y Birch 1953, Ayala 1973). Básicamente, lo que se le critica a este modelo es que asume que todos los individuos son equivalentes y que la capacidad de carga y los coeficientes de competencia son constantes. De todas formas, sigue siendo uno de los modelos más utilizados y, en muchos trabajos, los resultados se han ajustado exitosamente a las observaciones a campo (Morris y Pratt 2003). Por ejemplo, Dhondt (1977) ha podido explicar la competencia interespecífica por alimento entre dos especies de aves, *Parus major* y *P. caeruleus*, durante la época de apareamiento. Brown y Davidson (1977) han aplicado el modelo para examinar la posible competencia por alimento entre hormigas y roedores en los desiertos de Arizona. Kaplan et al. (2010) han utilizado este modelo para sumar información sobre el proceso de invasión de dos especies exóticas de mosquitos, *Aedes albopictus* y *A. aegypti*, en las Islas Bermuda. Sin embargo, estos últimos autores plantean la necesidad de sumar otros estudios para entender el proceso de forma más real y eficiente.

En la Patagonia argentina, *Vespula germanica* y *V. vulgaris* (registradas por primera vez en 1980 y 2010, respectivamente; ver Capítulo 1 para más detalles) son avispas invasoras muy similares morfológica y conductualmente. Ambas especies se definen como depredadoras oportunistas y carroñeras, alimentándose de una gran variedad de insectos como de animales muertos y desechos (Akre y MacDonald 1986, Barr et al. 1996), pero con notables preferencias alimenticias afectadas por el desarrollo de sus colonias y la oferta relativa (Pereira et al. 2013, Spurr 1995, 1996). Estos véspidos, presentan un complejo comportamiento de forrajeo, lo que se relaciona directamente con el éxito de la colonia y posiblemente con sus exitosas invasiones en varios países del mundo (Beggs et al. 2011). En Nueva Zelanda, donde estas especies están presentes, existen numerosos estudios sobre la biología, dinámica poblacional y el proceso de invasión de ambas (Sandlant y Moller 1989, Harris et al. 1991,

Clapperton et al. 1994, Beggs et al. 2011). *V. vulgaris* ha invadido exitosamente diferentes regiones de Nueva Zelanda, en alguna de ellas logrando desplazar totalmente a *V. germanica* y en otras alcanzando densidades de coexistencia. En Argentina, se han realizado varios estudios sobre *V. germanica* (D'Adamo y Lozada 2009, Moreyra et al. 2012, Masciocchi et al. 2013, Pereira et al. 2013, Buteler et al. 2016) pero se sabe muy poco sobre *V. vulgaris* y no existe información acerca de la interacción entre ambas.

Si bien las dos especies de avispa presentan una dieta amplia, el desplazamiento de una especie por otra podría esperarse también en organismos generalistas con marcada preferencia por alguno de los ítems de su dieta (Pereira et al. 2013). Además, es posible que algunos recursos se vuelvan limitantes en algún momento del desarrollo de las colonias, forzando las interacciones competitivas. Por ejemplo, hacia finales de la temporada estival y durante el otoño, se ha observado que la demanda por alimentos proteicos domina las preferencias de ambas especies (Spradbery 1973, Spurr 1995, Sackmann et al. 2000, 2008). Al mismo tiempo, esta demanda coincide con un descenso en la abundancia general de insectos presa, asociada con la llegada del otoño (Sackmann et al. 2000, Sackmann y Flores 2009). Sumado a esto, es durante esta época que las reinas, en su etapa larval, deben aumentar de peso a través de la alimentación provista por obreras para afrontar el invierno. Por esta razón, principalmente, es que durante el otoño, la demanda de alimentos ricos en proteínas es muy alta. La grasa acumulada durante la alimentación se consume en el período de hibernación (ie.: metamorfosis) (Spradbery 1973). Si un individuo se convierte en pupa o continúa creciendo se determina hormonalmente, generalmente después de un determinado tamaño o peso mínimo alcanzado (Slánsky y Scriber 1985). Si la calidad y la cantidad del alimento, y otras características ambientales, son adecuadas, las larvas alcanzan su peso ideal para la fase de pupa (Harris 1995). Por el contrario, si las larvas consumen todo su alimento antes de llegar a su peso ideal (pero después de alcanzar el peso mínimo requerido para empupar), todavía serán capaces de convertirse en pupa, pero con un peso subóptimo, lo que produce reinas de menor calidad (Harris 1992). En este contexto, es que especies

generalistas pueden superponer sus demandas en algunos alimentos críticos y a la vez escasos, fomentando interacciones del tipo competitivo.

Con el fin de investigar si *V. germanica* y *V. vulgaris* presentan un patrón de uso del recurso alimenticio similar que genere potenciales interacciones competitivas entre ambas, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

1. Describir la dieta proteica de *V. germanica* y *V. vulgaris*.
2. Comparar el tamaño y el peso promedio de las presas consumidas por *V. germanica* y *V. vulgaris*.
3. Cuantificar la superposición del nicho trófico entre ambas especies de avispas.
4. Predecir la resultante del proceso de invasión, mediante el desarrollo de modelos de competencia interespecífica.

Dado que *V. germanica* y *V. vulgaris* son especies afines con hábitos de forrajeo similares, postulamos que sus dietas son muy similares, sugiriendo la existencia de interacciones competitivas cuando el desarrollo colonial coincide con la disminución en la oferta de alimentos. Si esto sucede, esperamos que los modelos nos predigan la ausencia de coexistencia de ambas especies en el área invadida del NO de la Patagonia argentina.

MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo se desarrolló en el Parque Nacional Nahuel Huapi (PNNH), ubicado en la región andina de la Patagonia Argentina (ver Capítulo 1). Se trabajó solamente en áreas de matorral, ya que, en este ambiente se obtuvieron datos de la densidad de *V. germanica* y *V. vulgaris* en coexistencia y solitario (ver Capítulo 2), necesarios para realizar los modelos de competencia. El muestreo de dieta se llevó a cabo en 4 sitios en total (ver Capítulo 2 para detalle de los sitios).

Diseño experimental**Dieta proteica de *V. germanica* y *V. vulgaris***

Para describir la dieta en base a recursos proteicos de ambas especies, se tomaron muestras de las presas que las obreras ingresan al nido, utilizando una trampa de entrada (Figura 3.1), modificada de Harris y Oliver (1993). De los nidos marcados (ver Capítulo 2), se escogieron 10 de cada especie, repitiendo el ensayo dos veces para cada nido. Cada repetición se realizó con una diferencia de dos días.

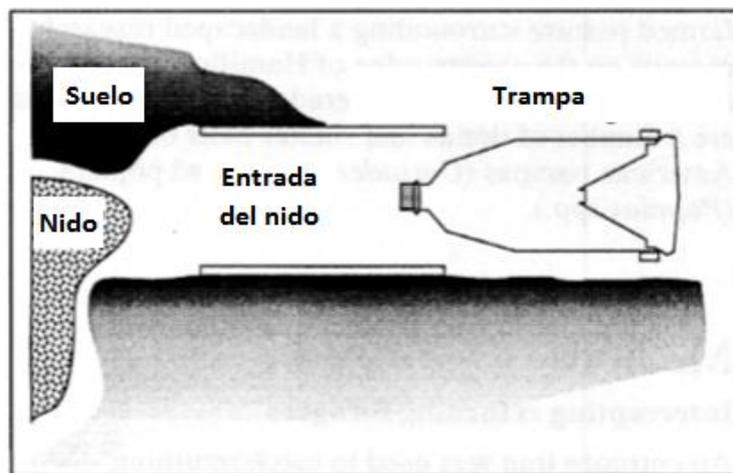


Figura 3.1. Diseño de trampa utilizada para capturar forrajeras que regresan al nido (extraído y modificado de Harris y Oliver (1993)).

Las trampas se colocaron en la entrada de cada nido, causando la menor perturbación posible. Una vez ubicada la trampa en un nido, se colocaba otra trampa en un nido de la especie contraria, para realizar un muestreo simultáneo de las dos especies y que no existan diferencias relacionadas con el momento de muestreo. Después de 10 minutos, la trampa se retiraba y las obreras se asfixiaban con CO₂. Luego, en el laboratorio, los fragmentos de presas se retiraron para su identificación (Figura 3.2). Los ensayos se realizaron durante el mes de mayo (cuando la demanda de proteínas de las colonias aumenta coincidiendo con una disminución en la abundancia de presas) del 2014 en horarios de alta actividad de las avispas (aproximadamente entre las 10 y 17 hs).



Figura 3.2. Secuencia de obtención de presas. (a) trampa colocada en la entrada del nido. (b) trampa retirada del nido, luego de 10 minutos. (c) obreras muertas, retiradas de las trampas. (d) obtención de las presas que ingresaron las obreras.

Todas las muestras provenientes de las trampas se procesaron bajo lupa con un aumento de hasta 25X. Los ejemplares se clasificaron hasta el nivel taxonómico de Orden debido al deterioro que muchas veces sufrían. Las muestras se enviaron a un especialista para confirmar su identificación (ver agradecimientos).

Tamaño de las presas: largo y peso

Para poder comparar el largo y el peso de las presas que consumen *V. germanica* y *V. vulgaris*, se pesó y se midió cada una de las presas, enteras o fragmentadas, obtenidas de cada nido y luego se promedió el dato por especie.

Inmediatamente después de la obtención de las presas de cada nido, éstas se colocaban en placas de Petri y se pesaban utilizando una balanza digital. De esta manera, se registró el peso real que acarreaban las obreras, sin modificación del peso por pérdida de humedad. El largo total de las presas por nido se calculó utilizando el programa *Hoja versión 3.3* (Figura 3.3). Este

programa genera tablas de mediciones morfológicas para el análisis posterior mediante taxonomía numérica. Teniendo una medida conocida, se genera un patrón de longitud que luego se utiliza como referencia para medir las presas.



Figura 3.3. Procedimiento para medir muestras en el programa *Hoja 3.3*. (a) Determinación de un patrón de medida conocido. (b) Medición de la longitud de la presa.

Además, se compararon los tamaños de las obreras de *V. germanica* y *V. vulgaris*, utilizando un calibre digital, con el fin de relacionarlos con el tamaño de las presas.

Análisis de datos

Para conocer si las proporciones de los distintos tipos de presa difieren entre *V. germanica* y *V. vulgaris*, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, haciendo una comparación de a pares entre las dos especies para cada orden. Las diferencias entre el peso y la longitud de las presas que acarrearon *V. germanica* y *V. vulgaris* al nido, se analizaron con la prueba no paramétrica de Mann-Whitney de dos colas. El tamaño de las obreras se comparó mediante una prueba de Mann-Whitney de dos colas. Todos los análisis se realizaron con el software InfoStat (Di Rienzo et al. 2010).

Superposición en el nicho trófico entre *V. germanica* y *V. vulgaris*

Para determinar la superposición de dietas entre ambas especies de *Vespula*, se utilizó el índice simétrico de Pianka (1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_i^2 \cdot p_j^2}}$$

donde p_{ij} y p_{ik} son las proporciones del recurso i utilizadas por la especie j y k .

Este índice varía entre 0, cuando la dieta es completamente distinta, y 1, cuando son idénticas. Un valor cercano a 1 es considerado una superposición de nichos alta, mientras que un valor cercano al 0 una superposición baja, lo que representaría, en caso de recursos limitantes, ausencia de competencia.

Preferencias alimenticias en *Vespula germanica* y *V. vulgaris*

Para establecer la preferencia de *V. germanica* y *V. vulgaris* por diferentes presas, se utilizó el índice de Manly. Este índice estima las preferencias del predador relacionadas con la disponibilidad de ítems que puede consumir (Manly et al. 1972). El estimador α , representa la contribución relativa de cada ítem en la dieta, bajo la suposición de que todos los ítems son igualmente abundantes (Chesson 1983). Si bien este supuesto se aleja de lo que sucede

en la naturaleza, no afecta los resultados cuando estos son usados con fines comparativos entre dos especies, cuando éstas explotan los mismos ambientes. Si la dieta de un consumidor consiste enteramente del ítem i , entonces $\alpha=1$. Por el contrario, si el ítem i no es representativo de su dieta, $\alpha=0$.

La ecuación que se plantea es:

$$\alpha_i = \frac{r_i/n_i}{\sum_{j=1}^m r_j/n_j}$$

donde $i = 1, 2, \dots$ y m es la cantidad de categorías de presas. La variable r representa la abundancia de un determinado ítem en la dieta del depredador y n representa la abundancia total de ítems en la dieta. Si el valor del índice es mayor que $1/m$, indica una preferencia por un tipo de presa en particular, por el contrario, si el índice es menor que $1/m$, se puede inferir que no existe preferencia.

Modelos de interacción competitiva entre *V. germanica* y *V. vulgaris*

Para determinar si el grado de similitud en la composición de la dieta de ambas especies de avispas genera competencia, se utilizó el modelo de Lotka-Volterra de competencia interespecífica (Volterra 1926, Lotka 1932, Takeuchi 1996, Neal 2004, Momo y Capurro 2006).

Lotka (1932) y Volterra (1926) ampliaron la ecuación logística, utilizada en los modelos de crecimiento denso-dependientes, incluyéndole efectos de competencia interespecífica. Estos autores desarrollaron el modelo conocido como Lotka-Volterra, el cual simula el resultado de interacciones cuando dos especies consumen recursos similares. Por ejemplo, permite determinar la posible exclusión competitiva, donde una especie competitivamente superior excluye a otra de una determinada área (Gause 1934).

Mediante ecuaciones de crecimiento, el modelo de Lotka-Volterra, intenta explicar cómo la tasa de cambio de la abundancia (dN_i/dt) de una especie depende de su propia densidad poblacional (N_i) y de la densidad de su

competidor (N_2). El modelo específico para la interacción entre dos especies de avispas y los valores de parámetros utilizados en este estudio se describen más abajo. Debido a que cada una de las dos especies competidoras ejerce un efecto sobre la otra, la descripción de la relación interespecífica requiere dos ecuaciones, una para cada especie (*V. germanica* y *V. vulgaris*).

El sistema de ecuaciones acopladas definido para el sistema biológico bajo estudio es:

$$V. \textit{germanica} \quad \frac{dN_{VG}}{dt} = r_1 \cdot N_{VG} \left(1 - \frac{N_{VG} + \alpha \cdot N_{VV}}{K_1}\right)$$

$$V. \textit{vulgaris} \quad \frac{dN_{VV}}{dt} = r_2 \cdot N_{VV} \left(1 - \frac{N_{VV} + \beta \cdot N_{VG}}{K_2}\right)$$

Donde:

K_1 : densidad máxima de la población o capacidad de carga de *V. germanica*

K_2 : densidad máxima de la población o capacidad de carga de *V. vulgaris*

r_1 : tasa intrínseca de crecimiento de *V. germanica*

r_2 : tasa intrínseca de crecimiento de *V. vulgaris*

α : coeficiente de competencia de *V. germanica*

β : coeficiente de competencia de *V. vulgaris*

Los coeficientes de competencia α y β pueden ser considerados como la medida del grado hasta el cual individuos de una especie utilizan los recursos de individuos de la otra especie (Momo y Capurro 2006).

Los valores de N_1 , N_2 , K_1 y K_2 se obtuvieron a partir de la cantidad de nidos de cada especie en sitios donde coexisten (N) y sitios donde están solas (K) (ver Capítulo 2).

La tasa intrínseca de crecimiento fue considerada la misma para ambas especies dado que desconocemos ese dato. De todas formas, hasta el momento la bibliografía sugiere que las tasas de crecimiento son similares (Moller 1991, Donovan et al. 1992, Leathwick 1997, Leathwick et al. 1999).

Además, el resultado de la competencia en el modelo depende de los parámetros K y los coeficientes de competencia. En cambio, las tasas determinan la velocidad con la que se consigue el resultado, pero no el resultado en sí (Begon 2006).

Los coeficientes de competencia se calcularon a partir del índice asimétrico de superposición de nichos de MacArthur y Levin (1967) definido como:

$$\text{(Especie 1)} \quad M_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sum_i^k p_{ij}^2}$$

$$\text{(Especie 2)} \quad M_{kj} = \frac{\sum_i^n p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sum_i^k p_{ik}^2}$$

donde p_{ij} y p_{ik} son las proporciones del recurso i utilizadas por la especie j y k . Este índice es asimétrico y permite obtener un coeficiente de competencia para cada especie.

Para determinar el punto de equilibrio entre las poblaciones de *V. germanica* y *V. vulgaris*, se realizó un diagrama de fases, mediante el examen de isoclinas (Edelstein-Keshet 1988, May y McLean 2007). Ambas especies de *Vespula* estarán en equilibrio cuando:

$$\frac{dN_{VG}}{dt} = 0 \quad y \quad \frac{dN_{VV}}{dt} = 0$$

Esto ocurre cuando las poblaciones dejan de crecer. En este caso, las ecuaciones son:

$$N_{VG} = K_{VG} - \alpha N_{VV} \quad y \quad N_{VV} = K_{VV} - \beta N_{VG}$$

Estas dos ecuaciones definen dos rectas denominadas isoclinas de crecimiento cero.

Los datos modelados se graficaron utilizando Populus 5.4 (2005) y Microsoft Excel (2010).

RESULTADOS

Dieta proteica de *V. germanica* y *V. vulgaris*

De las trampas colocadas en la entrada de nidos de *V. germanica*, se interceptaron 2022 forrajeras, de las cuales 245 (12%) entraban con presas. Del total de las presas recuperadas, el 78% fueron insectos y el resto correspondían a restos no identificables. Para *V. vulgaris*, un total de 1936 obreras fueron capturadas, de las cuales 202 (10,4%) cargaban presas. De éstas, la mayoría (89%) correspondía a insectos.

Con respecto a la composición de la dieta, existen diferencias entre algunos tipos de presas que *V. germanica* y *V. vulgaris* ingresan al nido (Prueba de Kruskal-Wallis, $p=0,02$; Figura 3.4). Las presas identificadas de *V. germanica* fueron, en su mayoría, insectos pertenecientes al orden Diptera (36%) y Orthoptera (18%). Por otro lado, *V. vulgaris* presentó una dieta compuesta en su mayoría por Hemiptera (35%) y Coleoptera (19%).

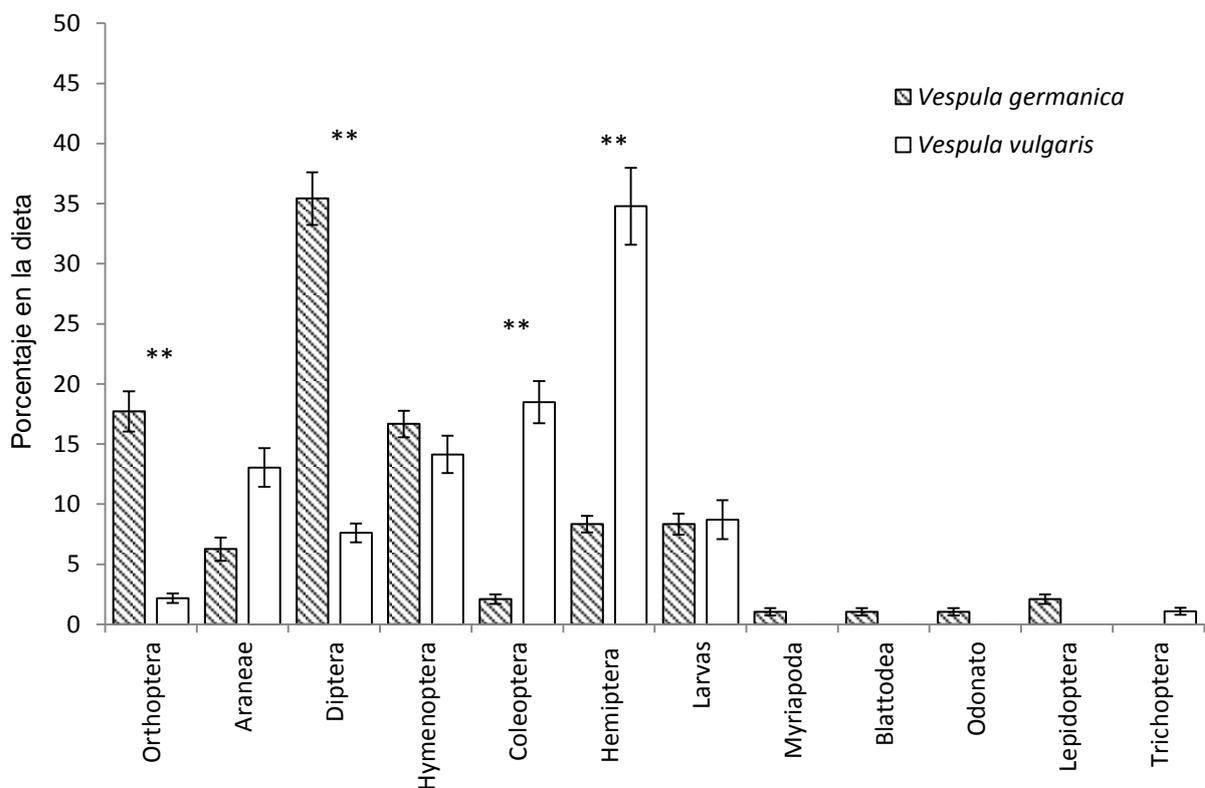


Figura 3.4. Porcentaje promedio (\pm error estándar) de diferentes órdenes de artrópodos en la dieta de *Vespa germanica* (barras rayadas) y *V. vulgaris* (barras blancas) (N=10 nidos). ** indica diferencias significativas ($p<0,05$) entre especies de avispa según la prueba de Kruskal-Wallis.

Tamaño de las presas: largo y peso

Las obreras de *V. germanica* regresaron al nido con presas de un largo promedio 1,6 veces mayor que las de *V. vulgaris*, siendo esta diferencia significativa (Mann-Whitney, $Z=2,02$, $p=0,043$; Figura 3.5). Además, se observa que la frecuencia con la que *V. vulgaris* acarrea presas que pesan entre 0,16 y 0,35 cm representa casi el 70% de los casos. En cambio, *V. germanica* transporta, en un 46%, presas que se encuentran en un rango de 0,47-0,68 cm (Figura 3.6).

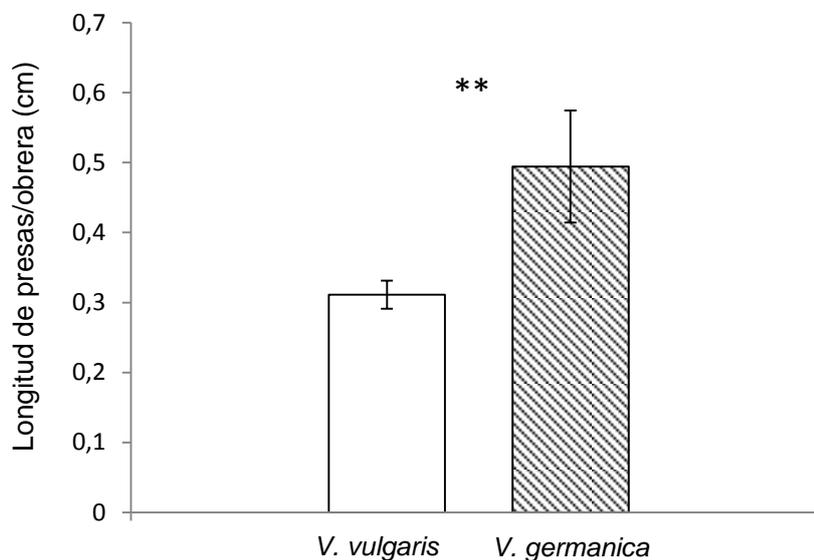


Figura 3.5. Largo promedio (\pm error estándar) de las presas que ingresaron al nido obreras de *V. vulgaris* y *V. germanica* (cm) ($p=0,03$, $N= 10$ nidos, prueba de Mann-Whitney).

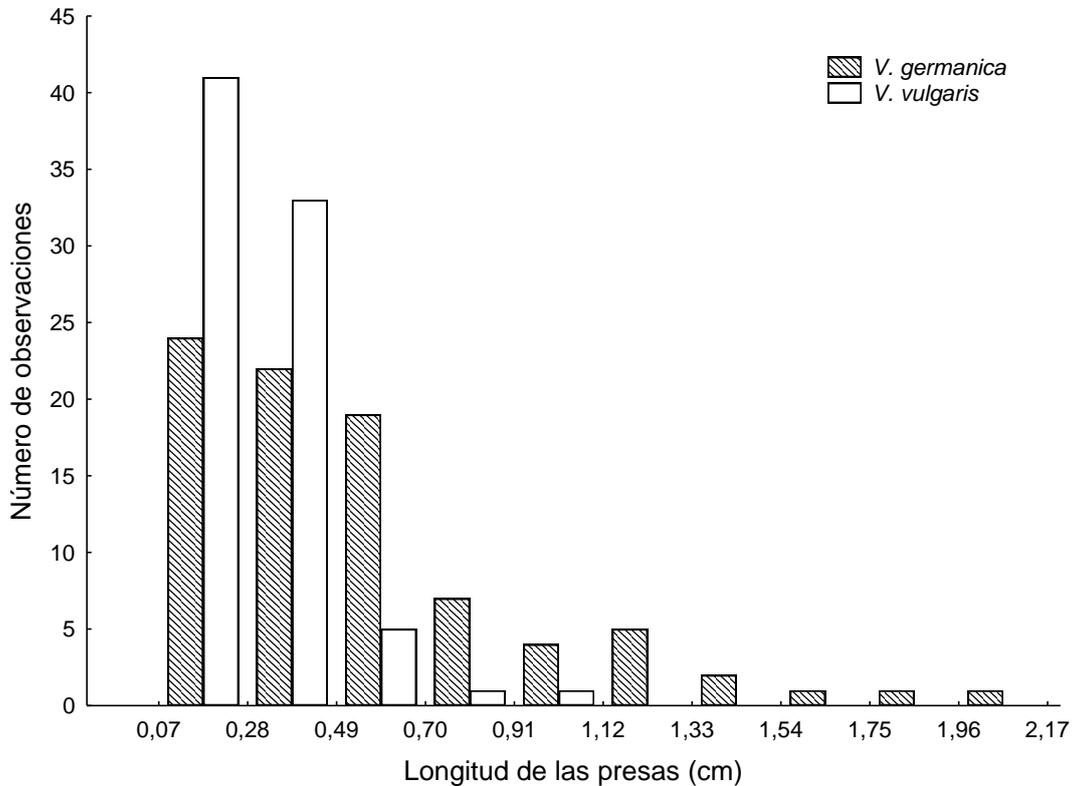


Figura 3.6. Histograma de frecuencias de las longitudes de las presas acarreadas por *V. vulgaris* y *V. germanica* (cm).

Con respecto al peso, las obreras de *V. germanica* regresaron con presas que en promedio pesaban 3,32 veces más que las presas cargadas por obreras de *V. vulgaris*, siendo esta diferencia significativa (Mann-Whitney, $Z=2,085$, $p=0,03$; Figura 3.7). Además, se observa que la frecuencia con la que *V. vulgaris* acarrea presas de menos de 0,004 g representa casi el 70% de los casos, mientras que *V. germanica* acarrea el 80% de sus presas en un rango de 0,003-0,03 (Figura 3.8).

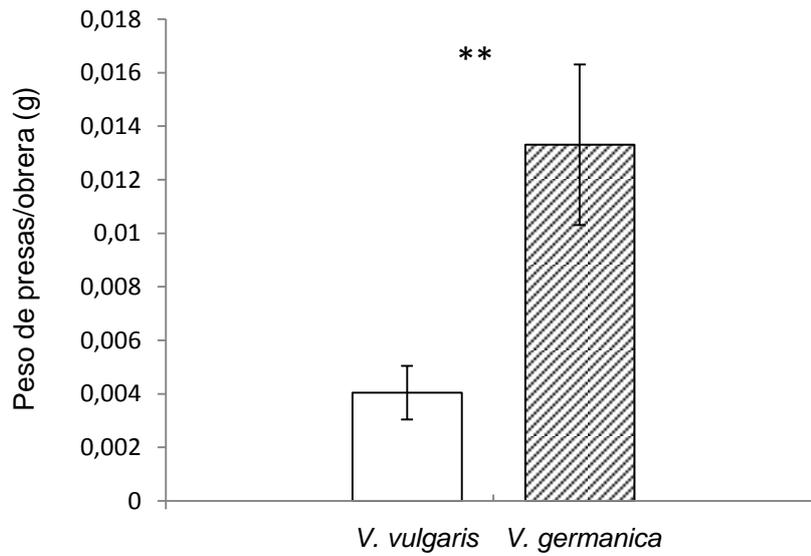


Figura 3.7. Peso promedio (\pm error estándar) de las presas que ingresaron al nido obreras de *V. vulgaris* y *V. germanica* (g) ($p=0,03$, $N= 10$ nidos, prueba de Mann-Whitney).

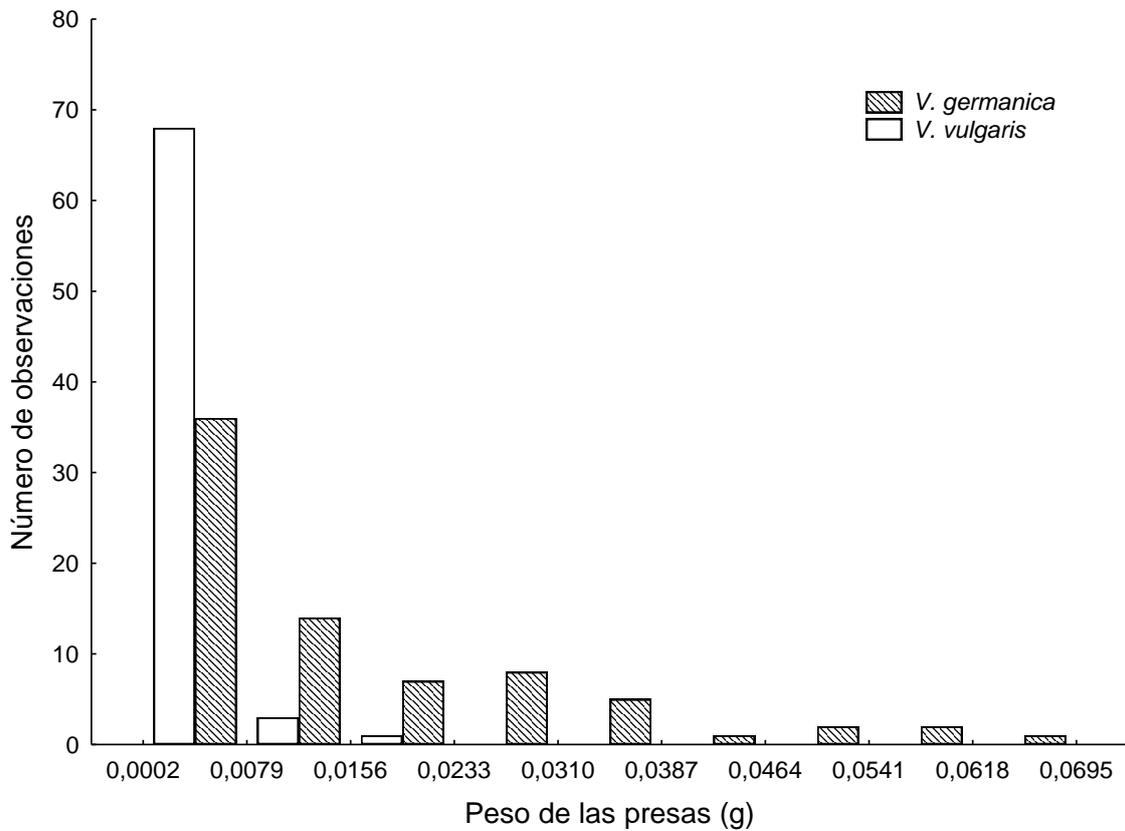


Figura 3.8. Histograma de frecuencia de los pesos de las presas acarreadas por *V. vulgaris* y *V. germanica* (g).

En relación al tamaño de las obreras de *V. germanica* y *V. vulgaris*, se encontraron diferencias significativas, siendo más largas las de *V. germanica* ($12,73 \pm 0,31$ mm) que las de *V. vulgaris* ($10,98 \pm 0,96$) (Mann-Whitney, $Z=2,2$, $p=0,02$; Figura 3.9).

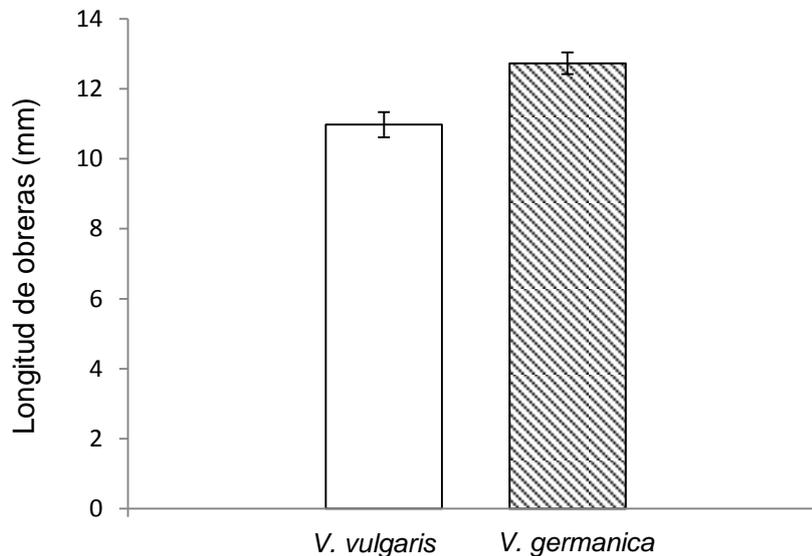


Figura 3.9. Largo promedio (\pm error estándar) de obreras de *V. vulgaris* y *V. germanica* ($p=0,02$, $N= 7$, prueba de Mann-Whitney).

Superposición de nichos

El índice simétrico de Pianka fue de 0,538, lo que indica un grado medio de superposición de nichos, en cuanto al recurso alimenticio.

Puesto que estos coeficientes reflejan superposición en el uso de los recursos, las diferencias sugieren que en los sitios muestreados existen recursos que cada especie utiliza diferencialmente.

Preferencias alimenticias en *Vespula germanica* y *V. vulgaris*

Los diferentes índices de Manly se compararon con $1/m = 0,083$ para concluir si existe o no preferencia por algunos tipos de presas. Según los α obtenidos, tanto *V. germanica* como *V. vulgaris* presentaron preferencia por 5 de los 12 tipos de presas ingresadas al nido, de los cuales 3 son compartidas por ambas (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Preferencias de *V. germanica* y *V. vulgaris* por diferentes tipos de presas. El índice de Manly se representa con α y se compara con $1/m=0,083$ (Ver texto). Los datos en negrita indican una preferencia por esos ítems y el * los ítems preferidos por ambas especies.

Orden (tipo de presa)	α	
	<i>V. germanica</i>	<i>V. vulgaris</i>
Orthoptera	0.1789	0.0217
Araneae	0.0632	0.1304
Diptera	0.3579	0.0761
Hymenoptera *	0.1684	0.1413
Coleoptera	0.0105	0.1848
Hemiptera *	0.0842	0.3478
Larvas *	0.0842	0.0870
Myriapoda	0.0105	0.0000
Blattodea	0.0105	0.0000
Odonato	0.0105	0.0000
Lepidoptera	0.0211	0.0000
Trichoptera	0.0000	0.0109

Modelos de interacción competitiva entre *V. germanica* y *V. vulgaris*

El coeficiente de competencia de *V. germanica*, calculado mediante el índice asimétrico de MacArthur y Levins, fue de 0,53. Los datos de cantidad de nidos/hectárea en sitios donde coexisten y en sitios donde cada especie está sola fueron $N_1=3,12$ y $K_1=3,4$ respectivamente (ver capítulo 2). Por otro lado, el coeficiente de competencia de *V. vulgaris* fue de 0,54, con $N_2=4,7$ y $K_2= 5,33$. Con estos datos, se modeló la dinámica de crecimiento poblacional de cada una de las especies (Figura 3.10).

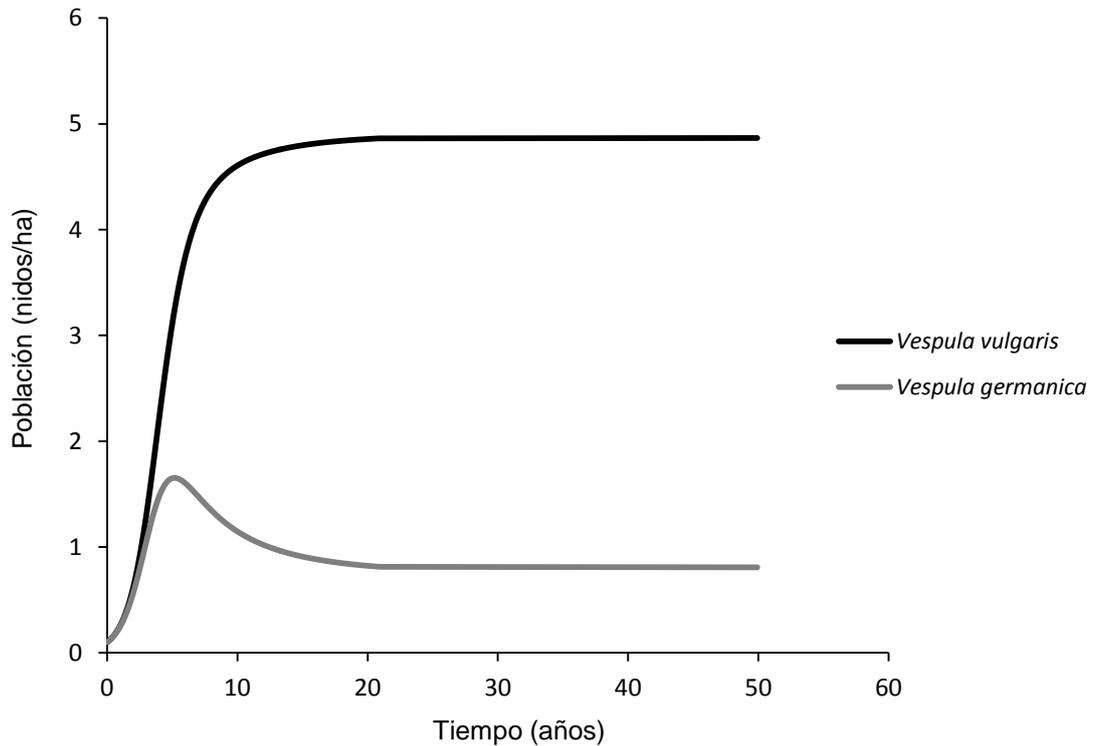


Figura 3.10. Tendencia de crecimiento poblacional de *V. germanica* y *V. vulgaris* en el tiempo (años) simulados bajo el modelo de Lotka-Volterra y según parámetros definidos en función a las abundancias y las dietas de cada especie.

Según el modelo, las poblaciones de *V. vulgaris* crecen exponencialmente hasta alcanzar los 4,83 nidos/ha, donde se mantendrían en un equilibrio estable. Sin embargo, las poblaciones de *V. germanica* crecen hasta alcanzar un máximo de 1,65 nidos/ha y luego disminuyen hasta equilibrarse en 0,85 nidos/ha, en aproximadamente 20 años.

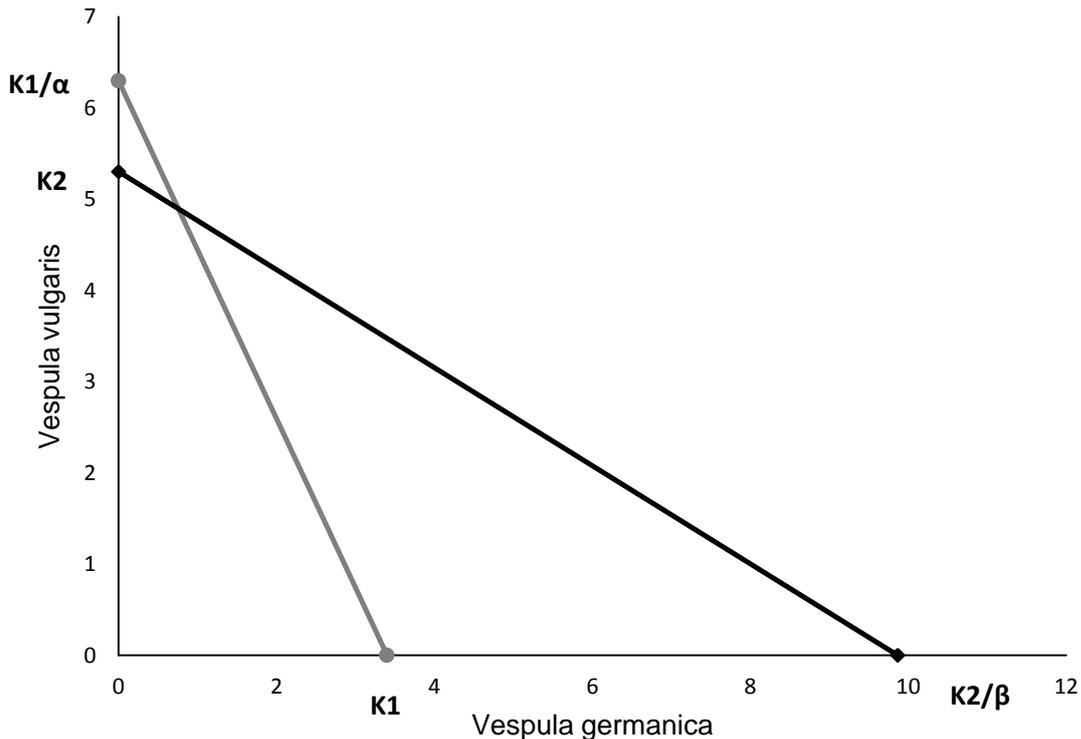


Figura 3.11. Isoclinas de crecimiento cero que representan los efectos de la competencia entre *V. germanica* (gris) y *V. vulgaris* (negro).

En el diagrama de fases, se puede observar que las isoclinas se intersectan ($x=0,83$, $y=4,86$) en densidades positivas para ambas especies (Figura 3.11). Dado que tanto α como β son menores que uno, entonces se obtienen las siguientes desigualdades: **1) $K1 < K2 / \beta$** y **2) $K2 < K1 / \alpha$** . Por lo tanto, la capacidad de carga propia de cada especie es menor que el equivalente en individuos de la otra especie. La consecuencia de esta expresión matemática es que la población de *V. germanica* ejercería un efecto de inhibición menor sobre la población de *V. vulgaris* que la que ésta se produce sobre sí misma y viceversa. Esto representa que la interacción a largo plazo entre estas especies resulta en un equilibrio estable con coexistencia en ambientes de matorral. Esta convivencia refleja que las especies coexisten de forma estable porque cada una se inhibe a sí misma más que a la otra. Por lo tanto, ninguna puede alcanzar una densidad capaz de eliminar a la otra.

DISCUSIÓN

En este capítulo se compararon las dietas de *V. germanica* y *V. vulgaris*, tanto en su composición como con relación al tamaño y peso de las presas. La composición general de la dieta de ambas especies es similar, sin embargo, se observó que existen diferencias en algunos tipos de presas que son más elegidas por cada una de las avispas. *V. germanica* forrajea, en mayor parte, sobre insectos pertenecientes a los órdenes Diptera y Orthoptera. En cambio, *V. vulgaris* presenta una dieta compuesta en su mayoría por insectos de los órdenes Hemiptera y Coleoptera. Sumado a esto, la diferencia en el tamaño de las presas, tanto el largo como el peso, podría ser el resultado de un uso distinto de los recursos alimenticios. Además, se encontraron diferencias entre el tamaño de las obreras, siendo más grandes las de *V. germanica*, lo que podría permitirles cargar presas más largas y pesadas. Esto coincide con lo propuesto por Spradbery (1973), quien observó que las obreras de *V. germanica* son generalmente más grandes que las de *V. vulgaris*. Las diferencias observadas podrían sugerir que *V. vulgaris* y *V. germanica* presentan una partición en el consumo de las presas con un efecto en la reducción de la competencia interespecífica, al menos por recursos alimenticios ricos en proteínas. De todas formas, para afirmar esta sugerencia con precisión, se deberían optimizar los muestreos en el futuro. Según el índice de superposición de nichos de Pianka, ambas especies presentan cierto grado de superposición, sin embargo, el modelo de Lotka-Volterra predice que logran coexistir.

A modo general, la dieta de *V. germanica* y *V. vulgaris* en el NO de la Patagonia es similar a la registrada en otros lugares. En Chile, se encontró que los órdenes más consumidos por *V. germanica* son Araneae, Lepidoptera y Diptera (Magunacelaya et al. 1986). En Nueva Zelanda, donde comparan las dietas de ambas especies, *V. germanica* lleva al nido un mayor porcentaje de Diptera y un menor porcentaje de Araneae y Hemiptera que *V. vulgaris* (Harris y Oliver 1993). Sin dudas, las proporciones exactas varían en cada sitio, dependiendo de la abundancia local de las presas reflejando la conducta

oportunista de ambas especies. Harris (1991) registra diferencias no sólo entre sitios, sino también en los mismos lugares en diferentes años. Este autor sugiere que esta diferencia refleja distintos patrones de uso de micro-hábitat. En sitios donde ambas coexisten, *V. germanica* forrajea en cercanías del suelo y *V. vulgaris* tiende a hacerlo en el follaje de los árboles y arbustos (Harris et al. 1991). Estudios propios sin publicar donde se evalúa la cantidad de avispas de cada especie a diferentes alturas, sugieren que existe diferencia en el uso del hábitat. Resultados preliminares muestran que la cantidad de avispas promedio en arbustos a 1 m de altura de *V. vulgaris* es mayor que la cantidad promedio de *V. germanica* y la cantidad de avispas promedio en el suelo de *V. vulgaris* es menor que la cantidad promedio de *V. germanica*.

El impacto que *V. germanica* y *V. vulgaris* podrían tener sobre la comunidad local de artrópodos dependerá en parte de la variedad de sus dietas como de la identidad de las presas más afectadas. Nuestros datos muestran que ambas especies consumen un amplio rango de artrópodos, pero no hemos podido identificar hasta especie las presas y desconocemos por lo tanto, su origen, abundancia relativa y el papel que desempeñan en la comunidad. Por lo tanto, es difícil inferir el impacto que estas avispas están ejerciendo sobre los ambientes invadidos del NO de la Patagonia argentina. Sin embargo, como ambas especies depredan sobre una gran variedad de artrópodos, podemos esperar que tengan el potencial de afectar la abundancia relativa de algunas especies y eventualmente conducir a alguna de éstas a la extinción local. Estudios previos realizados en el NO de la Patagonia han demostrado que *V. germanica* depreda sobre una gran variedad de artrópodos (Sackmann et al. 2000, Sackmann et al. 2008), pero sugieren que esta avispa invasora no afecta negativamente el ensamble nativo de artrópodos. Estos estudios proponen que la ausencia de impacto se debe, principalmente, a que en el área de estudio esta *V. germanica* posee una abundancia relativamente baja comparada con otras áreas de invasión donde sí se ha detectado un efecto (e.g. Nueva Zelanda). En el 2004, la abundancia de obreras de *V. germanica* estimada era 20 veces menor a la encontrada en Nueva Zelanda (Sackmann 2005). Según los resultados encontrados por Sackmann (2005), la abundancia de avispas

durante el pico de actividad de la temporada (marzo) era entre 1,8 y 2,5 avispas capturadas por trampa por día, mientras que en Nueva Zelanda es de unas 40 avispas/trampa/día.

En esta tesis, en el Capítulo 2, se encontró que la abundancia de *V. germanica* no ha variado desde su última estimación en el 2000, lo que podría sugerirnos que el ensamble nativo de artrópodos se mantiene sin ser afectado por la depredación de esta especie. Sin embargo, el establecimiento de una nueva especie exótica a la región, *V. vulgaris*, y su mayor abundancia relativa (Capítulo 2), podría generar impactos sobre la fauna nativa. A través de un cálculo poco preciso, es posible estimar la cantidad de invertebrados consumidos por ambas especies. Según los datos obtenidos en este capítulo, en base a la cantidad de presas que entran al nido en determinado tiempo, su peso y la cantidad de nidos por hectárea de cada especie, podemos estimar que *V. vulgaris* consume, en promedio, 1,22 kg (llegando a ser 2,8 kg en sitios de mayor abundancia) y *V. germanica* 2,54 kg de invertebrados por hectárea por temporada. Si bien en Nueva Zelanda la tasa de consumo de *V. vulgaris* puede llegar a 8,1 kg de invertebrados por hectárea por temporada, los niveles mínimos son de 1,4 kg (Harris 1991), es decir, lo estimado en esta región está dentro del rango de lo registrado en otras zonas de invasión, donde las poblaciones tienen grandes impactos ecológicos. De todas formas, futuros estudios, más precisos, deberían evaluar estos impactos.

En Nueva Zelanda, varios estudios sugieren que la invasión de *V. germanica* y *V. vulgaris* genera un importante impacto ecológico (Beggs 2001, Beggs et al. 2011). Por ejemplo, experimentos realizados en esa región sugieren que durante el pico de actividad de *V. vulgaris* la probabilidad de que larvas de Lepidoptera terminen su ciclo de desarrollo es prácticamente imposible (Beggs y Rees 1999) y la probabilidad de que la araña de jardín *Eriophora pustulosa* sobreviva hasta el fin de la temporada de actividad de *V. vulgaris* es casi nula (Toff y Rees 1998). En función de esto, se ha calculado que la abundancia de estas avispas debe reducirse entre un 80-90% con el fin de conservar las especies más vulnerables en esa región (Beggs y Rees 1999, Toff y Rees 1998). La gran abundancia de estas avispas y su hábito de forrajeo generalista

les permite monopolizar los recursos proteicos de los bosques de *Nothofagus* spp. por 4 meses.

Los modelos de interacción predicen una coexistencia estable entre ambas especies en ambientes pertenecientes a hábitats de matorral. Esto se debe a la diferenciación observada sobre el uso del recurso proteico y cierta preferencia por algunos ítems en particular. No obstante, podría suceder que los parámetros utilizados para modelar la interacción varíen en el tiempo, debido a la incipiente relación entre las poblaciones de *V. germanica* y *V. vulgaris* en Patagonia. Los datos de abundancia de *V. germanica* calculados en el Capítulo 2 y los registrados por Sackmann et al. (2001), sugieren que las poblaciones de esta especie se encuentran en equilibrio con el ambiente. Sin embargo, el establecimiento de las poblaciones de *V. vulgaris*, y la relación con los factores ambientales es reciente. Por lo tanto, los datos obtenidos en este trabajo podrían reflejar una dinámica transitoria, propia de una etapa inicial, donde los efectos de esta interacción aún no se manifiestan o no lo hacen a una escala detectable. Teniendo en cuenta las similitudes entre el proceso de invasión de estas especies en Argentina con el que ocurre en Nueva Zelanda, donde la invasión de *V. vulgaris* afecta considerablemente las poblaciones de *V. germanica* (Harris 1991, Beggs et al. 2011), podríamos esperar que la relación entre las abundancias de ambas especies, encontradas en este trabajo, varíe. Si las poblaciones de *V. vulgaris* siguen aumentando, entonces la interacción entre ambas especies podría resultar en un desplazamiento progresivo de *V. germanica*. Esto puede esperarse ya que, la eficiencia en el forrajeo de las obreras da lugar a variación en el tamaño de las reinas (Harris y Beggs 1995).

La calidad y cantidad de alimentos que reciben las larvas que serán reproductivos influye en su tamaño final (Nijhout 1975, Chapman 1982, Harris 1995) y su potencial para almacenar grasa durante el invierno, época donde ocurre una alta mortalidad de reinas en estos véspidos. Archer (1984) estima, en un estudio realizado en Reino Unido, que el 92% de las reinas de otoño de *V. vulgaris* muere durante el invierno. Esto no sólo afecta la cantidad de reinas que sobreviven, sino también la calidad de éstas, debido a que la cantidad de celdas producidas por la reina sola mientras comienza con la construcción del

nido tiene una correlación positiva con la tasa de construcción del nido y el tamaño final (Brian y Brian 1952, Archer 1981). Es decir que, la calidad de la reina podría reflejarse no sólo en relación con su tamaño, sino también con el de la colonia y por lo tanto afectar su aptitud. En otras palabras, reinas más grandes tienen mayor posibilidad de sobrevivir y de producir reproductivos la temporada siguiente. La mayor abundancia de *V. vulgaris*, registrada en este trabajo (Capítulo 2), podría deberse a una mayor eficiencia de forrajeo. Esto conduciría a una pequeña ventaja en la calidad de la reina de esa especie, lo que relativamente aumentaría las densidades de *V. vulgaris* por encima de las de *V. germanica* la temporada siguiente. Si esta mayor aptitud relativa de *V. vulgaris* continúa en las próximas temporadas, llevaría a nuevos aumentos en la abundancia relativa de *V. vulgaris* a expensas de *V. germanica*. Si *V. vulgaris* mantiene su ventaja competitiva durante un período prolongado, y no existen refugios para la competencia, *V. germanica* podría ser excluida en algunos sitios.

Desde los trabajos de Gause (1934, 1935), hechos en laboratorio con levaduras y paramecios, se comienza a desarrollar la teoría de nicho, que predice que la competencia será más fuerte entre los especialistas que los generalistas, y entre especies estrechamente relacionadas y que ocupan el mismo nicho fundamental (Hardin 1960). Por otro lado, otros autores argumentan que la competencia es más simétrica entre especies estrechamente relacionadas y que las habilidades competitivas similares deberían dar lugar a la coexistencia a largo plazo, ya que ninguna de las especies tendría una clara ventaja sobre la otra (Aarssen 1983, Agren y Fagerström 1984, Goldberg 1987). Keddy (1989) sugiere una posible reconciliación de estas dos ideas contrastantes. En un extremo, especies muy similares coexisten precisamente porque son similares (Keddy 1989) y la estabilidad es consecuencia de la competencia intraespecífica superior a la competencia interespecífica (Pontin 1982). A medida que los organismos se van diferenciando, aumenta la competencia asimétrica, lo que lleva a la dominación y la exclusión competitiva (Keddy 1989).

A pesar de los cuestionamientos al modelo de Lotka-Volterra, ha sido de enorme valor para el crecimiento del conocimiento ecológico. Este modelo es fenomenológico y no mecanicista, lo que nos permite entender si las especies se afectan entre sí pero no las razones (Looijen 2000). Por lo tanto, consideramos que es un buen modelo para introducirnos en el estudio de la interacción entre especies, como primeras aproximaciones, pero siempre teniendo en cuenta sus limitaciones, sumando otro tipo de estudios para inferir con mayor realismo.

Comprender los mecanismos detrás de los desplazamientos competitivos es complejo (Connell 1980, Schoener 1983, Keddy 1989). Los primeros pasos para documentar la interacción entre *V. germanica* y *V. vulgaris* en la Patagonia argentina se han hecho en este estudio. A futuro deberían mantenerse los muestreos de abundancias de *V. germanica* y *V. vulgaris* para obtener datos más robustos que puedan contrastarse con estos modelos, e incluso mejorarlos para hacerlos más precisos y predictivos. El impacto potencial de estas avispas en área de matorral es desconocido, debido a que no existe información sobre la densidad de presas en este ambiente. Futuros estudios que manipulen la densidad de avispas y el seguimiento de las poblaciones de las presas son necesarios para cuantificar el impacto de la predación de *V. germanica* y *V. vulgaris*. Además, podrían plantearse otras hipótesis, aparte de la competencia por explotación de alimentos, que intenten responder sobre el rápido crecimiento de las poblaciones de *V. vulgaris* con relación a las de *V. germanica*, como por ejemplo, competencia por interferencia, ya que las obreras de ambas especies despliegan un complejo comportamiento de forrajeo que involucra el uso de claves y la agregación sobre las fuentes de alimento (ver Capítulo 1).



INTRODUCCION

Los insectos sociales poseen una serie de atributos que podrían contribuir a la exitosa invasión de nuevos ambientes, especialmente durante la etapa de establecimiento. Por ejemplo, se caracterizan por presentar división de castas y tareas, fecundación previa a la hibernación, habilidades de dispersión, grandes tasas de producción de reinas, entre otras características (Simberloff 1989, Moller 1996, Liebert et al. 2006). Un atributo, comúnmente utilizado para explicar el éxito de invasión en los animales, es su comportamiento de forrajeo, un proceso complejo que también ha sido propuesto como un factor importante que explica el éxito de las invasiones de insectos sociales (Holway y Suarez 1999). Por ejemplo, el uso de claves olfativas y visuales para atraer a individuos del mismo nido a nuevas fuentes de alimentos, así como la agregación de obreras sobre estas fuentes, son estrategias para encontrar parches de recursos, a menudo utilizadas por algunas avispas sociales (Reid 1995, Holway 1999, D'Adamo et al. 2004).

Para *Vespula germanica* y *V. vulgaris*, el forrajeo, es parte de un complejo comportamiento social que está relacionado directamente con el éxito de la colonia. Esto se debe, principalmente, a que las obreras buscan alimento que cargan hacia el nido, donde alimentan a las larvas en desarrollo, las cuales serán futuras obreras y reproductivos. *V. germanica* presenta un fuerte comportamiento de agregación mediado por claves visuales y olfativas luego de que obreras individuales descubren una nueva fuente de alimento (i.e., reclutamiento local, ver Capítulo 1, D'Adamo et al. 2000). Este comportamiento, permite a los individuos del mismo nido localizar alimento de manera rápida y explotarlo efectivamente, lo cual, a su vez, puede darles una mayor capacidad de adaptación a condiciones ambientales cambiantes (Free

1970, Reid et al. 1995, Farji-Brener y Corley 1998, Richter y Tisch 1999, Brown 2014). Este importante comportamiento de forrajeo podría favorecer el potencial de estas avispas para invadir nuevos ambientes. A pesar de que *V. vulgaris*, como otros insectos sociales, posee características que podrían contribuir al establecimiento exitoso en nuevos territorios, como el NO de la Patagonia, su arribo ha ocurrido en áreas previamente invadidas por *V. germanica*. Por lo tanto, el éxito de invasión de *V. vulgaris* implica no sólo lidiar con la potencial resistencia biótica ofrecida por la comunidad nativa, sino también con la que resulta de la presencia de una avispa invasora social pre-establecida.

El arribo sucesivo de *V. germanica* y *V. vulgaris* ya ha sido registrado en otras partes del mundo, donde se ha sugerido que ambas especies podrían interferirse mutuamente durante el forrajeo. En Nueva Zelanda, *V. germanica* se ha dispersado ampliamente en todo el país luego de su arribo en 1945, hasta la invasión de *V. vulgaris* 30 años más tarde, la cual desplazó a *V. germanica* en muchos ambientes (Sandlant y Moller 1989, Harris et al. 1991). Un estudio realizado en ese país, observó que las actividades de forrajeo de ambas especies de avispas fueron interrumpidas en mayor medida por la especie contraria que por su misma especie, evidenciando una interferencia directa (Harris et al. 1994). Estos autores, han propuesto que diferencias en el comportamiento de forrajeo permitirían una ventaja competitiva de *V. vulgaris* sobre *V. germanica*. Específicamente, observaron que *V. vulgaris* fue más activa y obtuvo alimento a una tasa mayor que *V. germanica*. Lo mismo podría estar ocurriendo en esta región.

La invasión secuencial y reciente de *V. germanica* y *V. vulgaris* en el NO de la Patagonia ofrece una oportunidad única para estudiar la interacción entre estos dos invasores en una fase temprana del proceso de invasión. *V. germanica* y *V. vulgaris* comparten una dieta amplia que incluye carbohidratos y alimentos ricos en proteínas (ver Capítulo 1). En el Capítulo 3 de esta tesis caracterizamos la dieta en esta región y hallamos que los porcentajes de algunos órdenes de insectos dentro de sus dietas son muy similares. Además, bibliografía consultada, sugiere que estas especies comparten hábitos de alimentación (Harris 1991, Sackmann et al. 2000, Sackmann et al. 2008) y una

compleja conducta durante la búsqueda de alimento, en la cual, por ejemplo, las obreras se agregan sobre una fuente de alimento encontrada y tienen la capacidad de memorizar el sitio, para poder acarrear varias veces hacia el nido (Potter 1964, Free 1970, Richter 2000, D'Adamo et al. 2003). Este tipo de comportamiento, es muy importante para estas especies, ya que la carroña es una fuente de alimento muy preferida por ambas pero varía rápidamente en sus características a medida que pasa el tiempo. Por esto, tanto la búsqueda de alimento, la monopolización del recurso y el acarreo hasta el nido deben ser realizados de una manera rápida y efectiva. Teniendo en cuenta esto, en este capítulo, se explora el rol potencial desempeñado por *V. germanica* durante el proceso de invasión de *V. vulgaris* en la Patagonia, concentrándonos en su comportamiento de forrajeo.

Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es:

1. Evaluar el comportamiento de *V. germanica* y *V. vulgaris* ante la presencia de claves olfativas y visuales de su cogenérica, tomando como posibles respuestas la evitación, la atracción o la neutralidad.

Dado que los nichos y el comportamiento de forrajeo de estas avispas son similares proponemos la hipótesis de que *V. vulgaris* y *V. germanica* se interfieren mutuamente al forrajear, por lo tanto se espera que las obreras de cada especie que visitan cebos ofrecidos experimentalmente eviten la presencia de claves simulando la presencia de la especie cogenérica.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en condiciones naturales en sitios de bosque y matorral ubicados dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi (ver Área de estudio en Capítulo 1).

Diseño experimental

Con el fin de evaluar las interacciones entre *V. germanica* y *V. vulgaris* durante el forrajeo, se observó el comportamiento de cada especie en presencia de obreras de la especie contraria. De acuerdo con esto, se seleccionaron sitios

separados una distancia mínima de 500 metros entre sí para asegurar un muestreo con obreras de diferentes nidos (Edwards 1980); nos aseguramos de que una sola especie fuera predominante en cada sitio, y se simuló la presencia de la otra mediante claves visuales y olfativas. En cada sitio, se llevaron a cabo pruebas de elección pareada para comparar la preferencia de las avispas por cebos alimenticios tratados y no tratados, separados por una distancia de 50 cm (Figura 4.1). Los cebos tratados consistían en carne vacuna picada a la cual se le agregó claves olfativas/visuales de la especie ausente. La variable respuesta medida fue el cebo en el que aterrizó la primera obrera forrajeadora (Pereira et al. 2013). Se utilizó carne vacuna picada como cebo, ya que se ha demostrado que es muy atractiva para las obreras de *Vespula* spp. (Spurr 1995, Wood et al. 2006). Se realizaron los experimentos entre las 10 a.m. y las 5 p.m. durante marzo, abril y mayo del 2012 y 2013. Las claves visuales utilizadas fueron obreras muertas a las que se les extrajeron los olores cuticulares (de aquí en adelante, dummies) y las claves olfativas fueron extractos de feromonas extraídas de la cabeza de las avispas. Trabajos anteriores han demostrado que las glándulas de la cabeza de *V. germanica* secretan las feromonas que son responsables de la comunicación intraespecífica y promueven la agregación sobre el alimento (D'Adamo et al. 2001, D'Adamo et al. 2004).

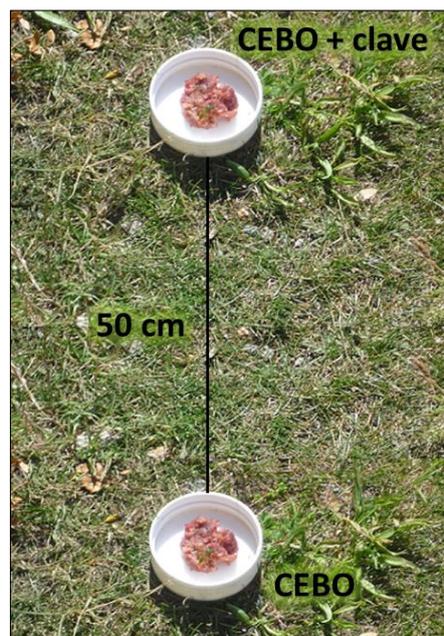


Figura 4.1. Diseño experimental de pruebas de elección. A una distancia de 50 cm entre sí se disponen dos recipientes, uno con cebo (carne picada) y otro con cebo tratado (carne picada con claves olfativa o visual).

Para crear los dummies, se colectaron 20 obreras de nidos elegidos al azar, tanto de *V. germanica* como de *V. vulgaris*, utilizando una aspiradora de mano que se colocó directamente en la entrada del nido. Luego, se les extrajeron los olores específicos cuticulares (Richter et al. 1999). Se procesaron las obreras bajo el siguiente protocolo: (1) la inmersión en un vaso de precipitados de 50 ml que contenía 30 ml de hexano durante 1 hora, (2) la inmersión en un segundo vaso de precipitados que contenía 30 ml de hexano durante otra hora, y (3) la inmersión en un tercer vaso de precipitados que contenía 40 ml de hexano durante 17 horas (durante la noche). Las avispas se dejaron secar (el hexano se evapora a temperatura ambiente) durante al menos 1 semana, en una postura que imita el forrajeo sobre el cebo (Figura 4.2).

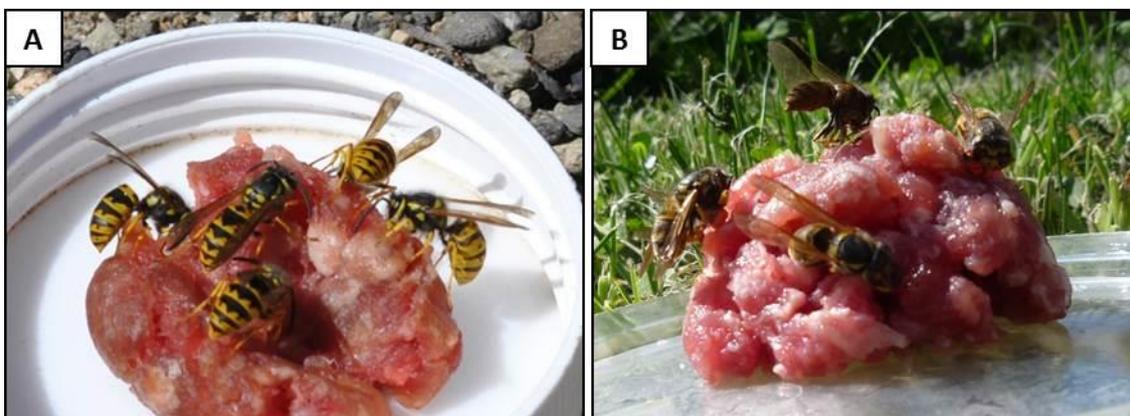


Figura 4.2. Cebos con avispas. (A) avispas vivas durante el forrajeo sobre el cebo. (B) avispas muertas (dummies) en una postura que simula al forrajeo, colocadas sobre el cebo.

Se obtuvieron los extractos de feromonas a partir de 800 obreras colectadas en varios nidos con aspiradora de mano. Para la extracción se realizó el mismo protocolo de D'Adamo et al. (2004). Se cortaron las cabezas con tijeras, luego se trituraron con 16 ml de etanol en un mortero y se fraccionaron en tubos Eppendorf. Luego de un centrifugado de 10 minutos a 14000 rpm. se colocó el sobrenadante en un frasco de vidrio de 30 ml, completando el volumen a 16 ml de etanol.

Pruebas de elección

Claves olfativas. Para evaluar la respuesta de *V. germanica* a las claves olfativas de *V. vulgaris*, se seleccionaron 51 sitios donde *V. germanica* era

abundante. Los cebos ofrecidos no tratados y tratados consistieron en: 10 g de carne picada con 100 ml de etanol y 10 g de carne picada con 100 ml de extracto de feromonas de cabeza de *V. vulgaris* (esto equivale aproximadamente a 5 avispas). Se eligió este valor porque esta dosis es detectada por obreras forrajeadoras y a su vez nos permitió optimizar el uso de extracto (ver D'Adamo et al. 2004). Una vez que se colocaron los cebos pareados con carne, se midieron los 100 ml de extracto y etanol con una jeringa de 1 ml y se colocaron en la carne picada. Después de que se ofrecieran los cebos, se esperó hasta que la primera avispa aterrizara. Las obreras de ambas especies de *Vespula* sobrevuelan sobre los alimentos antes de aterrizar (Collet y Lehrer 1993, Pereira et al. 2013), siendo este último comportamiento una señal de aceptación de los alimentos.

Para evaluar la respuesta de *V. vulgaris* a los olores de *V. germanica*, se seleccionaron 42 sitios donde *V. vulgaris* era abundante. El procedimiento experimental fue el mismo que el realizado para evaluar la respuesta de *V. germanica*.

Claves visuales. Para evaluar la respuesta de *V. germanica* a las claves visuales de *V. vulgaris*, se evaluó la elección por cebos pareados en 42 sitios. Los cebos ofrecidos no tratados y tratados consistieron en: 10 g de carne picada vacuna y 10 g de carne picada a la que añadimos dummies de *V. vulgaris*, siendo en total 5 obreras muertas sin olor que simulan ser forrajeadoras (Figura 4.2.B). Luego de colocados los cebos, se esperó a que aterrice la primera avispa.

Para evaluar la respuesta de *V. vulgaris* a las claves visuales de *V. germanica*, se seleccionaron 45 sitios donde *V. vulgaris* era abundante. Se evaluó la respuesta de *V. vulgaris* ante la presencia de dummies de la misma forma que se hizo con *V. germanica*.

Control. Se realizaron controles en simultáneo con cada prueba de elección olfativa y visual, para ambas especies, en 40 sitios. El control, distanciado del tratamiento por 7 m aproximadamente, consistió en la oferta de cebos pareados pero sin ningún tipo de clave. Esto nos permitió comparar con los tratamientos y tener en cuenta las diferencias entre los sitios, como por

ejemplo, ubicación del nido con respecto a los cebos o la dirección del viento. La variable respuesta medida fue el cebo en el que aterrizó la primera obrera de *V. germanica* o de *V. vulgaris*. Lo que se esperaba en estos experimentos es que las avispas eligieran de igual manera cualquiera de los dos cebos. Luego, se comparó la frecuencia de elecciones entre los experimentos y controles.

Análisis de datos

Se analizó el cebo elegido por la primera obrera de *V. germanica* y de *V. vulgaris* en cada par a través de una prueba binomial, comparando las visitas observadas con lo predicho si las avispas no mostraban alguna elección entre los cebos. Estos análisis se llevó a cabo utilizando el entorno estadístico R (R Development Core Team 2014).

RESULTADOS

Prueba de elección

V. germanica evita significativamente aquellos cebos con claves visuales y olfativas de *V. vulgaris*. Sin embargo, las obreras de *V. vulgaris* no fueron disuadidas por las claves que indicaban la presencia *V. germanica*, es decir, no mostraron preferencia por alguno de los dos cebos. A lo largo de los experimentos, se observó que las obreras de ambas especies, invariablemente, sobrevolaban sobre los cebos antes de aterrizar. Sorprendentemente, *V. germanica* sobrevolaba muy cerca de los cebos con presencia simulada de *V. vulgaris* pero no aterrizaba sobre ellos. Por el contrario, las obreras de *V. vulgaris* mostraron el comportamiento habitual de esta especie, sobrevolando sobre ambos cebos y eligiendo uno de los dos (Collett y Lehrer 1993).

***Vespula germanica*.** Las avispas eligieron con mayor frecuencia aquellos cebos sólo con carne picada que los tratados con extractos de feromonas de cabezas de *V. vulgaris* (prueba binomial, $p < 0,0001$, $n = 51$) o aquellos con señales visuales (prueba binomial, $p < 0,0001$, $n = 42$). En cuanto a los controles, como se esperaba, no hubo diferencia significativa entre los dos

cebos de carne picada que se ofrecieron (prueba binomial, $p = 0,78$, $n = 40$) (Figura 4.3).

Vespula vulgaris. La respuesta de las avispas fue similar entre cebos con carne picada solamente y aquellos con extracto de cabeza (prueba binomial, $p = 0,75$, $n = 42$), o señales visuales (prueba binomial, $p = 0,23$, $n = 45$) de *V. germanica*. Al igual que *V. germanica*, las obreras no distinguieron entre los cebos en los ensayos de control (prueba binomial $p = 0,87$, $n = 40$) (Figura 4.3).

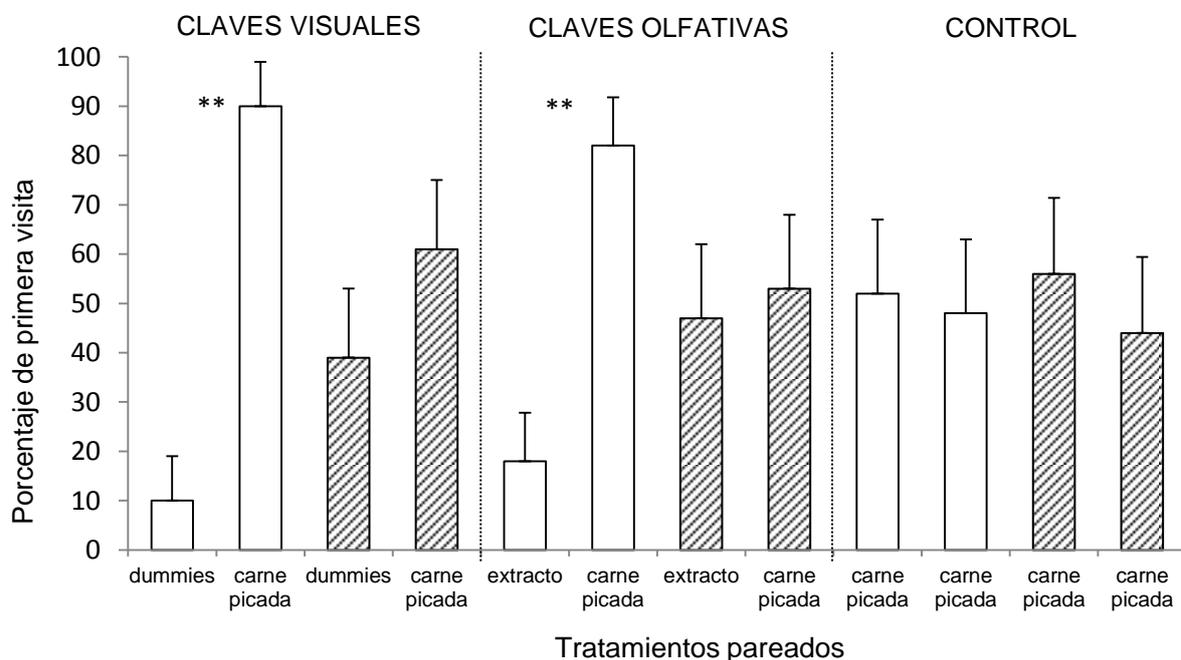


Figura 4.3. Porcentaje de primera visita de *V. germanica* (barras blancas) y *V. vulgaris* (barras rayadas) a un cebo determinado en cada ensayo de elección pareada (claves visuales, claves olfativas y control). Las barras de error indican intervalos de confianza del 95% para proporciones. ** Indica diferencias significativas.

DISCUSIÓN

En este capítulo se evaluó la respuesta comportamental de *Vespula germanica* y *V. vulgaris* a la presencia de obreras de la especie contraria durante el forrajeo. *V. germanica* fue disuadida por las claves que indicaban la presencia de *V. vulgaris*. Las obreras de *V. germanica* fueron capaces de detectar ambas

claves, visuales y olfativas, que simulaban la presencia de avispas de su cogenérica, respondiendo a estos estímulos y evitando los cebos. Por el contrario, las claves de *V. germanica* no afectaron el comportamiento de forrajeo de las obreras de *V. vulgaris* en los parches de alimento.

Una de las ventajas de la socialidad, es la oportunidad de aprender de los conspecíficos qué alimentos comer y dónde encontrarlos (Shettleworth 1994). Este proceso puede involucrar complejos comportamientos como el reclutamiento de obreras, como sucede en las hormigas y abejas, o mecanismos más simples, tales como reclutamiento local (local enhancement) observada en algunas especies de avispas (Wilson 1971, Richter 2000, D'Adamo et al. 2000, Grüter y Farina 2009). Este tipo de comportamiento puede ser especialmente importante en insectos carroñeros, ya que los alimentos que provienen de animales muertos suelen estar ampliamente dispersos y ser impredecibles, por lo tanto pueden ser explotados por otros animales y estar sometidos a la rápida descomposición (Reid et al. 1995). Varios estudios han reportado que el forrajeo en avispas de *Vespula* involucra claves visuales y olfativas, las cuales facilitan la localización y explotación de los recursos alimenticios (Free 1970, Parrish y Fowler 1983, Overmyer y Jeanne 1998, Richter y Tisch 1999). D'Adamo et al. (2003) encontraron que la adición de conespecíficos de *V. germanica* a cebos de carne vacuna aumenta la atractividad y, además, que esta respuesta se encuentra mediada por claves olfativas. Otros trabajos mostraron resultados similares, pero mediadas por claves visuales (Parrish y Fowler, 1983, Richter y Tisch 1999). En uno de sus artículos clásicos, Free (1970) encuentra asimetría en la distribución de obreras de *V. vulgaris* sobre parches de alimento equivalentes, lo que se lo atribuye a la atracción de obreras hacia cebos con claves derivadas de la presencia de conespecíficos.

A diferencia de trabajos anteriores, en los que el rol desempeñado por las claves se evalúa mediante la observación de la respuesta de las obreras de la misma especie, nuestros resultados sugieren que las respuestas comportamentales en presencia de claves visuales y olfativas pueden darse entre distintas especies con hábitos de forrajeo similares. Estos resultados coinciden con los hallados por Parrish y Fowler (1983) quienes observaron que

las obreras de *V. maculifrons* evitan parches con claves visuales y olfativas de *V. maculifrons* y *V. germanica*. Este mecanismo ha sido propuesto para relacionar las diferencias en el comportamiento expresado por *V. germanica* y *V. maculifrons*, sugiriendo que la primera (a través del reclutamiento local) es superior que *V. maculifrons* en la explotación de grandes parches (Parrish y Fowler 1983). Nuestros resultados son novedosos, ya que el uso de claves y las respuestas comportamentales para evaluar los mecanismos pueden tener implicancias, no sólo para mejorar nuestra comprensión sobre el comportamiento social en los insectos, sino también para avanzar en el conocimiento sobre el rol desempeñado por la competencia interespecífica en modelar los comportamientos en avispas sociales.

Este estudio demuestra que *V. germanica* y *V. vulgaris* responden de manera distinta a la presencia de individuos de la otra especie en el alimento. Trabajos anteriores han demostrado que estas dos especies exhiben diferentes respuestas de comportamiento ante la presencia de competidores. Masciocchi et al. (2010), encontraron que *V. germanica* no aterriza sobre cebos donde se encuentra forrajeando la especie de hormiga nativa *Dorymyrmex tener*. Por el contrario, Grangier y Lester (2011) observaron en Nueva Zelanda que *V. vulgaris*, no sólo no evita aquellos cebos con hormigas nativas de *Prolasius* sp., sino que incluso recoge con sus mandíbulas las obreras de hormigas que se encuentran forrajeando y las arroja a cierta distancia lejos de la comida. Estos autores propusieron que una de las razones de este comportamiento es la diferencia de tamaño entre estas especies, ya que las avispas son más grandes que las hormigas. En el presente estudio, se observó que *V. germanica* evitó cebos con la presencia simulada de *V. vulgaris*, a pesar de ser una especie con obreras más pequeñas (Spradbery 1973). Tal vez, las obreras de *V. vulgaris* presenten un comportamiento más agresivo que las de *V. germanica*. Los factores que influyen en el comportamiento agresivo de las avispas y los mecanismos relacionados son poco conocidos. Futuros estudios deberían considerar la observación de ambas especies durante la búsqueda de alimento y la evaluación de posibles encuentros agresivos. Otra explicación podría ser que *V. germanica* sea capaz de identificar en *V. vulgaris* rasgos fenotípicos evolutivos que transmiten información sobre un competidor

potencial, influenciando su comportamiento (Grether et al. 2009). La falta de pruebas directas de interacciones competitivas no nos debe llevar a pensar que la competencia no es importante. Es muy posible que la competencia se manifieste en forma de respuestas de evitación, tales como las encontradas en este capítulo.

El hecho de que *V. germanica* evitó cebos simulando la presencia de *V. vulgaris* podría sugerir algún grado de habilidad competitiva superior por parte de *V. vulgaris* con importantes implicancias en el establecimiento y expansión de cualquiera de las dos avispa exóticas. La monopolización de los mejores parches de alimento por parte de *V. vulgaris* podría afectar el proceso de invasión de *V. germanica*, retrasando su dispersión, a través de la reducción del crecimiento poblacional. En todas las especies de *Vespula*, la calidad de la reina es crucial para el crecimiento poblacional. Las hembras fecundadas aparecen al final del verano y buscan sitios protegidos para hibernar hasta la siguiente primavera. Las hembras reproductivas deben ganar peso durante su etapa larval, mediante la alimentación por parte de las obreras, para afrontar el invierno (ver Capítulo 1). En sitios donde ambas especies se han establecido, *V. vulgaris* podría desplazar a *V. germanica* como resultado de la competencia cuando los recursos se vuelvan limitantes, como ocurre al final de la temporada de verano, o cuando las poblaciones de *V. vulgaris* llegasen a un número elevado de densidad poblacional como ha sido observado en los bosques de *Nothofagus spp.* de Nueva Zelanda (Harris et al. 1991, Clapperton et al. 1994). Sin embargo, en el Capítulo 3 de esta tesis, se plantearon modelos que predicen coexistencia entre estas especies. De todas formas, podría suceder que la experimentación a diferentes escalas nos arroje resultados diferentes en esta etapa inicial del proceso de invasión de *V. vulgaris* (esta idea se discute en el Capítulo 6).

Mejorar la comprensión sobre las interacciones durante el forrajeo entre especies invasoras puede ayudarnos a predecir el establecimiento de nuevas especies exóticas. La mayoría de los estudios previos se centraron en las interacciones entre los invasores y las especies nativas. Existen pocos trabajos donde se analizan los procesos interactivos entre invasores (McClure 1980, Braks et al. 2004, Simberloff y Von Holle 1999). Nuestro estudio muestra cómo

el comportamiento de forrajeo de una especie invasora establecida puede verse afectada por las claves visuales y olfativas que simulan la presencia de una invasora posterior. Evaluar los mecanismos detrás del establecimiento y la dispersión de invasores mediante pruebas de conducta individual puede conducir a nuevos conocimientos sobre el éxito de las invasiones.



INTRODUCCIÓN

En la naturaleza, los ensambles de especies están determinados por las características de las mismas, tales como la tolerancia fisiológica, capacidad de dispersión y su historia evolutiva, como también por sus interacciones bióticas. Estas últimas, pueden verse afectadas por los procesos históricos de las comunidades, ya que la biota en sí también modifica el ambiente y, por ejemplo, los primeros colonizadores pueden facilitar o impedir la colonización de especies que llegan posteriormente. En consecuencia, la variación en la secuencia de la colonización puede dar lugar a diferentes comunidades en sitios similares (Robinson y Dickerson 1987, McClure 1980, Ejrnæs et al. 2006). Además de su relevancia ecológica teórica, las interacciones entre especies son interesantes para la ecología de las invasiones, ya que el establecimiento de especies no nativas puede verse afectado por el ensamble de especies de la comunidad receptora. Las nuevas interacciones entre exóticas y nativas pueden, en ocasiones, conducir a algunas de ellas a su extinción por exclusión competitiva (Lockwood 2013).

Sin embargo, no sólo las especies nativas afectan el éxito de establecimiento de las especies exóticas. Por un lado, Simberloff et al. (2002) mostró cómo, por ejemplo, ciervos exóticos pueden dificultar el establecimiento de pinos no nativos en la Patagonia. Por el contrario, se ha propuesto que especies exóticas también pueden promover establecimientos exitosos de especies no nativas posteriores, a través de interacciones de mutualismo. Por ejemplo, en un bosque templado del sur de los Andes, las abejas exóticas explotan casi exclusivamente flores de un subconjunto de plantas exóticas herbáceas, lo que sugiere que estas plantas podrían estar facilitando la invasión de abejas

(Morales y Aizen 2002). No obstante, todavía hay poca evidencia experimental acumulada sobre las causas y consecuencias de especies exóticas en sucesión de invasiones. Esto se debe, probablemente, a que la principal preocupación con especies introducidas se relaciona a los posibles daños que puedan causar a los sistemas invadidos y no sobre los potenciales efectos en posibles futuros invasores (Simberloff y Von Holle 1999).

Desde su detección a la fecha, *Vespula germanica* ha logrado establecerse y dispersarse en varias provincias argentinas, desde Mendoza hasta Tierra del Fuego (Masciocchi y Corley 2013, Valenzuela et al. 2015). Por su parte, *V. vulgaris* se ha registrado únicamente en zonas cercanas a las localidades de San Carlos de Bariloche, San Martín de los Andes y con mayores abundancias, en Villa la Angostura (Masciocchi et al. 2010). De este modo, existen áreas donde ambas están presentes y otras en donde sólo *V. germanica* ha sido observada (ver Capítulo 2), pero se desconoce si esto se debe a que no ha transcurrido aún el tiempo suficiente para la invasión de *V. vulgaris*, o por el contrario, su dispersión se encuentra afectada por la interacción con *V. germanica*. En el contexto de invasiones que se suceden, sería plausible que el arribo y establecimiento primario de una de estas avispas contribuya, por similitud de nichos, con la resistencia biótica del ambiente receptor para la segunda.

En junio del 2011 entró en erupción el complejo volcánico Puyehue - Cordon Caulle ubicado en Chile (2236 m, 40 02' 24" S; 70 14' 26" O). El volcán dispersó alrededor de 100 millones de toneladas métricas de ceniza, cubriendo alrededor de 7,5 millones de hectáreas en la Patagonia argentina (Gaitán et al. 2011). La actividad volcánica tiene efectos directos e indirectos sobre las comunidades afectadas por las cenizas. Por ejemplo, un estudio realizado en la isla de Montserrat, ubicada en el mar Caribe, evaluó las poblaciones de *Icterus oberi*, un ave paseriforme nativa de esta región, luego de la erupción del volcán Soufriere Hills, en el año 1995 (Arendt et al. 1999). Según estos autores, las poblaciones disminuyeron su abundancia como consecuencia del contacto directo con la ceniza e, indirectamente, por la reducción del hábitat y el incremento en la tasa de predación de polluelos por ratas (*Rattus* sp.) y aves (*Toxostoma rufum*). Estudios posteriores demostraron que la principal causa de

mortandad de juveniles de esta especie fue la disminución de recursos alimenticios por el efecto de la ceniza volcánica sobre las poblaciones de insectos de la isla (Hilton et al. 2003).

Particularmente, las poblaciones de insectos son muy vulnerables a las erupciones volcánicas, ya que el contacto con la ceniza les produce abrasión de la cutícula, desecación, oclusión de los espiráculos y la interrupción de la actividad digestiva por la acumulación de ceniza en el intestino durante el aseo (Edwards y Schwartz 1981, Martínez et al. 2013). Luego de la erupción del volcán Puyehue, algunos estudios reportaron los efectos negativos de las cenizas sobre las poblaciones de insectos (Buteler et al. 2011, Martínez et al. 2013, Masciocchi et al. 2013, Buteler et al. 2014, Chaneton et al. 2014, Morales et al. 2014, Elizalde 2015, Llallement 2015, Fernández-Arhex et al. 2016). Masciocchi et al. (2013), demostraron que la abundancia de *V. germanica* y *V. vulgaris* disminuyó notablemente debido a la caída de ceniza, e incluso, en las zonas más cercanas al complejo volcánico, las poblaciones se extinguieron localmente, presumiblemente por un efecto directo de las cenizas sobre las avispa y, de manera indirecta, a través del efecto sobre lugares apropiados para nidificar y sobre la disponibilidad de recursos alimenticios.

El efecto deletéreo de la ceniza del volcán Puyehue sobre las poblaciones de *Vespula* spp., ofrece una oportunidad única para evaluar la capacidad invasiva de ambas especies en similares fases del proceso de invasión. De esta manera, en lo que puede establecerse como un “experimento de defaunación natural” es posible evitar que la secuencia de invasión y el tiempo transcurrido desde el arribo de la primera y la segunda sesguen las interpretaciones sobre el éxito relativo de ambas especies. Recordemos que, en todas las regiones invadidas por ambas especies de *Vespula*, la primera en arribar fue *V. germanica* (Olafsson 1979, Donovan 1984, Masciocchi 2010, Barrera Medina y Vidal Muñoz 2013). Por otro lado, debido a que la caída de ceniza disminuyó las poblaciones de insectos (Elizalde 2015) y modificó el sustrato (Barbaro et al. 2014, Pietrantuono et al. 2015), es plausible que ambas especies experimenten mayor competencia interespecífica bajo la hipótesis de que se haya limitado la disponibilidad de recursos alimenticios y de nidificación.

No existe gran información acerca de una invasión de insectos sucediendo a otra, particularmente cuando éstas son similares. La reciente invasión de *V. vulgaris* en Argentina, y la presencia de *V. germanica*, proporciona un escenario único para evaluar parámetros en invasiones que se suceden. Por lo tanto, en este capítulo, evaluamos el patrón de recolonización de *V. germanica* y *V. vulgaris* en áreas defaunadas por la acción de la erupción volcánica del complejo Puyehue - Cordón Caulle. Las cenizas afectaron, en mayor medida, sitios donde ambas especies estaban presentes.

El objetivo particular de este capítulo es:

1. Cuantificar y relacionar las abundancias de *V. germanica* y *V. vulgaris* en sitios defaunados naturalmente por la caída de ceniza.

Dadas las habilidades competitivas de ambas reportadas en Nueva Zelanda, y los resultados obtenidos en los capítulos anteriores proponemos que, ante igualdad de condiciones iniciales en el proceso de invasión, *V. vulgaris* arriba y se establece sin ser afectada por *V. germanica* e impide o ralentiza el establecimiento de su cogenérica. Bajo esta hipótesis, esperamos encontrar que, en los ambientes empobrecidos por efectos del volcán, la abundancia de *V. germanica* se vea afectada negativamente por el arribo de *V. vulgaris*, pero que *V. vulgaris* aumente su abundancia sin depender del arribo de su cogenérica.

MÉTODOS

Descripción de la erupción del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle

El volcán Puyehue se encuentra, junto a los volcanes Cordón Caulle y Sierra Nevada, dentro del denominado complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle, situado en la región de Los Lagos, Chile. El registro eruptivo del complejo se extiende al Pleistoceno Medio, pero la actividad holocena se ha concentrado fundamentalmente en el volcán Puyehue y en el Cordón Caulle (Lara et al. 2006, Singer et al. 2008). En la evolución de este complejo, los productos volcánicos exhiben un amplio rango composicional incluyendo desde basaltos a riolitas. El estilo ha fluctuado entre erupciones efusivas y eventos explosivos

del tipo pliniano, estos últimos asociados con la evacuación de magma riódacítico y riolítico (Lara et al. 2006). En los últimos 100 años han ocurrido 3 erupciones importantes: 1921-22; 1960 (Lara et al. 2006) y 2011 (Gaitán et al. 2011).

El 4 de junio de 2011, a las 15:45 hr (19:15 UTC), una columna de alrededor de 10-12 km de altura daba inicio a la fase explosiva. El máximo desarrollo de esta fase ocurrió durante las primeras 27 hr, con columnas que alcanzaron los 15 km de altura, generando un depósito de material volcánico hasta 2 m de espesor en la zona proximal del territorio chileno. El viento, a una altura de 5 km respecto a la base volcánica, fue en dirección sur, mientras que a 10 Km de altura, se orientó en las direcciones sureste y este (Figura 5.1). El nivel de alerta volcánica se comunicó como erupción moderada por lo menos los 10 primeros días (Mulena et al. 2012). La nube de cenizas provocada por la erupción se extendió sobre varias ciudades argentinas, entre ellas, San Carlos de Bariloche, San Martín de los Andes y Villa La Angostura, las cuales sufrieron las mayores consecuencias del siniestro. La actividad de este volcán obligó al desalojo de más de 3.500 personas y al cierre de los pasos fronterizos.



Figura 5.1. Imagen satelital del avance de las cenizas del volcán Puyehue con orientación este, tomada el 13 de junio de 2011, 9 días después de la erupción.

Área de estudio

Este estudio fue realizado en la región de Argentina que recibió la mayor lluvia de cenizas tras la erupción del complejo volcánico (Gaitán et al. 2011). Comprende las áreas urbanas, suburbanas y rurales cercanas a las localidades de Villa La Angostura, San Martín de los Andes y Traful, en el noroeste de la Patagonia (40-42 S, 71-72 O, Figura 5.2).

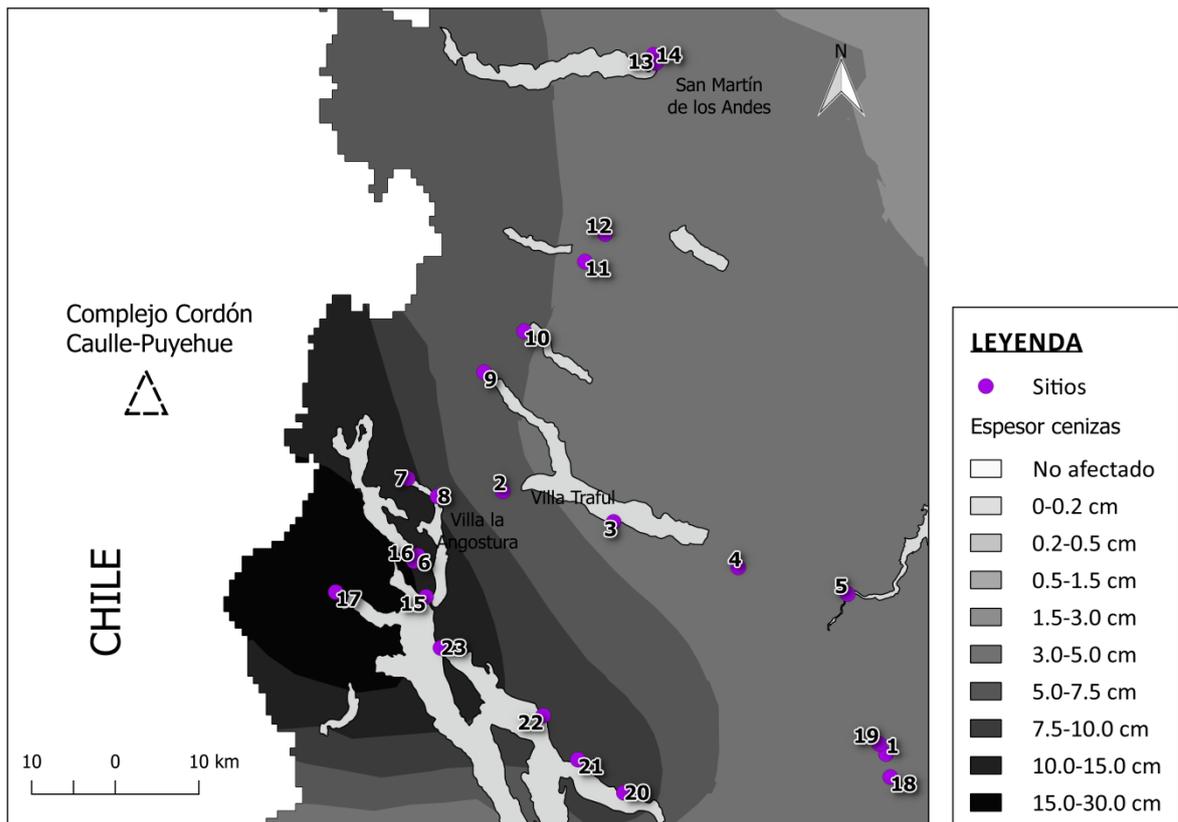


Figura 5.2. Mapa de la zona afectada por la caída de ceniza proveniente de la erupción del volcán Puyehue. Se observan los 23 sitios de muestreo (círculos violetas). De Gaitán et al. (2011).

Diseño experimental

Con el fin de evaluar la recolonización de las poblaciones de *V. germanica* y *V. vulgaris* en sitios afectados por ceniza volcánica, se colocaron trampas, siguiendo curvas de iso-deposición de ceniza (sensu Gaitán et al. 2011). Se establecieron un total de 23 sitios de muestreo, todos dentro de la provincia de Neuquén (Figura 5.2), y separados entre sí por una distancia máxima de 5 km y mínima de 500 m. Cada trampa consistió en una botella de plástico con agujeros, a la cual se le colgó un trozo de carne como cebo y agua con unas

gotas de detergente comercial, para reducir su tensión superficial (Figura 5.3). Este tipo de trampas permite a las obreras ingresar a forrajear sobre el cebo pero luego, cuando intentan salir, caen al agua debido al peso que cargan o a la dificultad de hallar la salida. En cada sitio se colocaron dos trampas, las cuales se mantuvieron operantes durante 7 días consecutivos y luego recolectamos las muestras (determinando el número de avispas de cada especie). Se realizaron 3 muestreos por temporada de vuelo de los insectos, entre los meses de marzo y abril (pico de abundancia de avispas, Estay et al. 2008), durante los años 2012, 2013 y 2014, registrándose de este modo, un total de 9 datos por sitio por cada especie. La variable respuesta fue la abundancia de cada especie. Los datos que se recolectaron durante el 2012 fueron publicados por Masciocchi et al. (2013) en un trabajo que evalúa el efecto inmediato de la ceniza sobre poblaciones de *Vespula sp.*



Figura 5.3. Trampa para capturar obreras de *Vespula* spp. La misma consiste en una botella plástica agujereada, con un trozo de carne como cebo en su interior y agua con unas gotas de detergente para romper la tensión superficial y retener a los individuos.

Análisis de datos

Se estimaron la abundancia de *V. vulgaris* y *V. germanica* en cada sitio por temporada como números de individuos capturados de cada especie por ocasión de muestreo, sumando los datos de las dos trampas. Con los datos de

abundancia recolectados durante los 3 años, realizamos modelos para evaluar si la abundancia de ambas especies en los sitios recolonizados se encuentra afectada por la abundancia de su cogenérica. La exploración de los datos indicó la existencia de una elevada cantidad de ceros (75% de las observaciones), lo que genera una sobredispersión de los datos ($\hat{c}=11,16$, evaluado vía residuos de Pearson) y el incumplimiento del supuesto de normalidad (Shapiro-Wilk, $W=0,37$, $p<0,001$; Ver anexo, Figura 3). Debido a esto y a la naturaleza de los datos (conteos), procedimos a realizar los análisis mediante modelos lineales generalizados mixtos con distribución binomial negativa e inflados en cero (ZIP y ZIBN) con la versión 3.2.4 del software libre R Core Team (2014) (Zuur et al. 2009). Los análisis preliminares confirmaron que la distribución binomial negativa inflada en ceros fue la que mejor ajustó los datos. Los modelos inflados en cero permiten analizar variables que poseen mayor cantidad de ceros a lo esperado en base a una distribución de Poisson o Binomial Negativa (Bolker 2008, Zuur et al. 2009). Los ceros son modelados como provenientes de dos procesos, un proceso binomial y un proceso de conteo.

Dado que las muestras las obtuvimos durante los tres años en el mismo sitio, los datos presentan dependencia temporal. Los modelos mixtos permiten lidiar con esta correlación incorporando al menos una variable explicativa de tipo categórico que represente esas unidades en que se agregan los datos (Zuur et al. 2009).

Para poner a prueba la hipótesis planteada de que *V. vulgaris* arriba y se establece sin ser afectada por *V. germanica* e impide o ralentiza el establecimiento de su cogenérica, se plantearon tres modelos generales para evaluar el efecto de una especie sobre la otra:

$$Abundancia \sim Ceniza + Dist_Urb + Especie + (1|FECHA/AÑO/SITIO)$$

$$Abundancia.vv \sim Abundancia.vg + Ceniza + Dist_Urb + (1|FECHA/AÑO/SITIO)$$

$$Abundancia.vg \sim Abundancia.vv + Ceniza + Dist_Urb + (1|FECHA/AÑO/SITIO)$$

Las variables que se utilizan para armar los modelos son: *Abundancia* (variable de conteo), es la abundancia de avispas totales; *Abundancia.vv/Abundancia.vg* (variable de conteo), son las abundancias de cada especie; *ceniza*. Las variables predictoras que se utilizaron fueron: *Ceniza* (variable numérica obtenida de Gaitan et al. 2011), es la cantidad de ceniza depositada; *Dist_Urb* (variable numérica), es la distancia al centro urbano más cercano, ya que consideramos que éstos podrían actuar como lugares de refugio y posibles focos de reinvasión; año (factor con 3 niveles); fecha (factor con 3 niveles) y sitio (factor de 23 niveles). A su vez, dada la dependencia temporal, asumimos a estas últimas tres como variables aleatorias anidadas de la siguiente forma: fecha/año/sitio.

Utilizamos el paquete *glmmADMB* (Fournier et al. 2012), que contempla la distribución binomial negativa con la corrección por ceros inflados (zero-inflation) y la posibilidad de evaluar efectos aleatorios anidados. La función de enlace que se utilizó para los modelos inflados en cero fue la *logit* para la parte binomial y *log* para la de conteo. El modelo mínimo adecuado se obtuvo mediante un enfoque de selección por prueba de hipótesis. Estos análisis se realizaron con la versión 3.2.4 del software libre R Core Team (2014).

Solamente en dos de los sitios se capturaron obreras en todos los muestreos, los cuales se analizaron mediante curvas de crecimiento, utilizando el software *InfoStat* (Di Rienzo et al. 2010).

RESULTADOS

En la mayor parte de las trampas colocadas no se capturaron obreras (Figura 5.4 y 5.5). Solamente en dos sitios (13 y 14, situados en San Martín de los Andes; ver Figura 5.2) se capturaron avispas durante los 9 muestreos. En estos casos se compararon las tasas de crecimiento entre especies durante los tres años. La función que mejor se ajustó al comportamiento de los datos de los sitios 13 y 14 fue la de tipo exponencial y, por lo tanto, se modeló la abundancia de obreras de ambas especies como una función lineal de los años, previa linealización semilogarítmica ($y' = \log(y + 1)$). Luego, se generó la ecuación de la recta y se obtuvo el dato de la tasa de crecimiento a partir de la

pendiente (Figura 5.6 y 5.7). Una vez obtenidas las pendientes, se compararon considerando los intervalos de confianza de cada una. Los resultados muestran que las tasas de crecimiento no difieren entre *V. germanica* y *V. vulgaris* (Figura 5.6 y 5.7).

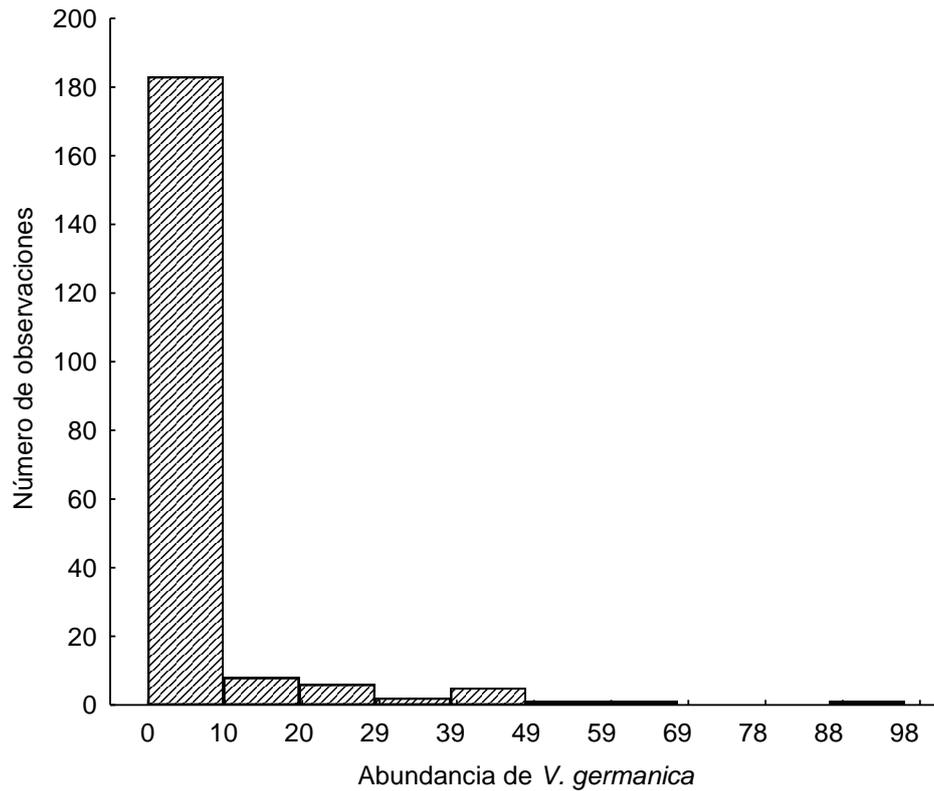


Figura 5.4. Histograma de frecuencias de los valores obtenidos en todos los sitios durante los tres años de muestreo. Se observa la gran cantidad de valores nulos

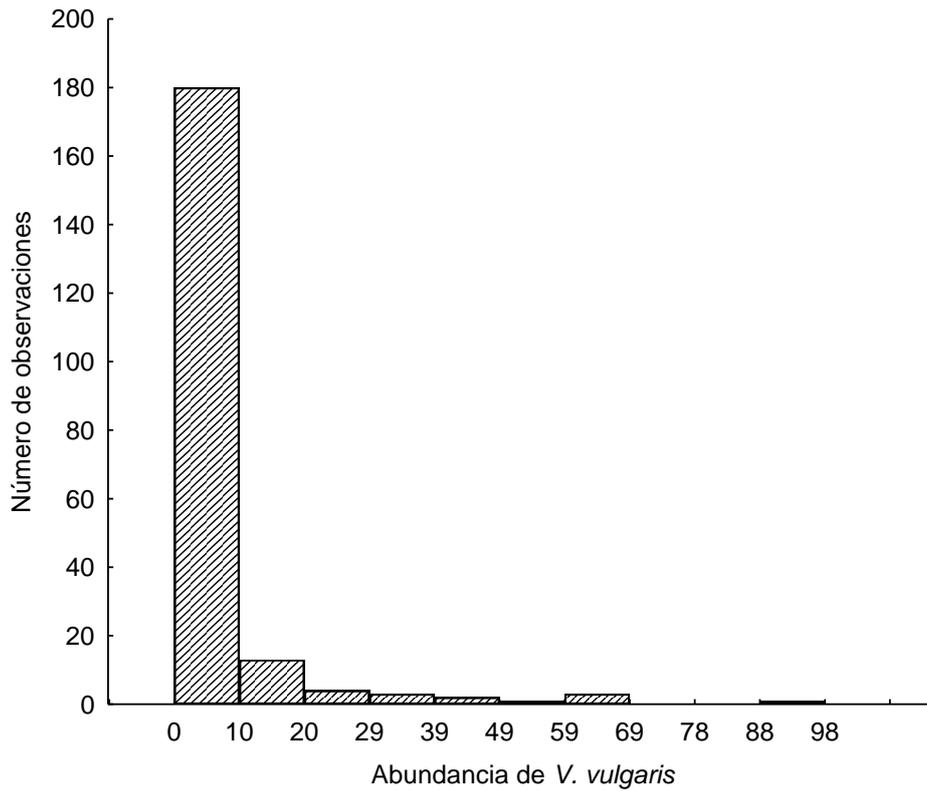


Figura 5.5. Histograma de frecuencias de los valores obtenidos en todos los sitio durante los tres años de muestreo. Se observa la gran cantidad de valores nulos.

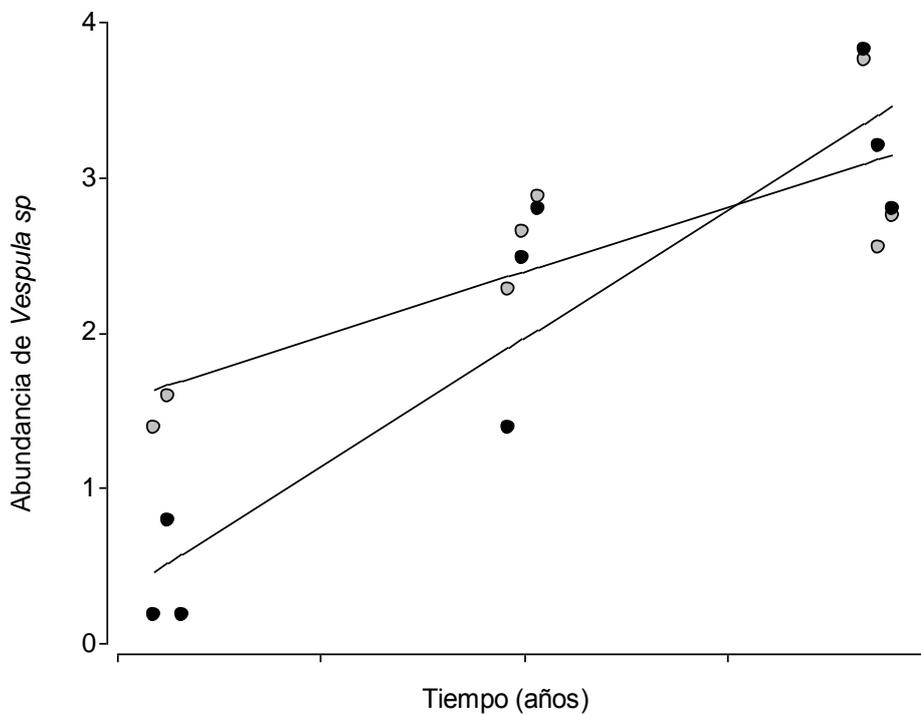


Figura 5.6. Regresión lineal entre la abundancia de *V. germanica* (gris) y *V. vulgaris* (negro) y el tiempo (9 muestreos consecutivos durante 3 años) en el sitio 13, ubicado en la costanera de

San Martín de los Andes. El intervalo de confianza para la de pendiente de *V. germanica* es 0,0007-0,0039 y para la de *V. vulgaris* 0,0029-0,01.

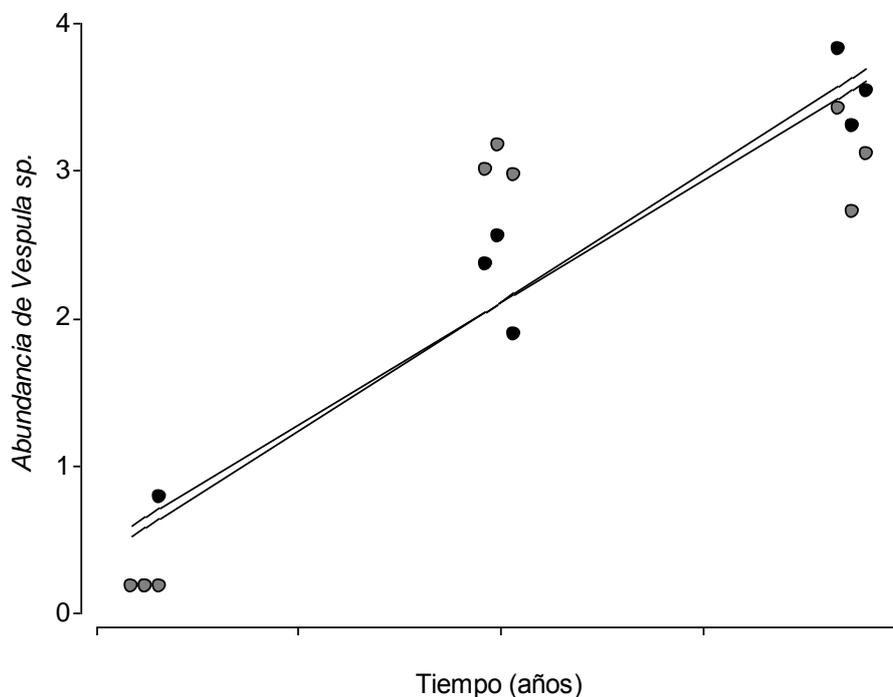


Figura 5.7. Regresión lineal entre el tiempo (9 muestreos consecutivos durante 3 años) y la abundancia (obreras por trampa) de *V. germanica* (gris) y *V. vulgaris* (negro) del sitio 14, ubicado en la costanera de San Martín de los Andes, a 600 m del sitio 13. El intervalo de confianza para la de pendiente de *V. germanica* es 0,03-0,09 y para la de *V. vulgaris* 0,05-0,07.

En ambos sitios analizados, los intervalos de confianza de las pendientes se superponen, lo que significa que no hay diferencias en el aumento de abundancia de ambas especies entre 2012 y 2014.

Con respecto al total de los datos, se realizó una correlación gráfica para observar a simple vista la tendencia que relaciona a las abundancias de ambas especies (Figura 5.8). Según se observa en el gráfico, existe una relación positiva entre la abundancia de *V. vulgaris* y la de *V. germanica* a lo largo de los 3 años. De todas formas, esta tendencia no implica causalidad y podría deberse a una covariación de las abundancias con las variables ceniza y/o distancia a centros urbanos (Figura 5.9 y Figura 5.10). Por esta razón, es necesario comparar estos datos con los arrojados por los modelos.

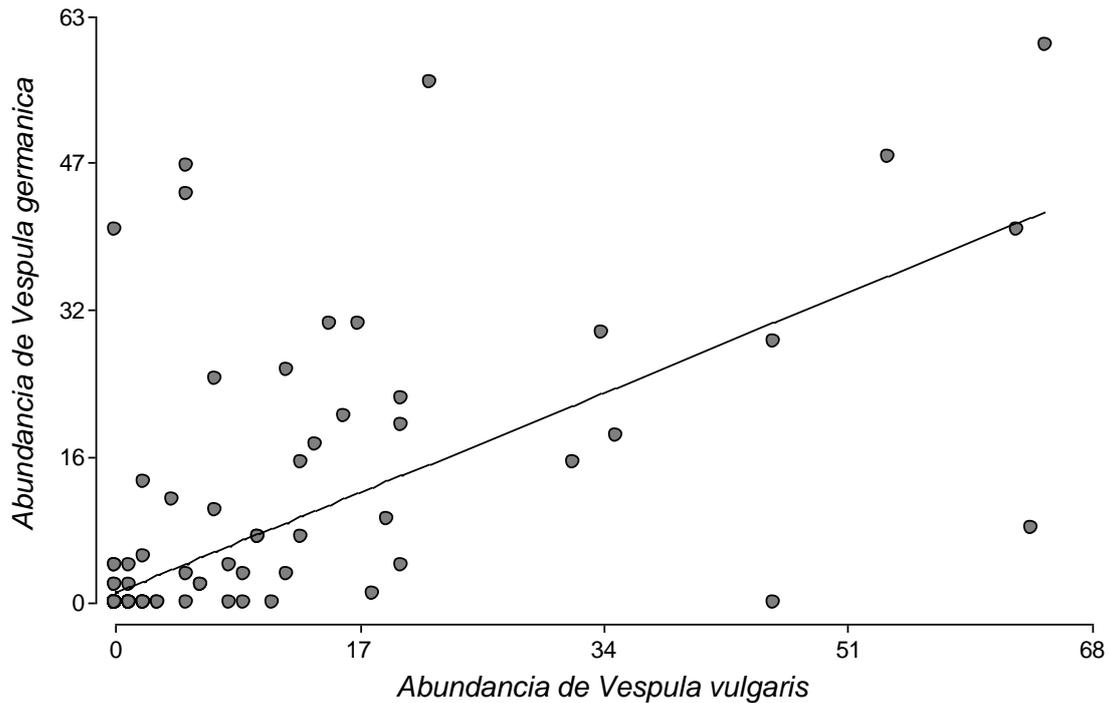


Figura 5.8. Correlación entre las abundancias de *V. vulgaris* y *V. germanica* en los 23 sitios durante los 3 años. Se observa una relación positiva con un $r = 0,7$ y $p < 0,0001$.

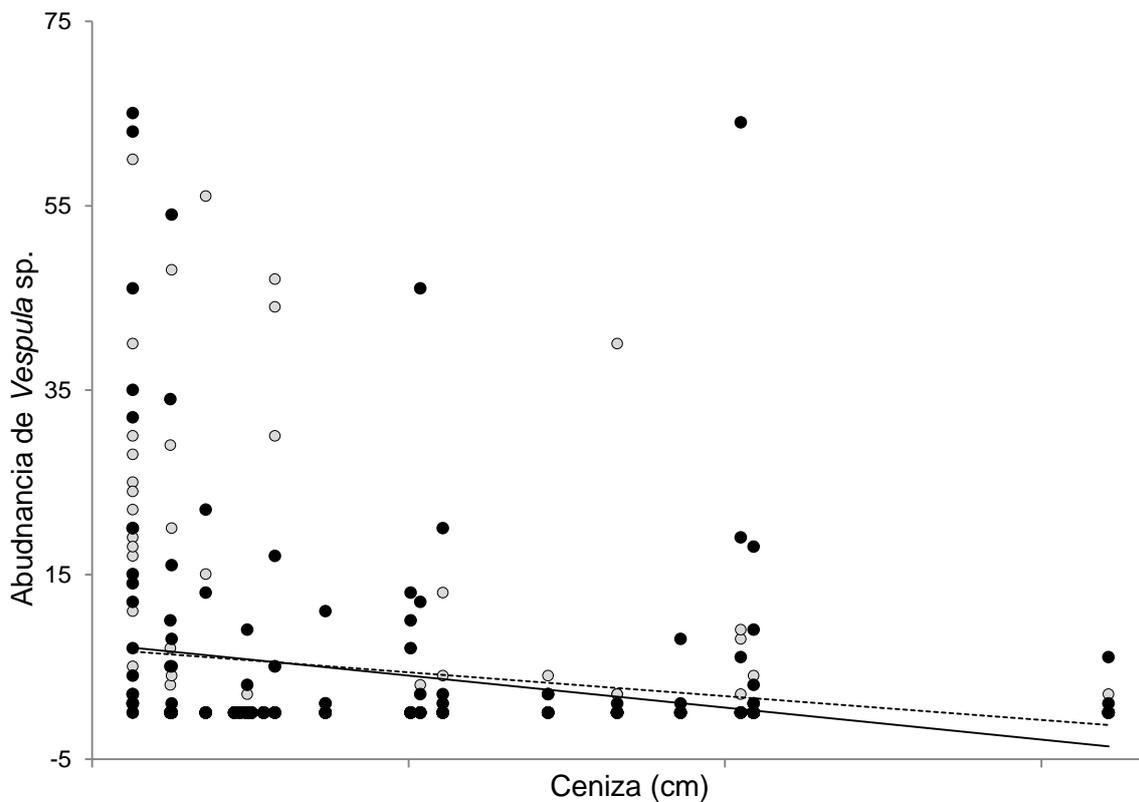


Figura 5.9. Correlación entre las abundancias de ambas especies (*V. vulgaris* en negro y *V. germanica* en gris) y la cantidad de ceniza depositada, durante 3 años. Tanto para *V. vulgaris* (línea punteada) como para *V. germanica* (línea completa) se observa una relación negativa ($p = 0,025$, $r = 0,14$; $p = 0,0006$, $r = 0,25$, respectivamente)

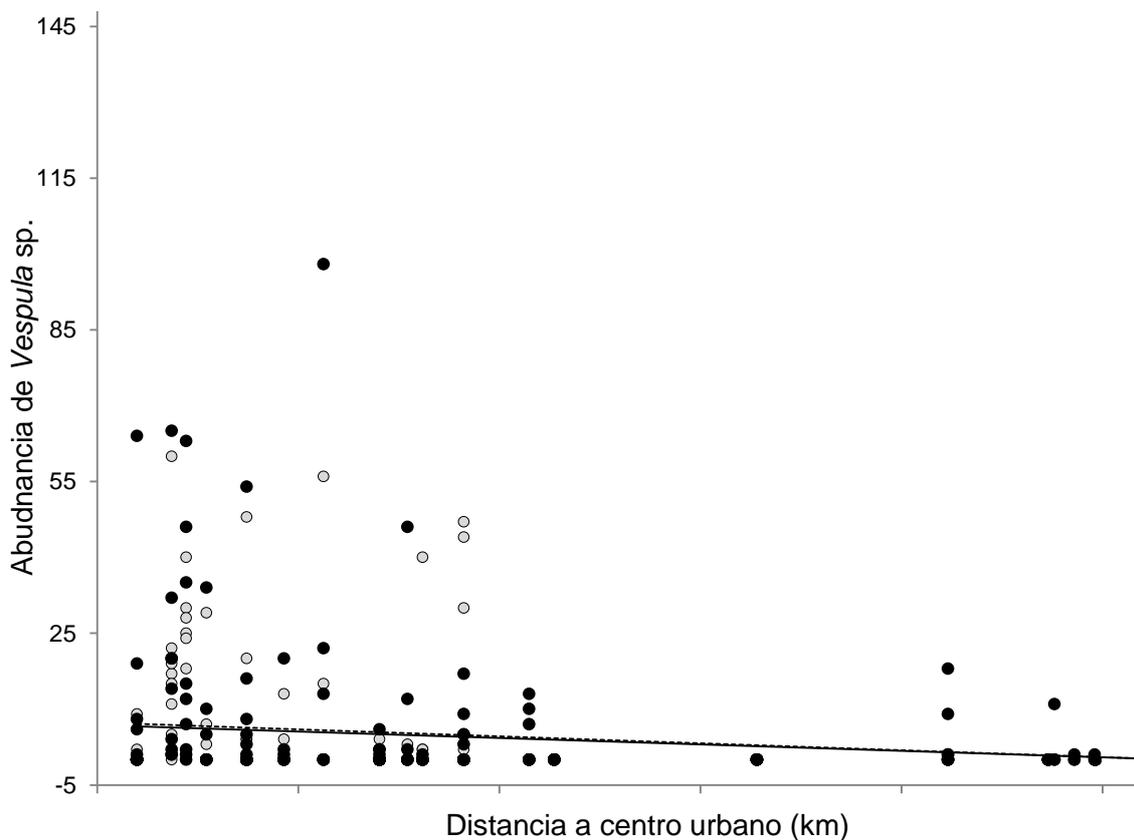


Figura 5.10. Correlación entre las abundancias de ambas especies (*V. vulgaris* en negro y *V. germanica* en gris) y la distancia al centro urbano más cercano, durante 3 años. Tanto para *V. vulgaris* (línea punteada) como para *V. germanica* (línea completa) se observa una relación negativa ($p=0,0010$, $r=0,22$; $p=0,0012$, $r=0,22$, respectivamente)

En cuanto al análisis de los modelos, el que mejor explica la abundancia total de avispas (sumando las dos especies) es el que contempla como variables explicativas la cantidad de ceniza y la distancia a los centros urbanos (Tabla 5.1). En este modelo, la variable especie no fue significativa, por lo que la abundancia total no depende del tipo de especie. Dicho de otra forma, no se encontraron diferencias entre las abundancias de las especies. Por lo tanto, el modelo mínimo adecuado para explicar la abundancia de *Vespula* spp., luego de la erupción del volcán, es el siguiente:

$$\text{Abundancia} \sim \text{Ceniza} + \text{Dist_Urb}$$

Los valores de los estimadores de ambas variables son negativos. En el caso de las cenizas, esto significa que mientras mayor sea la cantidad de ceniza

depositada, menor es la abundancia de avispas. Lo mismo para la distancia a los centros urbanos.

Tabla 5.1. Variables del modelo que explican la abundancia total de avispas de *V. germanica* y *V. vulgaris*. Se muestra la significancia de las variables obtenida mediante GLMM.

Variable	Estimación	Error Std.	Valor p
Intercepto	1,863	0,636	0,0034**
Ceniza	-0,017	0,003	<0,0001***
Dist_Urb	-0,082	0,011	<0,0001***
Especie	0,229	0,149	0,1261

Sin embargo, como se observa en la Tabla 5.2 y Tabla 5.3, cuando tomamos como variable respuesta las abundancias específicas, los modelos mínimos adecuados que mejor explican la abundancia, por un lado de *V. vulgaris* y, por el otro, de *V. germanica* son, respectivamente:

$$\text{Abundancia.vv} \sim \text{Abundancia.vg} + \text{Ceniza} + \text{Dist_Urb}$$

$$\text{Abundancia.vg} \sim \text{Abundancia.vv} + \text{Ceniza} + \text{Dist_Urb}$$

En ambos modelos, la abundancia de *V. vulgaris* y de *V. germanica*, pueden ser explicadas por la cantidad de ceniza, por la distancia al centro urbano más cercano y por la abundancia de su cogenérica. Los estimadores de las dos primeras variables son negativos, es decir que mientras mayor es la cantidad de ceniza caída y la distancia a centros urbanos cercanos, la abundancia disminuye. Sin embargo, los estimadores de las variables Abundancia.vv y Abundancia.vg presentan valores positivos, lo cual puede interpretarse como que a medida que la abundancia de una especie aumenta la abundancia de la especie contraria también lo hace. Estos resultados coinciden con los observados en la correlación gráfica (Figura 5.8).

Tabla 5.2. Variables del modelo que explican la abundancia de *V. vulgaris*. Se muestra la significancia de las variables obtenida mediante GLMM.

Variable	Estimación	Error Std.	Valor p
Intercepto	0,764	0,782	0,3290
Ceniza	-0,012	0,004	0,0158 ***
Dist_Urb	-0,067	0,017	0,0001 ***
Abundancia.vg	0,036	0,017	0,0365 *

Tabla 5.3. Variables del modelo que explican la abundancia de *V. germanica*. Se muestra la significancia de las variables obtenida mediante GLMM.

Variable	Estimación	Error Std.	Valor p
Intercepto	0,1899	1,024	0,8529
Ceniza	-0,0206	0,006	0,0007 ***
Dist_Urb	-0,1170	0,029	<0,0001***
Abundancia.vv	0,0630	0,025	0,0120 *

DISCUSIÓN

En este capítulo evaluamos si la recolonización de *V. vulgaris* y *V. germanica* en sitios defaunados naturalmente, por la caída de cenizas volcánicas, se veía influenciado por la presencia de su cogenérica. Se encontró que las abundancias de *V. germanica* y de *V. vulgaris* no difieren y que el efecto de una especie sobre la otra no es negativo, como esperábamos, por lo que se rechaza la hipótesis de que *V. vulgaris* arriba y se establece sin ser afectada por *V. germanica* e impide o ralentiza el establecimiento de su cogenérica. Las variables que explicaron la abundancia de ambas especies en los sitios recolonizados luego de la erupción del complejo volcánico volcán Puyehue fueron la cantidad de ceniza depositada y la distancia a los centros urbanos más cercanos, ambas de forma negativa, pero no la presencia de la especie cogenérica.

Para especies exóticas, suele ser difícil observar los eventos de establecimiento de forma directa, debido a la imposibilidad de predecir cuándo y dónde nuevos individuos arribarán. La defaunación de los sitios en el NO de la Patagonia, debido a la caída de ceniza, ofreció la oportunidad única de conocer el momento en el que se iniciaban el establecimiento de ambas especies de *Vespula*. La gran cantidad de trampas sin capturas, presentes en nuestros resultados, así como la cantidad de ceniza como variable que explica de manera significativa la abundancia de ambas especies de avispa, confirma el efecto devastador del vulcanismo sobre las poblaciones de *Vespula* spp. ya observado por Masciocchi et al. (2013) en la región. Recordemos que previo a la erupción volcánica ambas especies estaban presentes en todos los sitios estudiados (datos sin publicar).

Según los resultados de este capítulo, el efecto de *V. germanica* sobre *V. vulgaris*, y viceversa, es positivo. Esto nos haría pensar que existe una relación de mutualismo o facilitación entre ellas. Sin embargo, dado la alta correlación entre las abundancias y la cantidad de ceniza caída y la distancia a centros urbanos, la interpretación más parsimoniosa es que *V. germanica* y *V. vulgaris* covarían en función de éstas variables ambientales que afectan a ambas especies de modo similar. Si bien esto amerita nuevos muestreos, con mayores controles, los resultados nos permiten sugerir que no existen relaciones negativas entre ellas durante esta etapa del proceso de invasión (arribo y establecimiento reciente) y a esta escala de análisis. Estos resultados, son coincidentes con lo encontrados en el Capítulo 3, donde se predice una coexistencia entre estas especies.

Una variable que explica la abundancia de *Vespula* spp. en los sitios muestreados, es la distancia a los centros urbanos. Por un lado, los ambientes urbanos presentan una oferta de comida, proveniente de residuos humanos, mayor a la disponible en sitios naturales afectados por la ceniza. Sumado a esto, es posible que los asentamientos sirvan como refugios al permitir el establecimiento de nidos del tipo “estructurales” (Fordham et al. 1991, Moller et al. 1991c), aquellos donde las colonias se establecen en oquedades de construcciones (dentro de paredes con cámara de aire, por ejemplo) y no en el suelo, logrando así sobrevivir al favorecer la protección de reinas que se

encontraban hibernando al momento de la caída de la ceniza. Recordemos que el evento volcánico sucedió a fines del otoño, época en la cual la mayoría de las colonias ya se han desintegrado y las reinas se refugian para atravesar el invierno. De todas formas, la falta de sitios de nidificación apropiados durante las primeras etapas de desarrollo de la colonia, en primavera, puede constituirse en un cuello de botella poblacional significativo dado que durante esta fase una sola reina es responsable de todas las tareas de la colonia, tales como la construcción del nido, la puesta de huevos, búsqueda de alimento, y la alimentación de las primeras larvas que emergen (Akre y Reed 1981). Sin lugar a dudas, la deposición de cenizas cambió la superficie del suelo, cubriendo huecos pre-existentes y aumentando la capacidad de retención de agua (Cronin et al. 1997). Además, la alteración del suelo repercute en la construcción del nido debido al cambio en la compactación de las partículas.

La caída de ceniza, además de modificar el ambiente, puede afectar directamente a las poblaciones de insectos (Buteler et al. 2011, Masciocchi et al. 2013, Elizalde 2015). Se han observado dramáticos descensos en las poblaciones de varias especies de insectos luego del evento geológico mencionado. Martínez et al. (2013), evaluaron el efecto de la ceniza durante la búsqueda de néctar de abejas de *Apis mellifera*, demostrando que, al no presentar mecanismos para evitar flores contaminadas, disminuye su supervivencia debido a la ingesta de material volcánico. En relación a insectos polinizadores, Morales et al. (2014), estudiaron el efecto de las cenizas sobre la abundancia y riqueza de *Bombus dahlbomii*, *B. terrestris* y *B. ruderatus* durante el forrajeo, encontrando una fuerte y consistente disminución de estos individuos relacionada con la erupción del volcán. Otro estudio, que evalúa la toxicidad de las partículas arrojadas por el volcán Puyehue sobre las poblaciones de tucuras de la especie *Dichroplus vittigerum*, sugieren que la ceniza tuvo un efecto insecticida, generando la mortalidad de los adultos (Fernández-Arhex et al. 2013). Buteler et al. (2014), observaron que la ceniza es mortal para individuos de la especie plaga *Sitophilus oryzae*, debido a la adhesión de las partículas a la cutícula. Por consiguiente, se considera que las poblaciones de *Vespula* spp. podrían haber disminuido por mecanismos similares.

Adicionalmente a la mortalidad directa sobre reinas hibernantes de *Vespula* spp., la caída de ceniza volcánica pudo haber afectado la composición de su dieta, compuesta principalmente por artrópodos (Harris 1991). La presumible escasez tanto de presas como de condiciones aptas para la nidificación, podría fomentar la competencia entre las especies de *Vespula* spp., luego de la erupción volcánica. Sin embargo, nuestros resultados sugieren que la competencia interespecífica no es determinante durante el establecimiento de *V. germanica* y de *V. vulgaris* post defaunación. Esta información, se contradice con lo propuesto por Harris et al. (1994), quienes sugirieron que *V. vulgaris* desplaza a *V. germanica* en condiciones de presunta competencia por recursos, por ser más eficiente durante el forrajeo. Una posible explicación para esta discrepancia es que, pese a la existencia de recursos limitantes en la etapa de recolonización, las poblaciones de ambas avispas no son lo suficientemente grandes para que dicha limitación se manifieste en exclusión competitiva. Durante la etapa de establecimiento, las poblaciones de especies invasoras deben crecer para lograr así una colonización exitosa de nuevas áreas (Lockwood et al. 2013).

Este es el primer trabajo que evalúa el arribo y establecimiento de *V. vulgaris* y *V. germanica* en el mismo momento, sin que las variables secuencia de invasión y tiempo transcurrido desde el arribo de la primera y la segunda, afecten las interpretaciones sobre el éxito relativo de ambas especies. Los resultados obtenidos, sugieren que la variación en estas variables no impide el establecimiento de *V. germanica*. Por lo tanto, otra explicación sobre las diferencias entre nuestros resultados y los obtenidos por Harris et al. (1994), quienes sugieren una superioridad competitiva de *V. vulgaris* sobre *V. germanica*, podría ser que diferentes mecanismos actúen durante las distintas etapas del proceso de invasión de estas especies. Es probable que, a pesar de existir interacciones competitivas entre estas especies de avispas, *V. germanica* presente características que la hagan más eficiente en arribar y colonizar nuevas áreas. Esto le permitiría lidiar con las interacciones durante las primeras fases del proceso de invasión. Esta suposición, coincide con el hecho de que en todas las regiones donde ambas han invadido, la primera en hacerlo fue *V. germanica*. Por otro lado, en el Capítulo 4 de esta tesis, se

reportan datos sobre la evitación de *V. germanica* por cebos con presencia simulada de *V. vulgaris*. Además, según Harris (1992), en sitios de Nueva Zelanda, muestreados durante 5 años desde el arribo de *V. vulgaris*, donde *V. germanica* ha sido desplazada, esta especie no ha logrado reinvasión. Ambas informaciones, podrían sugerirnos que si se invirtiese la secuencia de invasión de estas especies, *V. vulgaris* podría impedir el establecimiento posterior de *V. germanica*.

La sucesión de especies colonizando sitios que han sido afectados por un disturbio es equivalente a la invasión de especies exóticas en una nueva región (Davis y Thompson 2000). Por lo tanto, los resultados obtenidos en este Capítulo suman conocimientos al estudio general de la invasión tanto de *V. germanica* como de *V. vulgaris*. Conocer los factores que permiten a especies exóticas invadir y predecir su comportamiento y distribución en el nuevo hábitat, es fundamental en la investigación ecológica, tanto teórica como aplicada. El rol que juegan los invasores en un ambiente nuevo, y sus consecuencias en el ecosistema, puede arrojar información sobre las características de la comunidad invadida. Sumado a esto, ya que algunos invasores pueden volverse plagas o afectar prácticas de conservación (Caughley 1994), el estudio de estas especies puede proveer información útil para su manejo y control (Farji-Brener y Corley 1998). Dado que ambas especies de *Vespula* se han convertido en plagas en varios de los países invadidos (Beggs et al. 2011), conocer si el establecimiento se encuentra afectado por la presencia de otra especie del mismo género, nos aporta información clave para perfeccionar las medidas de control y erradicación. La información de este capítulo, sumada a la obtenida en el Capítulo 3, el cual sugiere que ambas especies van a coexistir, soporta la idea de perfeccionar medidas de control especie-específicas.



DISCUSIÓN GENERAL

El éxito de las invasiones biológicas puede verse afectado por las interacciones entre especies residentes y las que arriban posteriormente. Una de las razones por la cual el proceso de invasión puede verse limitado es por interacciones competitivas, lo que genera resistencia biótica por parte de la comunidad receptora. En este trabajo, se evaluó el efecto de la presencia de una especie invasora, *Vespula germanica*, sobre el proceso de invasión de otra especie cogenérica, *Vespula vulgaris*, que se estableció 30 años más tarde, la cual presenta características morfológicas y conductuales muy similares. La hipótesis planteada fue que *V. germanica* afecta negativamente el proceso de invasión de *V. vulgaris* impidiendo su establecimiento definitivo y/o expansión geográfica. Sin embargo, las evidencias de los diferentes capítulos no permiten sustentar esta hipótesis, es decir que, *V. germanica* no limita el proceso de invasión de *V. vulgaris* y que ambas especies van a coexistir en el NO de la Patagonia.

Por un lado, es posible observar que, a pesar de su reciente arribo, *V. vulgaris* ha logrado establecerse en varios sitios y con abundancias mayores a las que presenta *V. germanica* (Capítulo 2). Además, se observó, que a una escala muy pequeña, sobre cebos, la presencia de *V. vulgaris* inhibe el forrajeo de *V. germanica* (Capítulo 4). Esto podría tener consecuencias sobre las poblaciones de la primera especie en arribar a la Patagonia. De todas formas, en el Capítulo 5, se concluyó que el establecimiento de ambas especies en nuevas áreas de invasión no se encuentra afectado negativamente por la presencia de la otra especie del mismo género, al menos, durante los primeros 3 años. Sumado a esto, en el Capítulo 3 se sugirió a partir del uso de modelos, que ambas especies de avispas exóticas van a coexistir en áreas de matorral del NO de la Patagonia (Figura 6.1).

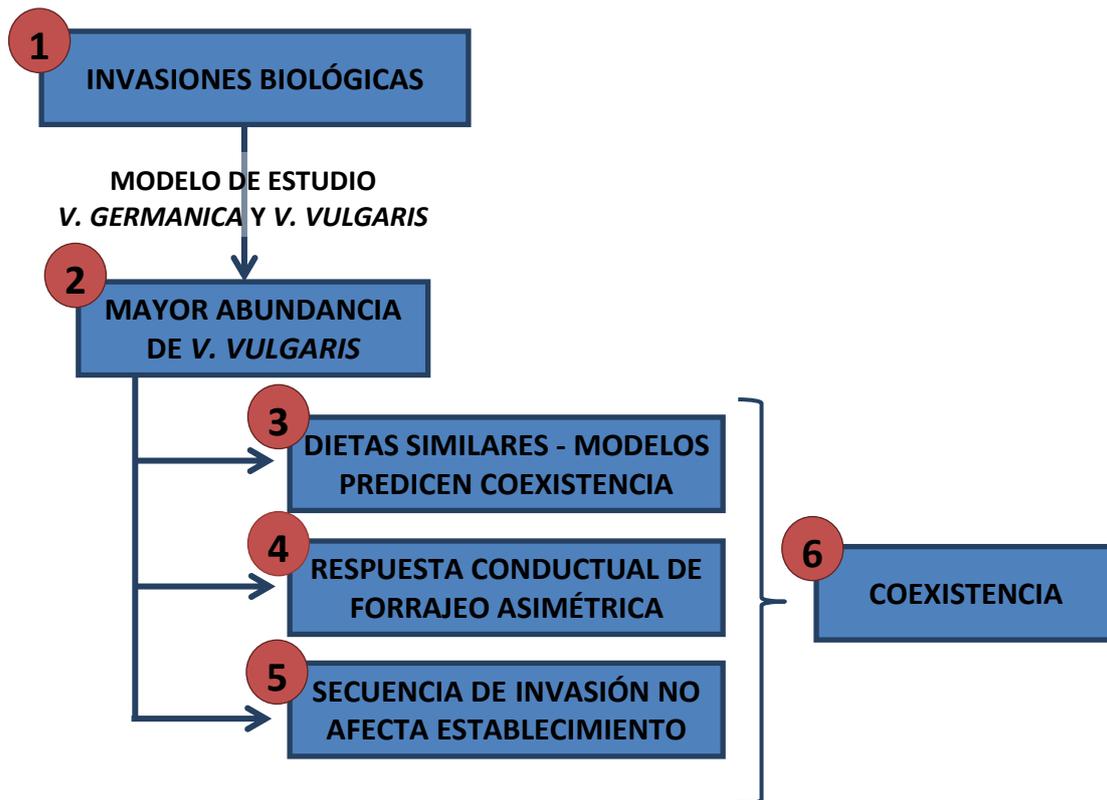


Figura 6.1. Hoja de ruta de la tesis. Cada recuadro incorpora, brevemente, los resultados hallados en cada capítulo. 1) Marco teórico de la tesis, introducción al modelo de estudio y los objetivos. 2) Abundancias relativas entre las especies en estudio. 3, 4 y 5) Posibles mecanismos que determinan la relación entre las especies. 6) Discusiones generales

Al principio de este trabajo, se planteó el estudio de diferentes mecanismos que podrían explicar las abundancias relativas entre *V. germanica* y *V. vulgaris* (Capítulo 1). A lo largo de los capítulos 3, 4 y 5 se pusieron a prueba mecanismos de interacción entre estas especies, a diferentes escalas espaciales. En el Capítulo 3, se evaluó la interacción mediante competencia por explotación de recursos alimenticios a una escala de sitios de 1 hectárea. Por otro lado, en el capítulo 4, se observó la respuesta comportamental de ambas especies sobre platos con cebos, es decir, competencia por interferencia a una escala pequeña. Por último, en el capítulo 5 se estudió el efecto de la presencia de una especie sobre la abundancia de la otra en sitios afectados por las cenizas volcánicas, a partir de un muestreo regional. Por lo tanto, es posible que la respuesta a preguntas sobre la coexistencia entre estas especies esté relacionada con diferencias en las escalas espaciales.

Numerosos estudios han observado que los patrones de colonización de especies exóticas varían en función de la escala espacial a la cual se

experimenta, lo cual se cree es el resultado de distintos procesos que operarían a diferentes escalas (Shea y Chesson 2002, Davis et al. 2005, Fridley et al. 2007). A escalas pequeñas, los individuos podrían interactuar directamente entre sí y por lo tanto es esperable detectar los efectos de la competencia (Fridley et al. 2007). En cuanto a la coexistencia a escalas espaciales mayores, se ha interpretado como evidencia de la importancia de factores tales como la presión de propágulos, los disturbios, las condiciones climáticas y la heterogeneidad ambiental y (Chesson 2000, Byers y Noonburg 2003, Davis et al. 2005, Fridley et al. 2007).

El Capítulo 4, el cual evalúa interacciones a una escala espacial pequeña, a nivel de cebo, fue el único donde se concluye que estas especies podrían afectarse negativamente. Se discutió la idea de que la diferencia en las respuestas conductuales encontradas entre especies ante la presencia de su cogenérica en los cebos, podría sugerir algún grado de mayor habilidad competitiva por parte de *V. vulgaris* cuando se compara con *V. germanica*. Esto permite que, a pesar de presentar dietas y comportamientos de forrajeo similares, puedan coexistir debido a una segregación espacial, es decir que, ante la presencia de *V. vulgaris*, *V. germanica* evite estos alimentos y se desplace buscando otros recursos. Esta respuesta es posible gracias a su dieta plástica y generalista y a la heterogeneidad ambiental que presenta el NO de la Patagonia (Capítulo 1), ya que la existencia de diferentes ambientes permitiría que *V. germanica* no sea eliminada por completo. De todas formas, si *V. vulgaris* monopoliza los recursos de mejor calidad esto podría afectar de forma negativa el crecimiento poblacional de *V. germanica*. Sin embargo, aún no se ha comprobado, ya que las abundancias de esta especie son las mismas que las registradas por Sackmann et al. (2001) en el 2000. No obstante, esta relación podría revertirse con el tiempo, ya que el arribo de *V. vulgaris* es muy reciente. Por eso, se insiste en que deberían mantenerse los muestreos de abundancias de *V. germanica* y *V. vulgaris* para obtener datos más robustos que puedan contrastarse con los modelos de competencia de Lotka-Volterra planteados en el Capítulo 3.

En el Capítulo 3 de esta tesis, se plantearon modelos que predicen coexistencia entre estas especies. Los resultados obtenidos en el Capítulo 4

parecen no coincidir con esos resultados ya que *V. germanica* despliega un comportamiento de evitación ante la presencia simulada de *V. vulgaris*. En sitios donde ambas especies se han establecido, *V. vulgaris* podría desplazar a *V. germanica* como resultado de la competencia cuando los recursos se vuelvan limitantes, como ocurre al final de la temporada de verano, o cuando las poblaciones de *V. vulgaris* llegasen a un número elevado de densidad poblacional como ha sido observado en los bosques de *Nothofagus spp.* de Nueva Zelanda (Harris et al. 1991, Clapperton et al. 1994). De todas formas, es probable que la experimentación a diferentes escalas nos arroje resultados diferentes en esta etapa inicial del proceso de invasión de *V. vulgaris*. Por ejemplo, podría suceder que las interacciones que suceden a escalas pequeñas, nivel de cebos, aún no haya afectado a escalas mayores, como hectáreas. También, es factible que logren coexistir a una escala de hectárea pero que *V. vulgaris* logre ser relativamente más abundante debido a mecanismos competitivos que afecten las tasas de crecimiento de *V. germanica*, pero sin desplazarla completamente.

Del Capítulo 2 se obtuvieron datos sobre coexistencia en sitios de matorral, donde las abundancias de ambas especies es menor cuando están juntas en relación a cuando están solas (en coexistencia: *V. germanica* 3,38 nidos/ha y *V. vulgaris* 3,75 nidos/ha). Los modelos analizados en el capítulo 3 predicen una coexistencia de ambas con una mayor abundancia de *V. vulgaris* (*V. germanica* 0,85 nidos/ha y *V. vulgaris*; 4,83 nidos/ha). Esto implica que ambas especies no se encuentran aún en equilibrio con el ambiente, para lo cual *V. germanica* verá reducidas sus poblaciones mientras que las de *V. vulgaris* aumentarían de aquí a 20 años. De todas maneras, existen numerosos factores que podrían afectar la abundancia de estas especies modificando las predicciones de abundancias poblacionales, desde factores ambientales a escala local (e.g., disturbios antrópicos, introducción de otras especies exóticas, presencia de predadores, parásitos y enfermedades) hasta variables a gran escala como la disponibilidad de recursos (Capítulo 3) o la erupción de un volcán (Capítulo 5).

Este trabajo sugiere que *V. germanica* y *V. vulgaris* coexistirán en sitios de matorral del NO de la Patagonia, a pesar de presentar algunos ítems preferidos

compartidos, una significativa superposición de nicho (Capítulo 3) y respuestas comportamentales asimétricas durante el forrajeo (Capítulo 4). De todas formas, esta sugerencia no excluye la posibilidad de que ambas especies compitan. La coexistencia entre especies que compiten es una incógnita que ha llamado la atención de muchos ecólogos en el pasado (Hutchinson 1959, Werner 1979, Brown 1981). Crawley y May (1987), han sugerido que la coexistencia puede darse cuando existen o se crean espacios libres que favorezcan la supervivencia del competidor más débil, siempre que éste presente una mayor capacidad de colonización. En ese caso, el espacio libre podría ser su refugio por un tiempo, el necesario para que fuese también recolonizado por el competidor fuerte. De modo que una especie fugitiva y un competidor fuerte pueden coexistir si existen espacios libres, lo que es más probable en ambientes heterogéneos. En este contexto, *V. germanica* podría ser una especie fugitiva con mayor eficiencia de colonización y *V. vulgaris* la competidora fuerte. En el Capítulo 5 se sugirió que *V. germanica* podría presentar características que la hagan más eficiente en arribar y colonizar nuevas áreas, lo que coincide con el hecho de que en todas las regiones donde ambas han arribado, la primera en hacerlo fue *V. germanica*.

Otro posible mecanismo que explique la coexistencia entre especies similares, es el uso diferencial de los recursos. Especies que viven en el mismo hábitat pueden utilizar recursos diferentes o los recursos utilizados por especies ecológicamente similares pueden estar separados en el tiempo y/o el espacio. Las especies pueden así evitar o reducir la competencia por los mismos recursos especializándose en la utilización diferencial de determinados microhábitats (MacArthur y Levin 1964, Schoener 1974). Un estudio realizado en Nueva Zelanda, el cual compara el comportamiento de forrajeo entre *V. germanica* y *V. vulgaris*, registra diferencias no sólo entre sitios, sino también en los mismos lugares en diferentes años. Este estudio sugiere que esta diferencia refleja distintos patrones de uso de microhábitats (Harris 1991). En sitios donde ambas coexisten, *V. germanica* forrajea en cercanías del suelo y *V. vulgaris* tiende a hacerlo en el follaje de los árboles y arbustos (Harris et al. 1991). Resultados preliminares de un estudio propio, aún sin publicar, nos sugieren que existen diferencias en la altura a la cual las obreras de *V. vulgaris*

y *V. germanica* forrajean. Estos datos podrían explicar, no sólo la coexistencia por segregación espacial, sino también las diferencias encontradas entre estas especies en el capítulo 3, en cuanto al acarreo preferencial por ciertos órdenes de insectos. Esta información es fundamental, tanto desde el punto de vista académico, como desde el aplicado, ya que tendría implicancias en el control de ambas especies plaga.

Tanto *V. germanica* como *V. vulgaris*, se han convertido en un problema ecológico y económico, siendo responsables de importantes pérdidas económicas en actividades como la apicultura, fruticultura, cría de ganado y turismo en varios lugares del mundo que han logrado invadir (Beggs 2001, Rust y Su 2012). Los resultados de este trabajo tienen implicancias sobre el control y erradicación de ambas especies. Hasta el momento, en Argentina, solamente se utilizan estrategias de control químico mediante cebos tóxicos. Sin embargo, el capítulo 4 de esta tesis nos sugiere que la respuesta conductual de evitación de *V. germanica* ante la presencia de *V. vulgaris* impediría que la primera acceda a cebos con veneno, en consecuencia, no se estaría controlando de igual modo a ambas especies. Asimismo, si se confirmaran los resultados preliminares de que forrajean a distintas alturas, la disposición de los cebos debería ser en función de esta segregación espacial. Toda esta información, genera la necesidad de mejorar las medidas de control a nivel de cebos e implementar nuevas estrategias que tengan un alcance mayor, atacando el problema mediante un manejo integrado de plagas. Sumado a esto, el conocimiento generado en este trabajo de que ambas especies van a coexistir, soporta la idea de perfeccionar medidas de control especie-específicas.

Otra preocupación que surge a partir del arribo de *V. vulgaris* y la conclusión de que sus poblaciones van a coexistir con las de *V. germanica*, refiere a los posibles impactos sobre los artrópodos nativos. Los resultados obtenidos en el presente trabajo parecen indicar que tanto la abundancia de *V. germanica* como la de *V. vulgaris* son bajas en relación a las publicadas para Nueva Zelanda (Capítulo 3). Según Sackmann et al. (2008), la baja abundancia de *V. germanica* es la causa de su falta de efecto sobre las especies de artrópodos locales. Los modelos planteados en el Capítulo 3 predicen que la suma de las abundancias de ambas especies en coexistencia (5,68 nidos/ha) será mayor

que la registrada para *V. germanica* por Sackmann et al. (3,4 nidos/ha; 2001), por lo que es lógico suponer que la falta de efecto sobre especies nativas pueda revertirse por la presencia de *V. vulgaris*. Sin embargo, es esperable que la abundancia de ambas especies no llegue a valores tan altos como en Nueva Zelanda, donde una de las causas de su incremento poblacional es la presencia de *Ultacoelostoma* sp. (homóptero productor de exudados azucarados que son fuente de alimento para las avispas), insecto ausente en esta región (Beggs 2001).

A lo largo de esta tesis, se han propuesto mecanismos que explicarían la coexistencia entre estas especies como, por ejemplo, evitación durante el forrajeo, segregación espacial y una especie fugitiva que escapa de la competencia. De todas formas, si bien sugerimos que coexisten, no significa que no sean potenciales competidoras. Podría ocurrir que la competencia en el pasado haya forzado una divergencia morfológica, conductual y alimenticia, de forma que la competencia actual sea mínima, fenómeno que en ecología se denomina “fantasma de la competencia en el pasado” (Connell 1980). Esto se corresponde con nuestros resultados, ya que se observó un uso diferencial de los recursos, tanto en algunos ítems de sus dietas como en el tamaño y peso de las presas, lo que se asoció a la diferencia de tamaño entre las obreras de ambas especies. Sin embargo, cuando el encuentro entre ellas es forzado, como se describió en el capítulo 4, se observa un comportamiento de evitación de *V. germanica*, lo que sugiere que esta especie es capaz de identificar en *V. vulgaris* rasgos que transmiten información sobre un potencial competidor.

Este trabajo nos permite aportar información teórica en el marco de la ecología en general y, en particular, al estudio de las invasiones biológicas. La propuesta de utilizar claves para determinar mecanismos de competencia es novedosa no sólo para mejorar nuestra comprensión sobre el comportamiento social en los insectos, sino también como herramienta práctica para evaluar interacciones interespecíficas. Además, reforzamos la idea de utilizar modelos fenomenológicos para introducirse en el estudio de las interacciones entre especies, como aproximaciones, pero conociendo sus limitaciones. En cuanto a las invasiones biológicas, incorporamos resultados sobre interacción entre

especies exóticas, saliéndonos de la regularidad de evaluar el impacto sobre especies nativas.

Por último, no existe gran información acerca de una invasión de insectos sucediendo a otra especie, particularmente cuando éstas ocupan el mismo nivel trófico y son muy similares en morfología, fisiología y conducta. En este sentido, aumentar la información sobre ambas especies nos ayuda a entender más sobre este proceso de invasión particular que se registra en la Patagonia. Este es el primer trabajo sobre la invasión de *V. vulgaris* en la Patagonia, en el cual se reportan los primeros datos sobre su abundancia, su dieta y su relación con *V. germanica*. De todas formas, es probable que otros mecanismos estén afectando la interacción entre estas especies, por ejemplo, aquellos relacionados con la reproducción, cantidad y calidad de encuentros entre reinas y zánganos, la capacidad dispersiva de las reinas, etcétera. Por lo tanto, futuros estudios deberían ahondar sobre éstos y no solamente aquellos relacionados con sus hábitos alimenticios, dietas y comportamiento de forrajeo.



- Aarssen, L. W. 1983. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *American Naturalist*, 707-731.
- Ågren, G. I. & Fagerström, T. 1984. Limiting dissimilarity in plants: randomness prevents exclusion of species with similar competitive abilities. *Oikos*, 369-375.
- Akre, R. D. & MacDonald, J. F. 1986. Biology, economic importance and control of yellowjackets. *Economic impact and control of social insects*, 353-412.
- Akre, R. D. & Reed, H. C. 1981. Population cycles of yellowjackets (Hymenoptera: Vespinae) in the Pacific Northwest. *Environmental entomology*, 10: 267-274.
- Allen, C. R., Lutz R. S. & Demarais S. 1995. Red imported fire ant impacts on northern bobwhite populations. *Ecological Applications* 5: 632-638.
- Andrewartha, H. G. & Birch, L. C. 1953. The Lotka-Volterra Theory of Interspecific competition. *Australian Journal of Zoology*, 1:174-177.
- Anonymous .1962. Common English fruit wasp, *Vespula vulgaris*. Report of the Biological Branch of the Department of Agriculture, Victoria, Australia 2:44
- Archer, M. E. 1981. Successful and unsuccessful development of colonies of *Vespula vulgaris* (Linn.)(Hymenoptera: Vespidae). *Ecological entomology*, 6:1-10.
- Archer, M. E. 1984. Life and fertility tables for the wasp species *Vespula vulgaris* and *Dolichovespula sylvestris* (Hymenoptera: Vespidae) in England. *Entomologia generalis*, 9: 181-188.
- Archer, M. E. 1985. Population dynamics of the social wasps *Vespula vulgaris* and *Vespula germanica* in England. *The Journal of Animal Ecology*, 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.
- Archer, M. E. 2001. Changes in abundance of *Vespula germanica* and *V. vulgaris* in England. *Ecological Entomology*, 26:, 1-7.
- Archer, M. A. 1978. Provisional Atlas of the Insects of the British Isles. Part 9: Hymenoptera, Vespidae. Biological Records Centre, Huntingdon Australia. *Wildlife Biology* 2: 185-195.
- Arendt, W. J., Gibbons, D. W. & Gray, G. 1999. Status of the volcanically threatened Montserrat Oriole *Icterus oberi* and other forest birds in Montserrat, West Indies. *Bird Conservation International*, 9: 351-372.
- Ayala, F. J., Gilpin, M. E. & Ehrenfeld, J. G. 1973. Competition between species: theoretical models and experimental tests. *Theoretical Population Biology*, 4:331-356.
- Barbaro, L. A., Mazzoni, A., Karlanian, M. A., Fernández, M. N. & Morisigue, D. E. 2014. Cenizas del volcán Puyehue como sustrato para plantas. In Congreso Argentino de Horticultura.
- Barlow, N. D., Beggs, J. R. & Barron, M. C. 2002. Dynamics of common wasps in New Zealand beech forests: a model with density dependence and weather. *Journal of Animal Ecology*, 71: 663-671.

- Barr, K., Moller, H., Christmas, E., Lyver, P. & Beggs, J. 1996. Impacts of introduced common wasps (*Vespula vulgaris*) on experimentally placed mealworms in a New Zealand beech forest. *Oecologia*, 105:266-270.
- Barrera-Medina, R. & Muñoz, C. V. 2013. Primer reporte de *Vespula vulgaris* (Linnaeus, 1758)(Hymenoptera: Vespidae) en Chile. *Boletín de la SEA*, (52), 277-278.
- Beggs, J. 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. & Rees, J. S. 1999. Restructuring of Lepidoptera communities by introduced *Vespula* wasps in a New Zealand beech forest. *Oecologia*, 119:565-571.
- Beggs, J. R. & Wardle, D. A. 2006. Keystone species: competition for honeydew among exotic and indigenous species. In *Biological Invasions in New Zealand* (pp. 281-294). Springer Berlin Heidelberg.
- Beggs, J. R., Brockerhoff, E. G., Corley, J. C., Kenis, M., Masciocchi, M., Muller, F., ... & Villemant, C. 2011. Ecological effects and management of invasive alien Vespidae. *BioControl*, 56: 505-526.
- Beggs, J. R., Rees, J. S., Toft, R. J., Dennis, T. E. & Barlow, N. D. 2008. Evaluating the impact of a biological control parasitoid on invasive *Vespula* wasps in a natural forest ecosystem. *Biological Control*, 44: 399-407.
- Begon, M. & Mortimer, M., 1986. *Population Ecology. A unified study of animals and plants*. Blackwell, Oxford, 220 pp.
- Begon, M., Harper, J. & Townsend, C. 1995. *Ecología: poblaciones, comunidades y ecosistemas*. Omega. Barcelona.
- Begon, M., Townsend, C. R. H., John, L., Colin, R. T. & John, L. H. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems* (No. Sirsi) i9781405111171).
- Besoain, E. 1985. Los suelos. Pp. 25-95 En: Toso, J (ed.). *Suelos volcánicos de Chile*. Instituto de Investigaciones Agropecuaria (INIA), Ministerio de Agricultura, Santiago, Chile.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., ... & Richardson, D. M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, 26:333-339.
- Blair, A. C. & L. M. Wolfe 2004. The evolution of an invasive plant: an experimental study with *Silene latifolia*. *Ecology* 85:3035-3042.
- Bolker, B. M. 2008. *Ecological models and data in R*. Princeton University Press.
- Braks, M. A. H., Honório, N. A., Lounibos, L. P., Lourenço-De-Oliveira, R. & Juliano, S. A. 2004. Interspecific competition between two invasive species of container mosquitoes *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Brazil. *Ann Entomol Soc Am* 97:130-139
- Brian, M. V. & Brian, A. D. 1952. The wasp, *Vespula sylvestris* Scopoli: feeding, foraging and colony development. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 103:1-26.
- Brockerhoff, E. G., Barratt, B. I., Beggs, J. R., Fagan, L. L., Malcolm, K., Phillips, C. B. & Vink, C. J. 2010. Impacts of exotic invertebrates on New Zealand's indigenous species and ecosystems. *New Zealand Journal of Ecology*, 34:158.
- Brown, J. H. & Davidson, D. W. 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, 196:880-882.

- Brown, J. H. 1981. Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist*, 21:877-888.
- Brown, R.L., El-Sayed, A.M., Unelius, C.R. & Suckling, D.M. 2014. Attraction of the invasive social wasp *Vespula vulgaris* by volatiles from fermented brown sugar. *Entomol Exp Appl* 151:182-190
- Buteler, M., García, G. P. L., Pochettino, A. A., Stefanazzi, N., Ferrero, A. A. & Stadler, T. 2014. Insecticidal activity of volcanic ash against *Sitophilus oryzae* L. (Coleoptera: Curculionidae) under laboratory conditions. *Ecología austral*, 24:17-22.
- Buteler, M., Lozada, M., D'Adamo, P., Melo, R. A. L. & Stadler, T. 2016. Behavioural responses of *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) wasps exposed to essential oils. *Austral Entomology*. 55: 308–315
- Buteler, M., Stadler, T., López García, G. P., Lassa, M. S., Trombotto Liaudat, D., D'adamo, P. & Fernandez-Arhex, V. 2011. Propiedades insecticidas de la ceniza del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle y su posible impacto ambiental. *Rev. Soc. Entomol. Argent*, 70:149-156.
- Byers, J. E. & Noonburg, E. G. 2003. Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology*, 84:1428-1433.
- Cadi, A. & Joly, P. 2003. Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Canadian Journal of Zoology*, 81:1392-1398.
- Callaway, R. M. & Maron, J. L. 2006. What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years?. *Trends in Ecology & Evolution*, 21:369-374.
- Carpenter, J. M. & Kojima, J. I. 1997. Checklist of the species in the subfamily Vespinae (Insecta: Hymenoptera: Vespidae). *Natural history bulletin of Ibaraki University*, 1:51-92.
- Caswell, H. 1989. Analysis of life table response experiments I. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecological Modelling*, 46:221-237.
- Caughley, G. & Sinclair, A. R. E. 1994. *Wildlife ecology and management* (Vol. 334). Cambridge: Blackwell Science.
- Chaneton, E. J., Mazía, N., Garibaldi, L. A., Chaij, J. & Kitzberger, T. 2014. Impacto de la deposición de ceniza volcánica sobre la productividad foliar y la herbivoría por insectos en bosques deciduos del norte de la Patagonia. *Ecol. Austral*, 24:51-63.
- Chapman, R. F. 1982: *The insects structure and function*. 3rd ed. London, Hodder and Stoughton. 919 p.
- Chesson, J. 1983. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecology*, 64(5), 1297-1304.
- Chesson, P. 2000. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical population biology*, 58:211-237.
- Clapperton, B. K., Möller, H. & Sandlant, G. R. 1989. Distribution of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in New Zealand in 1987. *New Zealand journal of zoology*, 16:315-323.
- Clapperton, B.K., Lo, P.L., Moller, H. & Sandlant, G.R. 1989. Variation in colour markings of German wasps *Vespula germanica* (F.) and common wasps *Vespula vulgaris* (L.)(Hymenoptera: Vespidae) in New Zealand. *New Zeal J Zool* 16:303-313
- Clapperton, B.K., Tilley, J.A.V., Beggs, J.R. & Moller, H. 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 J Zool* 21:295-303
- Colautti, R. I. & Maclsaac H. J. 2004. A neutral terminology to define "invasive" species. *Diversity and Distributions* 10: 135-141.
- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A. & Maclsaac, H. J. 2004, Is invasion success explained by the enemy release hypothesis?. *Ecology Letters*, 7: 721–733. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00616.x
- Collett, T. S. & Lehrer, M. 1993. Looking and learning: a spatial pattern in the orientation flight of the wasp *Vespula vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 252: 129-134.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 131-138.
- Corley, J. C., Rabinovich, M. & D'Adamo, P. 1997. Distribución e impacto de la avispa exótica chaqueta amarilla (*Vespula germanica*) en la Patagonia. Serie Programa de Investigación y Desarrollo Ambiental N°18.
- Correa, M. N. 1969. Flora patagónica. INTA -Buenos Aires Buenos Aires.
- Crawley, M. J. & May, R. M. 1987. Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials. *Journal of theoretical Biology*, 125:475-489.
- Crawley, M. J., Brown, S. L., Heard, M. S. & Edwards, G. R. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity?. *Ecology Letters*, 2:140-148.
- Cronin, S. J., Hedley, M. J., Smith, R. G. & Neall, V. E. 1997. Impact of Ruapehu ash fall on soil and pasture nutrient status 1. October 1995 eruptions. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 40:383-395.
- D'Adamo, P. & Lozada, M. 2009. Flexible foraging behavior in the invasive social wasp *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 102:1109-1115.
- D'Adamo, P. & Lozada, M. 2014. How context modification can favor the release of past experience in *Vespula germanica* wasps, enabling the detection of a novel food site. *Journal of insect behavior*, 27:395-402.
- D'Adamo, P., Corley, J.C. & Lozada, M. 2001. Attraction of *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) foragers by conspecific heads. *J Econ Entomol* 94:850-852.
- D'Adamo, P., Corley, J.C., Sackmann, P. & Lozada, M. 2000. Local enhancement in the wasp *Vespula germanica*. Are visual cues all that matter? *Insect Soc* 47:289-291
- D'Adamo, P., Lozada, M. & Corley, J.C. 2004. An attraction pheromone from heads of worker *Vespula germanica* wasps. *J Insects Behav* 17:809-821
- D'Adamo, P., Lozada, M. & Corley, J. 2003. Conspecifics enhance attraction of *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) foragers to food baits. *Ann Entomol Soc Am.* 96:685-688.
- D'adamo, P., Sackmann, P., Corley, J. C., & Rabinovich, M. 2002. The potential distribution of German wasps (*Vespula germanica*) in Argentina. *New Zealand Journal of Zoology*, 29(2), 79-85.
- Davies, K., Chesson, P., Harrison, S., Inouye, B., Melbourne, B. & Rice, K. 2005. Spatial Heterogeneity Explains the Scale Dependence of the Native-Exotic Diversity Relationship. *Ecology* 86:1602-1610.

- Davis, M. A. & Thompson, K. 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the ecological society of America*, 81:226-230.
- Davis, M. A. 2009. *Invasion biology*. Oxford University Press on Demand.
- Davis, M. A., Grime, J.P. & Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J Ecol* 88:528-534
- De Pietri, E. 1992. Alien shrubs in a National Park: can they help in the recovery of natural degraded forest? *Biological Conservation* 62:127-130.
- Dhondt, A. A. 1977. Interspecific competition between great and blue tit. *Nature*, 268:521-523.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves F., Balzarini M. G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2010. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Di Vittorio, C. T., Corbin, J. D. & D'Antonio, C. M. 2007. Spatial and temporal patterns of seed dispersal: an important determinant of grassland invasion. *Ecol Appl*, 17:311-316
- Dickman, C. R. 1996. Impact of exotic generalist predators on the native fauna of Australia. *Wildlife Biology*, 2: 85-195.
- Dimitri, M. J. 1972. La región de los bosques andino-patagónicos: sinopsis general (Vol. 10). Ministerio de Agricultura y Ganadería de la Nación, INTA.
- Dlugosch K. M. & Parker I. M. 2008 Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Mol Ecol* 17:431-449.
- Donovan, B. J. 1984. Occurrence of the common wasp, *Vespula vulgaris* (L.)(Hymenoptera: Vespidae) in New Zealand. *New Zealand journal of zoology*, 11:417-427.
- Donovan, B., Howie, A. M. E. & Schroeder, N. C. 1992. Comparative characteristics of nests of *Vespula germanica* (F.) and *Vespula vulgaris* (L.)(Hymenoptera: Vespinae) from Christchurch City, New Zealand. *New Zealand journal of zoology*, 19:61-71.
- Drake, J. A., Mooney, H. A., di Castri, F., Groves, R. H., Kruger, F. J., Rejmanek, M. & Williamson, M. (eds) 1989. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, Chichester.
- Edelstein-Keshet, L. 1988. *Mathematical models in biology* (Vol. 46). Siam.
- Edwards, J. S. & Schwartz, L. M. 1981. Mount St. Helens ash: a natural insecticide. *Canadian Journal of Zoology*, 59:714-715.
- Ejrnæs, R., Bruun, H. H. & Graae, B. J. 2006. Community assembly in experimental grasslands: suitable environment or timely arrival?. *Ecology*, 87:1225-1233.
- Elizalde, L. 2015. Volcanism and arthropods: a review. *Ecología austral*, 24:3-16.
- Elton, C. S. 2001. *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of invasions by plants and animals*. Methuen, London
- Erlandsson, S. 1977. Notes of aculeate Hymenoptera from the Macaronesian Islands. *Vieraea: Folia scientiarum biologicarum canariensium*, (7), 201-206.

- Estay, P., Ripa R., Gerding M., Araya J. & Curkovic T., 2008. Manejo integrado de la avispa chaqueta amarilla *Vespula germanica* Fabricius (Hymenoptera: Vespidae). Bol. INIA 174. 74 p
- Estay, S. A. & Lima, M. 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. 1996. Posibles vías de expansión de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* hacia la Patagonia. *Ecología Austral*, 6:144-150.
- Farji-Brener, A. G. & Corley, J. C. 1998. Successful invasions of hymenopteran insects into NW Patagonia. *Ecología Austral* 8:249-273
- Fernández-Arhex, V., Amadio, M. E. & Bruzzone, O. A. 2016. Cumulative effects of volcanic ash on the food preferences of 2 Orthopteran species. *Insect science*. Doi:10.1111/1744-7917.12338
- Fernández-Arhex, V., Buteler, M., Amadio, M. E., Enriquez, A., Pietrantuono, A. L., Stadler, T.... & Bruzzone, O. 2013. The effects of volcanic ash from Puyehue-Caulle Range eruption on the survival of *Dichroplus vittigerum* (Orthoptera: Acrididae). *Florida Entomologist*, 96:286-288.
- Fordham, R. A., Craven, A. J. & Minot, E. O. 1991. Phenology and population structure of annual nests of the German wasp *Vespula germanica* (Fab.) in Manawatu, New Zealand, with particular reference to late summer and autumn. *New Zealand journal of zoology*, 18:127-137.
- Fournier, D. A., Skaug, H. J., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M., Nielsen A. & Sibert J. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim. Methods Softw.* 27:233–249.
- Fox, B. J., Fox, M. D. & Archer, E. 1985. Experimental confirmation of competition between two dominant species of *Iridomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Australian Journal of Ecology*, 10:105-110.
- Free, J. B. 1970. The behaviour of wasps (*Vespula germanica* L. and *V. vulgaris* L.) when foraging. *Insectes Sociaux* 17:11-19
- Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D..... & Holle, B. V. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88:3-17.
- Gaitán, J. J. & López, C. R. 2007. Análisis del gradiente edáfico en la región Andinopatagónica. *Ciencia del suelo*, 25:53-63.
- Gaitán, J. J., Ayesa, J. A., Umaña, F., Raffo, F., Bran, D. B. & de Bariloche, E. S. 2011. Cartografía del área afectada por cenizas volcánicas en las provincias de Río Negro y Neuquén. INTA, SC de Bariloche, Argentina.
- Gambino, P., Medeiros, A. C. & Loope, L. L. 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.
- Garvey, J. E., Rettig, J. E., Stein, R. A., Lodge, D. M. & Klosiewski, S. P. 2003. Scale-dependent associations among fish predation, Littoral habitat, and distributions of crayfish species. *Ecology*, 84:3339-3348.
- Gaston, K. J. 2003 *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press
- Gause, G. F. 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79:16-17.

- Gause, G. F. 1935. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillations in the numbers of animals. *Journal of Experimental Biology*, 12:44-48.
- Glowka, L., Burhenne-Guilmin F., Synge, H., McNeely, J. A. & G'ndling, L. 1994. A guide to the convention on biological diversity. International Union for the Conservation of Nature (IUCN), Gland, Switzerland.
- Gobbi, M., Puntieri, J. & Calvello, S. 1995. Post-fire recovery and invasion by alien plant species in a South American woodland-steppe ecotone. Pp. 105-115. In: 144
- Goldberg, D. E. 1987. Neighborhood competition in an old-field plant community. *Ecology*, 68:1211-1223.
- Grangier, J. & Lester, P. J. 2012. Behavioral plasticity mediates asymmetric competition between invasive wasps and native ants. *Communicative & integrative biology*, 5:127-129.
- Grangier, J. & Lester, P.J. 2011. A novel interference behaviour: invasive wasps remove ants from resources and drop them from a height. *Biological Letter* DOI: 10.1098/rsbl20110165.
- Green, P. T., Lake, P. S. & O'dowd, D. J. 2004. Resistance of island rainforest to invasion by alien plants: influence of microhabitat and herbivory on seedling performance. *Biological Invasions*, 6:1-9.
- Grether, G. F., Losin, N., Anderson, C.N. & Okamoto, K. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biological Reviews*, 84:617-635.
- Grüter, C. & Farina, W.M. 2009. The honeybee waggle dance: can we follow the steps? *Trends ecol evol* 24:242-247
- Gurevitch, J. & D. K. Padilla 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution*, 19:470-474.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, 131:1292-1297.
- Harris, R. J. & Beggs, J. R. 1995. Variation in the quality of *Vespula vulgaris* (L.) queens (Hymenoptera: Vespidae) and its significance in wasp population dynamics. *New Zealand Journal of Zoology*, 22:131-142.
- Harris, R. J. & Oliver, E. H. 1993. Prey diets and population densities of the wasps *Vespula vulgaris* and *V. germanica* in scrubland-pasture. *New Zealand journal of ecology*, 5-12.
- Harris, R. J. 1992. Competition between the introduced wasps *Vespula germanica* and *V. vulgaris* in honeydew beech forest, north-western South Island, New Zealand (Tesis doctoral). Universidad de Cantembury, Nueva Zelanda
- Harris, R. J. 1995. Effect of starvation of larvae of *Vespula vulgaris* (L)(Hymenoptera: Vespidae) on subsequent survival and adult size. *New Zealand journal of zoology*, 22:33-38.
- Harris, R. J., Harcourt, S. J., Glare, T. R., Rose, E. A. F. & Nelson, T. J. 2000. Susceptibility of *Vespula vulgaris* (Hymenoptera: Vespidae) to generalist entomopathogenic fungi and their potential for wasp control. *Journal of invertebrate pathology*, 75:251-258.
- Harris, R. J. 1991. Diet of the wasps *Vespula vulgaris* and *V. germanica* in honeydew beech forest of the South Island New Zealand. *New Zealand journal of zoology*, 18:159-169

- Harris, R. J., Moller, H. & Winterbourn, M. J. 1994. Competition for honeydew between two social wasps in South Island beech forests, New Zealand. *Insectes Sociaux*, 41:379-394.
- Harris, R. J., Thomas, C. D. & Moller, H. 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
- Heger, T. & Trepl, L. 2003. Predicting Biological Invasions. *Biological Invasions* 5:301-309
- Hierro, J. L., Maron, J. L. & Callaway, R. M. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93:5-15.
- Hierro, J. L., Villarreal, D., Eren, Ö., Graham, J. M. & Callaway, R. M. 2006. Disturbance facilitates invasion: the effects are stronger abroad than at home. *The American Naturalist*, 168:144-156.
- Hilton, G. M., Atkinson, P. W., Gray, G. A., Arendt, W. J. & Gibbons, D. W. 2003. Rapid decline of the volcanically threatened Montserrat oriole. *Biological Conservation*, 111:79-89.
- Hobbs, R. J. & Huenneke, L. F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation biology*, 6:324-337.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1990. *The ants*. Harvard University Press.
- Holway, D. A. & Case, T. J. 2001. Effects of colony-level variation on competitive ability in the invasive Argentine ant. *Animal Behaviour*, 61:1181-1192.
- Holway, D. A. & Suarez, A.V. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends ecol evol* 14:328-330
- Holway, D. A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive argentine ant. *Ecology* 80:238-251
- Howarth, F. G. 1985. Impacts of alien land arthropods and mollusks on native plants and animals in Hawaii. *Hawaii's terrestrial ecosystems: preservation and management*. University of Hawaii Press, Honolulu, 149-179.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist*, 93:145-159.
- Jandt, J. M. & Jeanne, R. L. 2005. German yellowjacket (*Vespula germanica*) foragers use odors inside the nest to find carbohydrate food sources. *Ethology* 111:641-651
- Kabashima, J. N., Greenberg, L., Rust, M. K. & Paine, T. D. 2007. Aggressive interactions between *Solenopsis invicta* and *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae) under laboratory conditions. *Journal of economic entomology*, 100:148-154.
- Kaplan, L., Kendell, D., Robertson, D., Livdahl, T. & Khatchikian, C. 2010. *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Bermuda: extinction, invasion, invasion and extinction. *Biological Invasions*, 12:3277-3288.
- Kasper, M. L., Reeson, A. F., Cooper, S. J., Perry, K. & Austin, A. D. 2004. Assessment of prey overlap between a native (*Polistes humilis*) and an introduced (*Vespula germanica*) social wasp using morphology and phylogenetic analyses of 16S rDNA. *Molecular Ecology*, 13:2037-2048.
- Keane, R. M. & Crawley, M. J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends ecol evol*, 17:164-170
- Keddy, P. A. 1989. Effects of competition from shrubs on herbaceous wetland plants: a 4-year field experiment. *Canadian journal of Botany*, 67:708-716.

- Keeley, J. E., Lubin, D. & Fotheringham, C. J. 2003. Fire and grazing impacts on plant diversity and alien plant invasions in the southern Sierra Nevada. *Ecological applications*, 13:1355-1374.
- Keyel, R. 1983. Some aspects of niche relationships among yellowjackets (Hymenoptera: Vespidae) of the northeastern United States. (Tesis doctoral). Universidad de Cornell, New York, USA
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología: estudio de la distribución y la abundancia* (No. 574.5 K92e). México, MX: Edit. Harla.
- Lake, P. S. & O'Dowd, D. J. 1991. Red crabs in rain forest, Christmas Island: biotic resistance to invasion by an exotic snail. *Oikos*, 25-29.
- Lara, L. E., Moreno, H., Naranjo, J. A., Matthews, S. & de Arce, C. P. 2006. Magmatic evolution of the Puyehue–Cordón Caulle Volcanic Complex (40 S), Southern Andean Volcanic Zone: from shield to unusual rhyolitic fissure volcanism. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 157:343-366.
- Leathwick, D. M. 1997. Growth and development of queen colonies of *Vespula germanica* and *V. vulgaris*. *New Zealand Journal of Zoology*, 24:17-23.
- Leathwick, D. M., Godfrey, P. L., Fordham, R. A. & Potter, M. A. 1999. Comparative growth and seasonality of *Vespula germanica* (F.) and *Vespula vulgaris* (L.)(Hymenoptera: Vespidae) colonies in the Manawatu region of New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 26:27-38.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T. & Brosse, S. 2008. Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology*, 6:e28.
- Levine, J. M., Adler, P. B. & Yelenik, S. G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology letters*, 7:975-989.
- Liebert, A. E., Gamboa, G.J., Stamp, N.E., Curtis, T.R., Monnet, K.M., Turillazzi, S. & Starks, P.T. 2006. Genetics behavior and ecology of a paper wasp invasion: *Polistes dominulus* in North America. *Ann Zool Fenn*, 43:595-624
- Liebhold, A. M. & Tobin, P. C. 2008. Population Ecology of Insect Invasions and Their Management. *Annu. Rev. Entomol.*, 53:387-408.
- Llallament, M. E., Juárez, S. M., Macchi, P. J. & Vigliano, P. H. 2015. Puyehue Cordón–Caulle: post-eruption analysis of changes in stream benthic fauna of Patagonia. *Ecología austral*, 24:75-81.
- Lockwood, J. L., Cassey, P. & Blackburn, T. M. 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 15:904-910.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F. & Marchetti, M. P. 2007. *Invasion ecology*. Wiley- Blackwell, Oxford. Pp. 313.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F. & Marchetti, M. P. 2013. *Invasion ecology*. Wiley- Blackwell, Oxford. Pp. 340.
- Lockwood, J. L., Cassey, P. & Blackburn, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends ecol evol*, 20:223-8
- Lodge, D. M. 1993. Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends ecol evol*, 8:133-137
- Looijen, R. C. 2000. *Holism and reductionism in biology and ecology: the mutual dependence of higher and lower level research programmes*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

- Lotka, A. J. 1932. Contribution to the mathematical theory of capture i. conditions for capture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 18:172-178.
- Lozada, M. & D'Adamo, P. 2011. Past experience: a help or a hindrance to *Vespula germanica* foragers?. *Journal of insect behavior*, 24:159-166.
- MacArthur, R. & Levins, R. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 51:1207-1210.
- MacArthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American naturalist*, 377-385.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F. A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10:689-710.
- Malham, J. P., Rees, J. S., Alspach, P. A., Beggs, J. R. & Moller, H. 1991. Traffic rate as an index of colony size in *Vespula* wasps. *New Zealand journal of zoology*, 18:105-109.
- Mangunacelaya, J. C., Chiappa E., Toro H. & Guerrero P. 1986. Observaciones preliminares sobre la alimentación de *Vespula germanica* en la zona central de Chile (Hymenoptera:Vespidae). *Revista chilena de entomología*, 13:55-58.
- Manly, B. F. J., Miller, P. & Cook, L. M. 1972. Analysis of a selective predation experiment. *American Naturalist*, 719-736.
- Maron, J. L. & Vilà, M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95:361-373.
- Maron, J. L., Vila M. & Arnason, J. 2004. Loss of enemy resistance among introduced populations of St. John's Wort (*Hypericum perforatum*). *Ecology* 85:3243-3253.
- Martínez, A. S., Masciocchi, M., Villacide, J. M., Huerta, G., Daneri, L., Bruchhausen, A.... & Corley, J. C. 2013. Ashes in the air: the effects of volcanic ash emissions on plant-pollinator relationships and possible consequences for apiculture. *Apidologie*, 44:268-277.
- Masciocchi, M. & Corley, J. C. 2013. Distribution dispersal and spread of the invasive social wasp (*Vespula germanica*) in Argentina. *Austral Ecology*, 38:162-168
- Masciocchi, M., Beggs, J. R., Carpenter, J. M. & Corley, J. C. 2010. Primer registro de *Vespula vulgaris* (Hymenoptera: Vespidae) en la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 69:267-270
- Masciocchi, M., Farji-Brener, A. G. & Sackmann, P. 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
- 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*, 28:199-205.
- May, R. 2007. *Theoretical ecology: principles and applications*. Oxford University Press on Demand.
- Mayr, E. 1970. *Populations, species, and evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge

- McClure, M. S. 1980. Competition between exotic species: scale insects on hemlock. *Ecology* 61:1391-1401
- Menke, A. S. & Snelling, R. 1975. *Vespula germanica* (Fabricius), an adventive yellow jacket in the northeastern United States (Hymenoptera: Vespidae). *Cooperative Economic Insect Report*, 25:193-200.
- Mermoz, M., Úbeda, C., Grigera, D., Brion C., Martín C. et al. 2009. El Parque Nacional Nahuel Huapi: sus características ecológicas y estado de conservación. Bariloche. APN. Parque Nacional Nahuel Huapi
- Moller, H. 1996. Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation*, 78:125-142
- Moller, H., Clapperton, B. K., Alspach, P. A. & Tilley, J. A. V. 1991b. Comparative seasonality of *Vespula germanica* (F.) and *Vespula vulgaris* (L.) colonies (Hymenoptera: Vespidae) in urban Nelson, New Zealand. *New Zealand journal of zoology*, 18:111-120.
- Moller, H., Tilley, J. A. V., Plunkett, G. M., & Clapperton, B. K. 1991c. Nest sites of common and German wasps (Hymenoptera: Vespidae). *New Zealand journal of zoology*, 18(2), 121-125.
- Moller, H., Wharton, D. A. & Tyrrell, C. 1991a. Pheromermis nematodes as biological control agents for the reduction of wasp abundance in New Zealand. Contract report to Department of Conservation
- Momo, F. R. & Capurro, A. F. 2006. *Ecología matemática: principios y aplicaciones*. Ediciones Cooperativas.
- Morales, C. L. & Aizen, M. A. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions*, 4:87-100.
- Morales, C., Saez, A., Arbetman, M. P., Cavallero, L. & Aizen, M. A. 2014. Detrimental effects of volcanic ash deposition on bee fauna and plant-pollinator interactions. *Ecología austral*, 24:42-50.
- Moreyra, S., D'Adamo, P. & Lozada, M. 2012. Cognitive processes in *Vespula germanica* wasps (Hymenoptera: Vespidae) when relocating a food source. *Annals of the Entomological Society of America*, 105:128-133.
- Morris, S. A. & Pratt, D. 2003. Analysis of the Lotka–Volterra competition equations as a technological substitution model. *Technological Forecasting and Social Change*, 70:103-133.
- Mulena, C., Allende, D., Puliáfito, E. & Lakkis, G. 2012. Estudio de la dispersión de cenizas volcánicas del Puyehue: simulaciones y validación. *Av. Energías Renov. Medio Ambiente*, 16, 7-14.
- Natural History Museum. 2008. Killer wasps of St Helena. <http://www.nhm.ac.uk/about-us/news/2008/august/killerwasps-of-saint-Helena17295.html>.
- Neal, D. 2004. *Introduction to population biology*. Cambridge University Press.
- Nijhout, H. F. 1975: A threshold size for metamorphosis in the tobacco hornworm, *Manduca sexta* (L.). *Biological bulletin*, 149: 214-225
- Olafsson, E. 1979. A review of the wasps (Hymenoptera, Vespidae) recorded in Iceland. *Naturufraedingurinn*, 49:27–40
- Overmyer, S. L. & Jeanne, R. L. 1998. Recruitment to food by the German yellowjacket *Vespula germanica*. *Behav Ecol Sociobiol*, 42:17-21
- Parrish, M. D. & Fowler, H. G. 1983. Contrasting foraging related behaviours in two sympatric wasps (*Vespula maculifrons* and *V. germanica*). *Ecol Entomol*, 8:185-190

- Parrish, M. D. 1984. Factors influencing aggression between foraging yellowjacket wasps, *Vespula* spp. (Hymenoptera: Vespidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77:306-311
- Peña, L. E., Arce, R. P. & Cartagena, L. 1975. La presencia de *Vespula maculifrons* (Buysson)(Hymenoptera: Vespidae) en Chile. *Revista Chilena de Entomología*, 9:167-168.
- 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 Insect Behavior*, 26:730-739.
- Petryna, L., Moora, M., Nuñez, C. O., Cantero, J. J. & Zobel, M. 2002. Are invaders disturbance-limited? Conservation of mountain grasslands in Central Argentina. *Applied Vegetation Science*, 5:195-202.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, 53-74.
- Pietrantuono, A. L., Enriquez, A. S., Fernández-Arhex, V. & Bruzzone, O. A. 2015. Substrates Preference for Pupation on Sawfly *Notofenusa surosa* (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Journal of Insect Behavior*, 28:257-267.
- Plunkett, G. M., Moller, H., Hamilton, C., Clapperton, B. K. & Thomas, C. D. 1989. Overwintering colonies of German (*Vespula germanica*) and common wasps (*Vespula vulgaris*)(Hymenoptera: Vespidae) in New Zealand. *New Zealand journal of zoology*, 16:345-353.
- Pontin, A. J. 1982. Competition and coexistence of species. Pitman Press, London.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P. E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U. & Vilà, M. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, 18:1725-1737.
- R Core Team, 2009. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- R Core Team, 2014. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rappoport, E. H. 1991. Tropical versus Temperate Weeds: A glance into de present and Future. Pp. 11-51. In Ramakrishnan, P. S. (ed.). *Ecology of Biological Invasions in the Tropics*. National Institute of Ecology. ISF, New Delhi.
- Rappoport, E. H. 1993. The process of Plant Colonization in small settlements and large cities. Pp. 190-207. In Mac Donell, M. J. and S. Pickett (eds.) *Humans as components of Ecosystems*. Springer-Verlag, New York.
- Reid, B. L., MacDonald, J.F. & Ross, D.R. 1995 Foraging and spatial dispersion in protein-scavenging workers of *Vespula germanica* and *V. maculifrons* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Behavior*, 8:315-330
- Rejmánek, M. & Richardson, D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77:1655-1661
- Relva, M. A. & Nuñez, M. A. 2015. Factores que facilitan y retrasan la invasión de coníferas exóticas en la Isla Victoria. *Ecología austral*, 24:145-153.
- Relva, M. A., López Westerholm C. & Kitzberger, T. 2009. Effects of introduced ungulates on forest understory communities in northern Patagonia are modified by timing and severity of stand mortality. *Plant Ecology*, 201:11–22

- Relva, M. A., Nunez, M. A. & Simberloff, D. 2010. Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions*, 12:303-311.
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J. & Pigliucci, M. 2006. Jack of all trades master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letter*, 9:981-993
- Richardson, D. M., Williams P. & Hobbs R. 1994. Pine invasions in the southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography*, 21:511-527.
- Richter, R. M. & Tisch, V. L. 1999. Resource choice of social wasps: influence of presence size and species of resident wasps. *Insectes Sociaux*, 46:131-136
- Richter, R. M. 2000. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. *Annu Rev Entomol*, 45:121-50
- Robinson, J. F. & Dickerson, J. E. 1987. Does invasion sequence affect community structure?. *Ecology*, 68:587-595.
- Roig-Alsina, A. & Aizen, M. A. 1996. *Bombus ruderatus* Fabricius, un nuevo *Bombus* para la Argentina (Hymenoptera: Apidae). *Physis*, 5:49-50.
- Rust, M. K. & Su, N. Y. 2012. Managing social insects of urban importance. *Annual review of entomology*, 57:355-375.
- Sackmann, P., Villacide J. M. & Corley J. C. 2003. Presencia de una nueva avispa social exótica, *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) en la Patagonia argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 62:68-70.
- Sackmann, P. & Farji-Brener, A. 2005. Efecto de *Vespula germanica* sobre un ensamble nativo de artrópodos en el noroeste de la Patagonia (Tesis de doctorado). Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Sackmann, P. & Flores, G. E. 2009. Temporal and spatial patterns of tenebrionid beetle diversity in NW Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 73:1095-1102.
- Sackmann, P., D'Adamo, P., Rabinovich, M., & Corley, J. C. 2000. Arthropod prey foraged by the German wasp (*Vespula germanica*) in NW Patagonia, Argentina. *New Zealand Entomologist*, 23(1), 55-59.
- Sackmann, P., Farji-Brener, A. & Corley, J.C. 2008. The impact of an exotic social wasp (*Vespula germanica*) on the native arthropod community of northwest Patagonia Argentina: an experimental study. *Ecological Entomology*, 33:213-224
- Sackmann, P., Rabinovich M. & Corley J. C. 2001. Successful removal of German yellowjackets (Hymenoptera: Vespidae) by toxic baiting. *Journal of Economic Entomology*, 94: 811-816.
- Sandlant, G. R. & Moller, H. 1989. Abundance of common and German wasps (Hymenoptera: Vespidae) in the honeydew beech forests of New Zealand in 1987. *New Zealand journal of zoology*, 16:333-343.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185:27-39.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American naturalist*, 240-285.
- Shea, K. & Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17:170-176.

- Shettleworth, S. J. 1994. Biological approaches to the study of learning. In: Mackintosh NJ (ed) Animal learning and cognition. Academic Press, San Diego, pp 185-219
- Sidorovich, V., Kruuk, H. & Macdonald, D. W. 1999. Body size, and interactions between European and American mink (*Mustela lutreola* and *M. vison*) in Eastern Europe. *Journal of Zoology*, 248:521-527.
- Simberloff, D. & Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1:21-32
- Simberloff, D. 1986. Introduced insects: a biogeographic and systematic perspective. In *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer New York. pp 3-26.
- Simberloff, D. 1989. Which insect introductions succeed and which fail? In: Drake JA, Mooney HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmanek M and Williamson M (eds) *Biological Invasions: a global perspective*. Wiley, New York, USA, pp 61-75
- Simberloff, D. 2003. How much information on population biology is needed to manage introduced species?. *Conservation Biology*, 17:83-92.
- Simberloff, D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40:81-102.
- Simberloff, D. 2011. How common are invasion-induced ecosystem impacts?. *Biological Invasions*, 13:1255-1268.
- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J.... & Pyšek, P. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*, 28:58-66.
- Simberloff, D., Relva, M. A. & Nuñez, M. 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions*, 4:35-53.
- Singer, B. S., Jicha, B. R., Harper, M. A., Naranjo, J. A., Lara, L. E. & Moreno-Roa, H. 2008. Eruptive history, geochronology, and magmatic evolution of the Puyehue-Cordón Caulle volcanic complex, Chile. *Geological Society of America Bulletin*, 120:599-618.
- Slansky, F. & Scriber, J. M. 1985. Food consumption and utilization. *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, 4:87-163.
- Sousa, R., Morais, P., Dias, E. & Antunes, C. 2011. Biological invasions and ecosystem functioning: time to merge. *Biological Invasions*, 13:1055-1058.
- Spradbery, J. P. & Maywald, G. F. 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.
- Spradbery, J. P. 1991. Evolution of queen number and queen control. *The social biology of wasps*, pp 336-388.
- Spradbery, J. P. & Richards, O.W. 1973. Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps. University of Washington Press, Seattle
- Spurr, E. B. 1991. Reduction of wasp (Hymenoptera: Vespidae) populations by poison-baiting: experimental use of sodium monofluoroacetate 1080 in canned sardine. *New Zealand journal of zoology*, 18:215-222

- 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.
- Spurr, E. B. 1995. Protein bait preferences of wasps (*Vespula vulgaris* and *V. germanica*) at Mt Thomas Canterbury New Zealand. *New Zealand journal of zoology*, 22:281-289
- StatSoft, Inc. 2005. STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com
- Stohlgren, T. J., Barnett, D. T. & Kartesz, J. T. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1:11-14.
- Takeuchi, Y. 1996. Global dynamical properties of Lotka-Volterra systems Singapore: World Scientific, pp 316.
- Thomas, C. D., Moller, H., Plunkett, G. M. & Harris, R. J. 1990. The prevalence of introduced *Vespula vulgaris* wasps in a New Zealand beech forest community. *New Zealand journal of ecology*, 63-72.
- Thomas, C. R. 1960. The European wasp (*Vespula germanica* Fab.) in New Zealand. *Inform. Ser. Dep. Sci. Industr. Res. NZ*, (27).
- Toft, R. J. & Rees, J. S. 1998. Reducing predation of orb-web spiders by controlling common wasps (*Vespula vulgaris*) in a New Zealand beech forest. *Ecological Entomology*, 23:90-95.
- Tribe, G. D. & Richardson, D. M. 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.
- Valenzuela, A. E., Anderson, C. B., Pastur, G. M. & Lencinas, M. V. 2015. Reciente invasión del Archipiélago de Tierra del Fuego por la avispa *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 74:3-4.
- Vázquez, D. & Aragón R. 2002. Introduction of the special issue: biological invasions in southern South America: a first step towards a synthesis. *Biological Invasions*, 4:1-5.
- Vázquez, D. P. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions*, 4:175-191.
- Veblen, T., Mermoz M., Martín C. & Kitzberger, T. 1992. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology*, 6:71-83.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L.... & Pyšek, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, 14:702-708.
- Volterra, V. 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118:558-560.
- 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.
- Walters, A. C. & Mackay, D. A. 2005. Importance of large colony size for successful invasion by Argentine ants (Hymenoptera: Formicidae): evidence for biotic resistance by native ants. *Austral Ecology*, 30:395-406.

- Way, M. J., Cammell, M. E., Paiva, M. R. & Collingwood, C. A. 1997. Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema* (Iridomyrmex) *humile* (Mayr) in relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal. *Insectes sociaux*, 44:415-433.
- Werner, P. A. 1979. Competition and coexistence of similar species. In *Topics in plant population biology*. Macmillan Education UK, pp. 287-310.
- Whitehead, V. B. & Prins, A. J. 1975. The European wasp, *Vespula germanica* (F.), in the Cape Peninsula. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 38:39-42.
- Willink, A. 1980. Sobre la presencia de *Vespula germanica* (Fabricius) en la Argentina (Hymenoptera: Vespidae). *Neotropica*, 26:205-206
- Wilson, E. E. & Holway, D.A. 2010. Multiple mechanisms underlie displacement of solitary Hawaiian Hymenoptera by an invasive social wasp. *Ecology*, 91:3294-3302
- Wilson, E. E., Mullen, L. M. & Holway, D. A. 2009. Life history plasticity magnifies the ecological effects of a social wasp invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106:12809-12813.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge
- Wilson-Rankin, E. E. 2014. Social context influences cue-mediated recruitment in an invasive social wasp. *Behav Ecol Sociobiol*, 68:1-11
- Wood, G. M., Hopkins, D. C. & Schellhorn, N. A. 2006. Preference by *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) for processed meats: implications for toxic baiting. *J Econ Entomol*, 99:263-267
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. 2009. Zero-truncated and zero-inflated models for count data. In *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer New York, pp. 261-293.

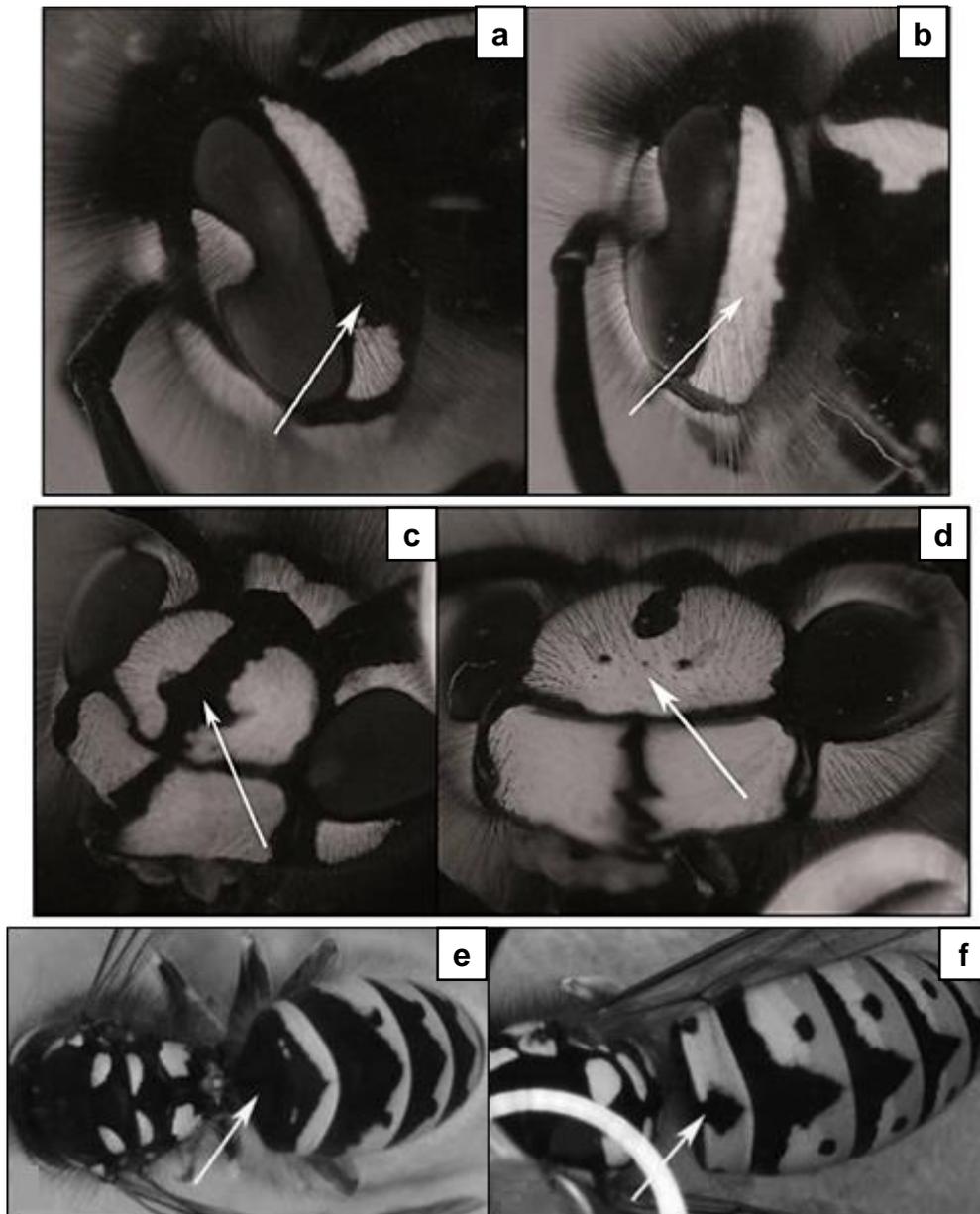
Diferencias externas entre obreras de *V. vulgaris* y *V. germanica*

Figura 1. Diferencias morfológicas observadas entre individuos de *V. germanica* y *V. vulgaris* (Masciocchi et al. 2010). Se observa: a) cabeza de *V. vulgaris* con la marca negra detrás del ojo; b) cabeza de *V. germanica* sin esta marca negra detrás del ojo; c) cabeza de *V. vulgaris* con mancha con forma de “ancla” negra en el frente de la misma; d) cabeza de *V. germanica* sin la mancha con forma de “ancla” negra en el frente de la misma; e) abdomen de *V. vulgaris* con mancha negra basalmente ancha en el primer segmento del mismo y f) abdomen de *V. germanica* con mancha negra en forma de “flecha” en el primer segmento del mismo.

Diferencia entre los nidos de *V. germanica* y *V. vulgaris*

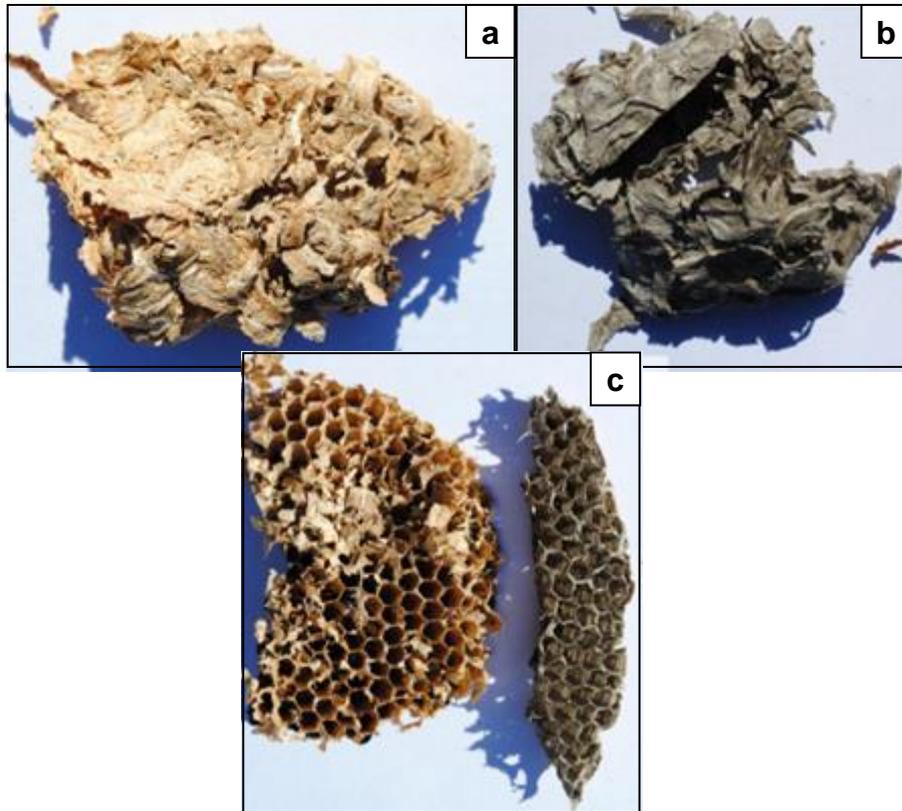


Figura 2. Diferencia en el color entre nidos de *V. vulgaris* y *V. germanica* (Donovan 1984). Se observa: a) el exterior de color marrón de nidos característicos de *V. vulgaris*; b) el exterior de color gris de nidos característicos de *V. germanica* y c) el interior de los nidos de ambas especies

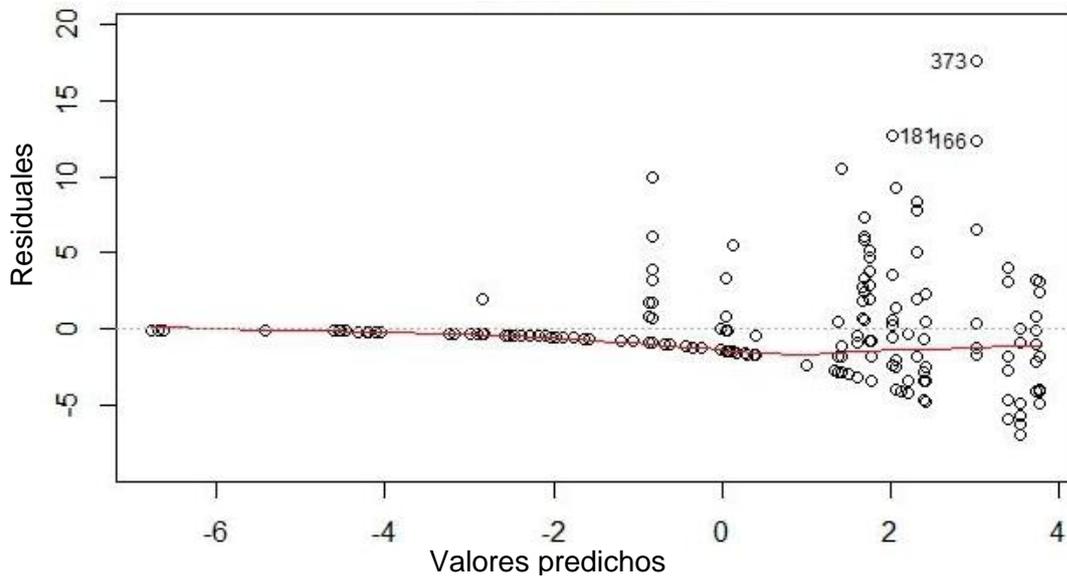
Distribución de la variable respuesta del Capítulo 5

Figura 3. Relación entre los valores predichos por una distribución normal y sus residuales. Se observa un patrón de dispersión que no corresponde con lo que se esperaría bajo una distribución normal (Prueba de Shapiro-Wilk $W=0,37$, $p<0,001$)

Foraging Behavior Interactions Between Two non-Native Social Wasps, *Vespula germanica* and *V. vulgaris* (Hymenoptera: Vespidae): Implications for Invasion Success?

Ana Julia Pereira,^{1,2} Gabriela I. Pirk,³ and Juan C. Corley¹

¹INTA EEA Bariloche, CONICET, Grupo de Ecología de Poblaciones de Insectos, Bariloche, Rio Negro 8400, Argentina (anajulia_86@yahoo.com.ar; elmallin@gmail.com), ²Corresponding author, e-mail: anajulia_86@yahoo.com.ar, and ³CONICET-INIBIOMA, Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional Del Comahue, Bariloche, Rio Negro 8400, Argentina (gabipirk@yahoo.com)

Subject Editor: Michael Strand

Received 5 April 2016; Accepted 11 June 2016

Abstract

Vespula vulgaris is an invasive scavenging social wasp that has very recently arrived in Patagonia (Argentina), a territory previously invaded – 35 yrs earlier – by another wasp, *Vespula germanica*. Although *V. vulgaris* wasps possess features that could be instrumental in overcoming obstacles through several invasion stages, the presence of preestablished populations of *V. germanica* could affect their success. We studied the potential role played by *V. germanica* on the subsequent invasion process of *V. vulgaris* wasps in Patagonia by focusing on the foraging interaction between both species. This is because food searching and exploitation are likely to overlap strongly among *Vespula* wasps. We carried out choice tests where two types of baits were presented in a pairwise manner. We found experimental evidence supporting the hypothesis that *V. germanica* and *V. vulgaris* have an asymmetrical response to baits with stimuli simulating the presence of each other. *V. germanica* avoided baits with either visual or olfactory cues indicating the *V. vulgaris* presence. However, *V. vulgaris* showed no preference between baits with or lacking *V. germanica* stimuli. These results suggest that the presence of an established population of *V. germanica* may not contribute to added biotic resistance to *V. vulgaris* invasion.

Key words: foraging behavior, biological invasion, invasive insects, Vespidae

Investigation of the main factors that contribute to the successful invasion of introduced species remains a vibrant area of much ecological research (Lodge 1993). Some studies have suggested that species-specific characteristics of the invader are probably the key factors determining their success in novel habitats (Moller 1996, Rejmánek and Richardson 1996, Richards et al. 2006, Di Vittorio et al. 2007). Others, however, have proposed that the drivers of invasion success are instead features of the invaded ecosystems that make them more or less susceptible to specific invasions (Davis et al. 2000, Keane and Crawley 2002). Other approaches have related the attributes of invaders to those of the new ecosystems, proposing that successful biological invasions involve complex interactions between both the invading species and the physical and biological characteristics of the invaded environment (Heger and Treppl 2003).

Social insects possess a number of attributes that may contribute to their success in invading new locations, especially during the establishment phase. For example, social insects are characterized by several cooperative behaviors, excellent dispersal abilities, high rates of queen production, broad habitat ranges, efficiency at feeding, effective predator defense, competitive abilities, and broad diets, among others (Simberloff 1989, Moller 1996, Liebert et al. 2006).

One attribute commonly invoked to explain the success of invasive animals is their foraging behavior, a complex process that has also been proposed as an important factor explaining the success in social insect invasions (Holway and Suarez 1999). For example, the use of olfactory and visual stimuli to attract nest mates to new food sources, as well as aggregation of workers at resource patches, are bait discovery strategies often employed by some social wasps (Reid et al. 1995, Holway 1999, D'Adamo et al. 2004).

Several species of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) have been highly successful invaders of new territories around the world (Spradbery and Richards 1973, Clapperton et al. 1989, Wilson and Holway 2010, Masciocchi and Corley 2013). In Patagonia (Argentina), *Vespula germanica* (Fabricius; Hymenoptera), a species native to Europe and North Africa, was first observed in 1980 (Willink 1980) and since then, it has established in a wide variety of habitats and spread throughout most of the Patagonia at a remarkable rate (Masciocchi and Corley 2013). In 2010, another wasp of the same genus and also native to Europe, *Vespula vulgaris* (Linnaeus; Hymenoptera), was found in NW Patagonia (Masciocchi et al. 2010).

Sequential invasion by these two eusocial wasps has also been observed elsewhere. In New Zealand, invasive *V. germanica* spread

widely throughout the country after its arrival in 1945, until some 30 yrs later when *V. vulgaris* arrived and displaced it from many environments (Sandlant and Moller 1989, Harris et al. 1991). Feeding activities of both wasp species were disrupted by each other rather than by conspecifics, suggesting that these two species could interfere directly. It has been suggested that differences in foraging behavior may give *V. vulgaris* a competitive advantage over *V. germanica* (Harris et al. 1994).

In their native range, both *Vespula* wasps coexist and show a considerable overlap in their distribution, although *V. germanica* has a narrower altitudinal foraging range than *V. vulgaris* (Archer 1978). The latter appears to have taken longer to colonize the higher altitudes than the lower altitudes, but once there, it accounts for a larger proportion of the wasp population than at lower altitudes. In contrast with the invaded community, when in their native range, both wasp species share the area with a number of other Vespidae, and are exposed to the presence of a suite of nest associates, parasites, and predators that may limit the impacts of competition among these species (Spradbery and Richards 1973).

V. germanica and *V. vulgaris* both share a broad diet that includes carbohydrates (from flower nectars, honey, and ripe fruits) and protein-rich foods (live insects and – more importantly – carrion) (Harris 1991, Sackmann et al. 2000, 2008). Foraging by both these species is part of a strong, well-developed social behavior that relates directly to colony success. This is because workers search for foods that they carry back to the nest, where they feed developing larvae which will become future workers and reproductives. While workers search for food individually, a strong aggregative behavior, mediated by olfactory and visual cues, after the discovery a profitable food source has been observed in *V. germanica* (i.e., local enhancement, see D'Adamo et al. 2000). A study on olfactory cues found that head, rather than abdomen pheromones, were shown to attract *V. germanica* foragers to baits, eliciting landing a transportation to the nest (D'Adamo et al. 2001). These behaviors allow nest-mates a rapid food location and efficient exploitation which, in turn, may give them an increased capacity to adapt to rapidly changing environmental conditions (Free 1970, Reid et al. 1995, Farji-Brener and Corley 1998, Raveret Richter and Tisch 1999, Brown et al. 2014). This important foraging behavior may favor the potential for these wasps to invade new habitats. While *V. vulgaris*, as other social insects, possesses features that may contribute to their establishment in new territories such as NW Patagonia, their arrival occurred in areas previously invaded by *V. germanica*. Thus, *V. vulgaris* invasion success implies not only dealing with the potential biotic resistance offered by the native community but also with the addition of a preestablished social invasive wasp.

The sequential and recent invasion by two very similar wasps in NW Patagonia offers a unique opportunity to study the interaction between these two invaders at an early stage of the invasion process. A standing question is whether both invaders will coexist in given environmental conditions. With this in mind, in this study, we explore the potential role played by *V. germanica* on the invasion process of *V. vulgaris* wasps in Patagonia. We focused on their foraging behavior since there is an overlap in their feeding habits (Harris 1991) and carrion searched by both – likely a key to wasp success – is a highly preferred source, yet temporary and rapidly changing in its characteristics. Given that these wasps share overlapping foraging niches and in the light of the competitive exclusion noted in some areas of New Zealand, we hypothesize that *V. vulgaris* and *V. germanica* do not display the same response when foraging in presence of the other wasp species. The main contribution of this work arises from the possibility to study the interactions between

the invader, the invaded environment, and a previously established similar invader, during the early stages of the invasion process.

Materials and Methods

Study area

The study was carried out under natural conditions, within the *Nahuel Huapi National Park*, Patagonia, Argentina (41°S, 72°W). This area is characterized by an abrupt west-to-east gradient in rainfall – mean annual precipitation is 3,500 mm in the western end and 500 mm in the East. The vegetation reflects this climatic pattern, determining three distinct habitats: forest, scrubland, and steppe.

Experimental design

In order to test foraging interactions between *V. germanica* and *V. vulgaris*, we assessed the behavior of each one in the presence of workers of the other. Accordingly, we selected similar sites (separated a minimum of 500 m from one another to ensure sampling from different nests) where only one species was present and simulated the presence of the other one using visual and odor cues. At each site, paired choice tests were conducted to compare the preference of foraging wasps for treated or untreated food baits, placed 50 cm away from each other. Treated baits consisted of the application of odor or visual stimuli of the absent species onto minced beef. The response variable measured was the bait on which the first worker landed. In each site, only one wasp was used per experiment. We used minced beef as food bait because it has proved highly attractive for *Vespula* spp. (Spurr 1995, Wood et al. 2006). We deployed experiments between 10 a.m. and 5 p.m. during March, April, and May, autumn in Argentina, of 2012–2013 and 2013–2014 (period of peak wasp abundance). Visual cues were dead workers with cuticular odors extracted (hereafter, dummies) and odor cues were wasp head pheromone extracts. Previous work has shown that head glands of *V. germanica* secrete pheromones that are responsible for intraspecific communication and promote local enhancement (D'Adamo et al. 2001, 2004).

To create the dummies, we collected 20 workers of some *V. vulgaris* nests from different sites, using a vacuum directly into the nest entrance, and removed from these specific cuticular odors (Raveret Richter and Tisch 1999). Wasps collected were posed in a life-like foraging posture (that is mimicking live foragers on a bait, Fig. 1), air dried, and then deodorized by 1) immersion in a 50 ml beaker containing 30 ml of hexane for 1 hour, 2) immersion in a second beaker containing 30 ml of hexane for another hour, and 3) immersion in a third beaker containing 40 ml hexane for 17 hours (overnight). The hexane was allowed to evaporate at room temperature for at least 1 week before experiments were conducted.

Head pheromone extracts were obtained from approximately 800 workers collected from several nests, using an adapted vacuum bag. Pheromone extraction followed the protocol of D'Adamo et al. (2004). Heads were cut with scissors, crushed with a mortar and pestle with 16 ml of ethanol, and then fractionated in Eppendorf tubes and centrifuged for 10 min at 14,000 rpm. Then, the supernatant was pipetted into a 30 ml glass vial and brought back up to a 16 ml volume of ethanol.

Choice test

Olfactory choice cues. To assess the response of *V. germanica* to *V. vulgaris* odors cues, we selected 51 sites where *V. germanica* was abundant. The offered treated and untreated baits consisted of: 10 g of minced beef with 100 µl of ethanol and 10 g of minced beef with

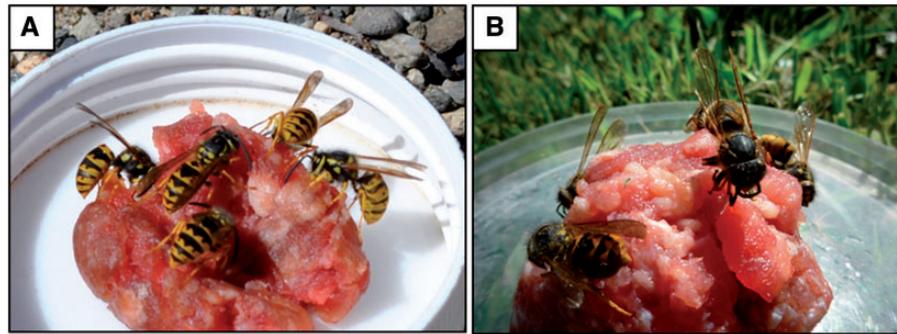


Fig. 1. Baits with wasps. (A) Live wasps foraging on the bait. (B) Dead wasps (dummies) in a life-like foraging posture.

100 μ l head pheromone extract of *V. vulgaris* (approx. equivalent to five wasps). We chose this value because it is a dose that can be detected by foraging wasps with a minimum of extract usage (see D'Adamo et al. 2004). Once we placed the paired dishes, both the 100 μ l of extract and ethanol were measured and placed on the minced beef with a 1 ml syringe. After we offered the baits, we waited until the first wasp landed. Workers of both *Vespula* species hover over food before landing (Collett and Lehrer 1993, Pereira et al. 2013), with the latter behavior a sign of food acceptance.

To assess the response of *V. vulgaris* to *V. germanica* odors, we selected 42 sites where *V. vulgaris* was abundant. The experimental procedure is the same as that done to evaluate the response of *V. germanica*.

Visual choice cues. To evaluate the response of *V. germanica* to visual cues of *V. vulgaris* workers, we tested baits of the first choice in 42 sites. Treated and untreated baits consisted of: 10 g of minced beef and 10 g minced beef to which we added *V. vulgaris* dummies, which consisted of five odorless dead workers simulating foragers (Fig. 1B). Since we offered the baits, we waited until the first wasp landed.

To assess the response of *V. vulgaris* to *V. germanica* visual cues, we selected 45 sites where *V. vulgaris* was abundant. We assessed the response to *V. germanica* dummies – odor extracted, posed, dried, and pinned wasp forager – by the same procedure as above.

Control. Controls were done exactly at the same time as each olfactory and visual choice test, for both species in 40 sites. The control consisted of the same experimental set up – baits offered in a paired manner – but without any kind of stimuli. This allows us to compare with treatments and to take into account differences between sites, as for example, nest location regarding baits or wind direction. In this setup, therefore, wasps had to choose between two dishes with only minced beef on them. As for the experimental group, the response variable measured was the bait on which the first *V. germanica* or *V. vulgaris* worker landed. Here, we expected wasp to choose equally among baits. Then, we compared the frequency of choices between experiments and controls.

Data analysis

We analyzed the bait preference of the first *V. germanica* and *V. vulgaris* worker in each pair – control comparison, minced beef, and minced beef with visual or odor stimuli – using a binomial test comparing observed visits to those predicted if wasps showed no choice among baits. All analyses were carried out using the R statistical environment (R Development Core Team 2009).

Results

Choice test

We determined that *V. germanica* significantly avoids baits with *V. vulgaris* visual and odor cues. On the other hand, wasps of the latter species were not deterred by stimuli indicating *V. germanica* presence and showed no preference among baits. Throughout the experiments, we observed that workers of both species invariably hovered over the food before landing. Remarkably, *V. germanica* hovered closer, over baits with the simulated presence of *V. vulgaris* but did not land on them. In contrast, *V. vulgaris* workers showed a behavior that was typical for this species (Collett and Lehrer 1993).

Vespula germanica. Wasps made more visits to baits with minced beef than to those with added *V. vulgaris* head pheromone extracts (Binomial test, $P < 0.0001$, $n = 51$) or those with added visual cues (Binomial test, $P < 0.0001$, $n = 42$). Regarding the controls, as expected, there was no significant difference between both minced beef baits offered (Binomial test, $P = 0.7798$, $n = 40$) (Fig. 2).

Vespula vulgaris. Wasps first visits were not significantly different between baits with only minced beef and those with added *V. germanica* head pheromone extracts (Binomial test, $P = 0.7552$, $n = 42$) or visual cues (Binomial test, $P = 0.2327$, $n = 45$). As was the case for *V. germanica*, workers did not distinguish between baits in the control assays (Binomial test, $P = 0.8742$, $n = 40$) (Fig. 2).

Discussion

We found experimental evidence supporting the hypothesis that *V. germanica* and *V. vulgaris* have asymmetrical foraging behavior abilities. *V. germanica* was deterred by cues indicating the presence of *V. vulgaris*. Workers of *V. germanica* were able to detect both visual and olfactory cues used to simulate the presence of a congeneric wasp species, responding to these stimuli and consequently avoiding those baits. In contrast, *V. germanica* cues did not affect the foraging behavior of *V. vulgaris* workers on a given food patch.

A benefit of social living is the opportunity of learning from conspecifics what foods to eat and where to find them (Shettleworth 1994). This process may involve complex behaviors such as worker recruitment as noted in ants and honey bees, or simpler mechanisms such as the local enhancement behaviors observed in some wasps (Wilson 1971, D'Adamo et al. 2000, Raveret Richter 2000, Grüter and Farina 2009). Such behaviors may be especially important in scavenging insects, given that dead or decaying foods, such as dead animals, can be widely scattered and are an unpredictable resource which can be exploited by other animals or is subjected to rapid

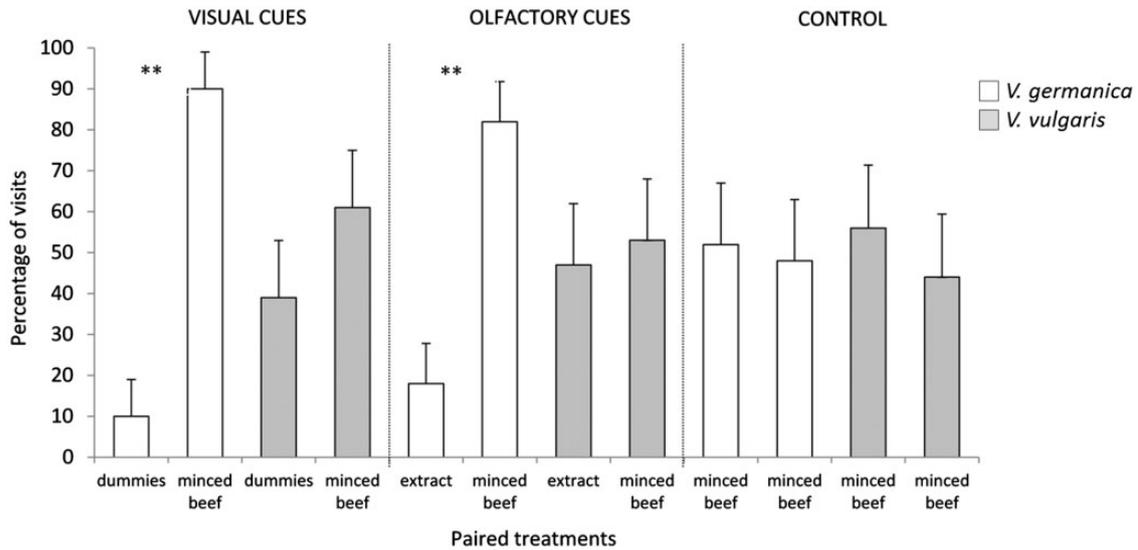


Fig. 2. Percentage of first visits of *V. germanica* and *V. vulgaris* foragers to a given bait in each paired choice tests (visual cues, olfactory cues, and control). Error bars indicate 95% confidence intervals for proportion. *V. germanica* foragers preferentially made their initial landing on baits lacking visual ($N = 4$ vs. $N = 38$) or olfactory stimuli ($N = 42$ vs. $N = 9$) of the other species. Wasps presented with identical baits showed no preference ($N = 19$ vs. $N = 21$) between baits. *V. vulgaris* foragers showed no preference at landing on baits presented with visual ($N = 18$ vs. $N = 27$), olfactory ($N = 20$ vs. $N = 22$), and control baits without *V. germanica* cues. **Indicates significant differences.

decay (Reid et al. 1995). Several studies have reported that foraging by *Vespa* wasps involves odor and visual cues which facilitate the location and exploitation of food resources (Free 1970, Parrish and Fowler 1983, Overmyer and Jeanne 1998, Raveret Richter and Tisch 1999). D'Adamo et al. (2003) found that the addition of *V. germanica* conspecifics to meat baits increased their attractiveness and that this is largely mediated by odor cues. Other previous works showed similar findings but mediated by visual cues (Parrish and Fowler 1983, Raveret Richter and Tisch 1999). In past classical work, Free (1970) attributed asymmetry in the numbers of *V. vulgaris* at equivalent patches to workers being attracted to signals derived from the presence of conspecifics. Knowing that manipulative experiments have their limitations, for example, we are not sure that the deodorizing treatment removes all substances and is equally equivalent for both species, earlier studies, where visual and odor cues have been used, give us some confidence when interpreting the results. The fact that both *V. germanica* and *V. vulgaris* are able to detect and react to their own olfactory and visual cues, leads us to suggest that *V. germanica* avoidance behavior is a plausible outcome of a process mediated by the detection of congeneric stimuli only. Regarding *V. vulgaris*, we would not predict a random choice, as wasps would be either attracted to or repelled by stimuli from *V. germanica*.

Unlike most previous works, where the role played by a variety of stimuli is evaluated by observing the response of conspecific workers, our results suggest that behavioral responses to visual and odor cues may be observed across species with similar foraging habits. These findings are consistent with those reported by Parrish and Fowler (1983) where they observed that *V. maculifrons* workers avoided feeders with both *V. maculifrons* and *V. germanica* olfactory and visual stimuli. Such mechanism was proposed to relate the behavioral differences expressed in *V. germanica* and *V. maculifrons*, suggesting that the first (through local enhancement) was superior to *V. maculifrons* at exploiting large resource patches (Parrish and Fowler 1983). Our results are novel since using cues and behavioral responses to evaluate mechanisms may have implications, not only to further our understanding of social behavior in insects, but also

to further our knowledge on the role played by interspecific competition in modeling behaviors in social wasps.

This study shows that *V. germanica* and *V. vulgaris* respond differently to the presence of individuals of other species on foods. Past work has shown that both these species display different behavioral responses toward competitors. Masciocchi et al (2010) found that *V. germanica* does not forage on baits when the native ant *Dorymyrmex tener* was feeding on them. In contrast, Grangier and Lester (2011) noted that *V. vulgaris* in New Zealand not only will not avoid baits with the native ants *Prolasius sp.*, but may even pick up ants while foraging, using its mandibles, and then fly backward, dropping them at some distance away from the food. These authors suggested then, that one reason for this behavior is the bigger size of wasps compared to that of ants. In the present study, we observed that *V. germanica* avoids baits with the presence of *V. vulgaris*, despite being smaller (see Spradbery and Richards 1973). Perhaps, *V. vulgaris* workers display a more aggressive behavior than *V. germanica* ones. The factors influencing aggressive behavior in wasps and the actual mechanisms involved are poorly known. Future studies should consider observing both species during foraging and evaluating possible aggressive encounters. Another explanation could be that *V. germanica* may identify in *V. vulgaris*, evolutionary phenotypic traits that convey information about the potential competitor, influencing their behavior (Grether et al. 2009). The absence of direct evidence for competitive interactions should not lead us to think that competition is not important. It may well be that competition is manifested as avoidance responses such as those found in this study.

According to our results, *V. germanica* and *V. vulgaris* display different foraging behaviors on baits with cues simulating the presence of congeneric workers. While this could suggest some degree of improved competitive abilities of *V. vulgaris* when compared to *V. germanica*, such behavior may have important implications for the establishment and spread of either invasive wasp species. We observed that highly attractive protein-rich foods were avoided by *V. germanica* whenever there was some indication suggesting the presence of *V. vulgaris*. In sites where both species have successfully established, *V. vulgaris* could outcompete *V. germanica* and lead to

the displacement of the latter species when food sources become limiting, as may occur at the end of the summer season, or when populations of *V. vulgaris* reach very high numbers as has been observed in the honeydew beech (*Nothofagus* spp.) forests of New Zealand (Harris et al. 1991, Clapperton et al. 1994). Also, monopolization of the best foods by *V. vulgaris* could affect the invasion process by slowing down the population spread of *V. germanica*, via a reduction of population growth. In sites where *V. vulgaris* arrived first, such behaviors could affect the probabilities of the establishment of arriving *V. germanica* populations. In all *Vespula* spp., the quality of the queens is critical to population growth. Fertilized new queens appear at the end of the summer and look for dry and protected sites to overwinter until the following spring (Spradbery and Richards 1973). Reproductive females must thus gain weight – usually through feeding by workers during the larval stage – to face the winter.

In New Zealand, where both invasive wasps are also found, some studies have related the invasion process of these wasps (Harris 1991, Harris et al. 1991). *V. germanica* was widely spread throughout the country when *V. vulgaris* arrived, some 30 yrs later, displacing the former from many – yet not all – environments (Clapperton et al. 1994). Only in a few given environmental conditions, *V. germanica* is still more abundant and both species coexist (Sandlant and Moller 1989, Harris et al. 1991). Although both species are generalists, *V. germanica* commonly foraged for protein resources on the forest floor, while *V. vulgaris* foraged on shrubs and tree saplings (Harris et al. 1991). However, both species compete for honeydew resources allowing *V. vulgaris* to displace *V. germanica* in honeydew beech forests. This probably is explained by the superior foraging efficiency of *V. vulgaris* in these habitats. *V. vulgaris* foragers were more active and fed at a faster rate than those of *V. germanica*. This greater feeding rate reduced the time needed by *V. vulgaris* to obtain a load of honeydew and return to its nest. A greater foraging rate may lead to improved quality and number of queens produced, and an increased probability that they will survive the winter and produce successful colonies in the following season (Harris et al. 1994).

Competition for food resources between established species and a new invader is believed to be an important mechanism affecting the establishment probability, acting as biotic resistance (Elton 1958, Simberloff 1989, Davis et al. 2000). For *V. vulgaris*, a wasp species that shares with *V. germanica* foraging habits and foods, establishment, and spread of their populations in invaded regions implies dealing with an additional biotic element: the prior successful arrival of *V. germanica*. While our experiments did not test biotic resistance, evidence of the avoidance foraging behavior shown by *V. germanica* coupled with a rapid population growth of *V. vulgaris* (A.J.P. et al. unpublished data) suggests that the former invader is unlikely to provide significant biotic resistance to the spread of *V. vulgaris* in NW Patagonia. Generally, we detect a new invasion when new species have already become established or even are spreading and the reasons behind such success are likely several (e.g., disturbances, environmental heterogeneity, enemy release, etc.) (Lockwood et al. 2013). However, to determine if the responses detected by this experiment are species-specific or a more general response to *Vespula* sp. cues, additional studies on competitive relationships between *V. germanica* and *V. vulgaris* are needed.

Improving our understanding of foraging interactions between invading species may help to predict the establishment of new invaders. Most past studies focus on the interactions among invaders with natives species and there are few works where interactive processes among invaders are analyzed (McClure 1980, Braks et al.

2004, Simberloff and Von Holle 1999). Our study shows how the foraging behavior of an established invasive species can be affected by visual and olfactory cues simulating the presence of a later invader. Testing the mechanisms behind the establishment and displacement of invaders by evaluating individual behavior may lead to new insights on invasion success.

Acknowledgments

We thank Martín Nuñez for his valuable comments on an earlier version of the manuscript and Maité Masciocchi for her active participation in data collection process. This research was funded by a grant from CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, PIP 2010, Grant 11220090100043) to Juan C. Corley.

References Cited

- Archer, M. E. 1978. Provisional Atlas of the Insects of the British Isles. Part 9: Hymenoptera, Vespidae. Biological Records Centre, Huntingdon.
- Braks, M. A. H., N. A. Honório, L. P. Lounibos, R. Lourenço-De-Oliveira, and S. A. Juliano. 2004. Interspecific competition between two invasive species of container mosquitoes *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Brazil. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 97: 130–139.
- Brown, R. L., A. M. El-Sayed, C. R. Unelius, and D. M. Suckling. 2014. Attraction of the invasive social wasp *Vespula vulgaris* by volatiles from fermented brown sugar. *Entomol. Exp. Appl.* 151: 182–190.
- Clapperton, B. K., P. L. Lo, H. Moller, and G. R. Sandlant. 1989. Variation in colour markings of German wasps *Vespula germanica* (F.) and common wasps *Vespula vulgaris* (L.) (Hymenoptera: Vespidae) in New Zealand. *New Zeal. J. Zool.* 16: 303–313.
- Clapperton, B. K., J. A. V. Tilley, J. R. Beggs, and 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 Zeal. J. Zool.* 21: 295–303.
- Collett, T. S., and M. Lehrer. 1993. Looking and learning: a spatial pattern in the orientation flight of the wasp *Vespula vulgaris*. *Proc. Biol. Sci.* 252: 129–134.
- D'Adamo, P., J. C. Corley, and M. Lozada. 2001. Attraction of *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) foragers by conspecific heads. *J. Econ. Entomol.* 94: 850–852.
- D'Adamo, P., J. C. Corley, P. Sackmann, and M. Lozada. 2000. Local enhancement in the wasp *Vespula germanica*. Are visual cues all that matter? *Ins. Soc.* 47: 289–291.
- D'Adamo, P., M. Lozada, and J. Corley. 2003. Conspecifics enhance attraction of *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) foragers to food baits. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 96: 685–688.
- D'Adamo, P., M. Lozada, and J. C. Corley. 2004. An attraction pheromone from heads of worker *Vespula germanica* wasps. *J. Insects Behav.* 17: 809–821.
- Davis, M. A., J. P. Grime, and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.* 88: 528–534.
- Di Vittorio, C. T., J. D. Corbin, and C. M. D'Antonio. 2007. Spatial and temporal patterns of seed dispersal: an important determinant of grassland invasion. *Ecol. Appl.* 17: 311–316.
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by plants and animals*. Methuen, London.
- Farji-Brener, A. G., and J. C. Corley. 1998. Successful invasions of hymenopteran insects into NW Patagonia. *Ecol. Austral.* 8: 249–273.
- Free, J. B. 1970. The behaviour of wasps (*Vespula germanica* L. and *V. vulgaris* L.) when foraging. *Ins. Soc.* 17: 11–19.
- Grangier, J., and P. J. Lester. 2011. A novel interference behaviour: invasive wasps remove ants from resources and drop them from a height. *Biol. Lett.* 7: 664–667.
- Grether, G. F., N. Losin, C. N. Anderson, and K. Okamoto. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the

- evolution of competitor recognition. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 84: 617–635.
- Grüter, C., and W. M. Farina. 2009. The honeybee waggle dance: can we follow the steps? *Trends Ecol. Evol.* 24: 242–247.
- Harris, R. J. 1991. Diet of the wasps *Vespula vulgaris* and *V. germanica* in honeydew beech forest of the South Island New Zealand. *New Zeal J. Zool.* 18: 159–169.
- Harris, R. J., C. D. Thomas, and H. Moller. 1991. The influence of habitat use and foraging on the replacement of one introduced wasp species by another in New Zealand. *Ecol. Entomol.* 16: 441–448.
- Harris, R. J., H. Moller, and M. J. Winterbourn. 1994. Competition for honeydew between two social wasps in South Island beech forests, New Zealand. *Ins. Soc.* 41: 379–394.
- Heger, T., and L. Trepl. 2003. Predicting biological invasions. *Biol. Invasions* 5: 301–309.
- Holway, D. A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* 80: 238–251.
- Holway, D. A., and A. V. Suarez. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends Ecol. Evol.* 14: 328–330.
- Keane, R. M., and M. J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* 17: 164–170.
- Liebert, A. E., G. J. Gamboa, N. E. Stamp, T. R. Curtis, K. M. Monnet, S. Turillazzi, and P. T. Starks. 2006. Genetics behavior and ecology of a paper wasp invasion: *Polistes dominulus* in North America. *Ann. Zool. Fennici.* 43: 595–624.
- Lockwood, J. L., M. F. Hoopes, and M. P. Marchetti. 2013. *Invasion ecology*, 2nd ed. John Wiley & Sons, MA, Oxford, UK.
- Lodge, D. M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends Ecol. Evol.* 8: 133–137.
- Masciocchi, M., J. R. Beggs, J. M. Carpenter, and J. C. Corley. 2010. Primer registro de *Vespula vulgaris* (Hymenoptera: Vespidae) en la Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 69: 267–270.
- Masciocchi, M., A. G. Farji-Brener, and P. Sackmann. 2010. Competition for food between the exotic wasp *Vespula germanica* and the native ant assemblage of NW Patagonia: evidence of biotic resistance? *Biol. Invasions* 12: 625–631.
- Masciocchi, M., and J. C. Corley. 2013. Distribution dispersal and spread of the invasive social wasp (*Vespula germanica*) in Argentina. *Austral. Ecol.* 38: 162–168.
- McClure, M. S. 1980. Competition between exotic species: scale insects on hemlock. *Ecology* 61: 1391–1401.
- Moller, H. 1996. Lessons for invasion theory from social insects. *Biol. Conserv.* 78: 125–142.
- Overmyer, S. L., and R. L. Jeanne. 1998. Recruitment to food by the German yellowjacket *Vespula germanica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42: 17–21.
- Parrish, M. D., and H. G. Fowler. 1983. Contrasting foraging related behaviours in two sympatric wasps (*Vespula maculifrons* and *V. germanica*). *Ecol. Entomol.* 8: 185–190.
- Pereira, A. J., M. Masciocchi, O. Bruzzone, and J. C. Corley. 2013. Field preferences of the social wasp *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) for protein-rich baits. *J. Insect Behav.* 26: 730–739.
- R Development Core Team. 2009. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raveret Richter, M. 2000. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 121–150.
- Raveret Richter, M., and V. L. Tisch. 1999. Resource choice of social wasps: influence of presence size and species of resident wasps. *Ins. Soc.* 46: 131–136.
- Reid, B. L., J. F. MacDonald, and D. R. Ross. 1995. Foraging and spatial dispersion in protein-scavenging workers of *Vespula germanica* and *V. maculifrons* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Insect Behav.* 8: 315–330.
- Rejmánek, M., and D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655–1661.
- Richards, C. L., O. Bossdorf, N. Z. Muth, J. Gurevitch, and M. Pigliucci. 2006. Jack of all trades master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol. Lett.* 9: 981–993.
- Sackmann, P. D., M. Rabinovich, and J. C. Corley. 2000. Arthropod prey foraged by the German wasp (*Vespula germanica*) in NW Patagonia Argentina. *New Zeal. Entomol.* 23: 55–59.
- Sackmann, P., A. Farji-Brener, and J. C. Corley. 2008. The impact of an exotic social wasp (*Vespula germanica*) on the native arthropod community of northwest Patagonia Argentina: an experimental study. *Ecol. Entomol.* 33: 213–224.
- Sandlant, G. R., and H. Moller. 1989. Abundance of common and German wasps (Hymenoptera: Vespidae) in the honeydew beech forests of New Zealand in 1987. *New Zeal. J. Zool.* 16: 333–343.
- Shettleworth, S. J. 1994. Biological approaches to the study of learning, pp. 185–219. *In* N. J. Mackintosh (ed.), *Animal learning and cognition*. Academic Press, San Diego, CA.
- Simberloff, D. 1989. Which insect introductions succeed and which fail?, pp. 61–75. *In* J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmanek and M. Williamson (eds.), *Biological Invasions: a global perspective*. Wiley, New York.
- Simberloff, D., and B. Von Holle. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Invasions* 1: 21–32.
- Spradbery, J. P., and O. W. Richards. 1973. *Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps*. University of Washington Press, Seattle, WA.
- Spurr, E. B. 1995. Protein bait preferences of wasps (*Vespula vulgaris* and *V. germanica*) at Mt Thomas Canterbury New Zealand. *New Zeal. J. Zool.* 22: 281–289.
- Willink, A. 1980. Sobre la presencia de *Vespula germanica* (Fabricius) en la Argentina (Hymenoptera: Vespidae). *Neotropica* 26: 205–206.
- Wilson, E. E., and D. A. Holway. 2010. Multiple mechanisms underlie displacement of solitary Hawaiian Hymenoptera by an invasive social wasp. *Ecology* 91: 3294–3302.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Wood, G. M., D. C. Hopkins, and N. A. Schellhorn. 2006. Preference by *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) for processed meats: implications for toxic baiting. *J. Econ. Entomol.* 99: 263–267.