



Revista Chilena de Historia Natural

ISSN: 0716-078X

editorial@revchilhistnat.com

Sociedad de Biología de Chile

Chile

FLORES-PRADO, LUIS

Evolución de la sociabilidad en Hymenoptera: Rasgos conductuales vinculados a niveles sociales y precursores de sociabilidad en especies solitarias

Revista Chilena de Historia Natural, vol. 85, núm. 3, 2012, pp. 245-266

Sociedad de Biología de Chile

Santiago, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=369944302001>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto



ARTÍCULO DE REVISIÓN

Evolución de la sociabilidad en Hymenoptera: Rasgos conductuales vinculados a niveles sociales y precursores de sociabilidad en especies solitarias

Evolution of sociality in Hymenoptera: Behavioural traits linked to social levels and precursors of sociality in solitary species

LUIS FLORES-PRADO

Instituto de Entomología, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Av. José Pedro Alessandri 774,
Santiago, Chile
email: luis.flores@umce.cl

RESUMEN

En Hymenoptera, los niveles de sociabilidad han sido asociados a rasgos conductuales, tales como los comportamientos de nidificación y agonísticos, y la capacidad de reconocimiento entre conespecíficos. El reconocimiento de compañeras de nido es un fenómeno de amplia difusión entre especies eusociales, y puede ser inferido por el resultado de las interacciones agonísticas entre hembras; estas son más tolerantes hacia compañeras de nido que hacia no compañeras de nido. Contrariamente, en la mayor parte de las especies solitarias las hembras son agresivas hacia otras hembras conespecíficas. En especies eusociales, la descendencia inmadura es alimentada directamente por la madre, o por obreras; así, el contacto frecuente entre prole y hembras adultas puede contribuir a entender el reconocimiento social. En el extremo opuesto, las especies solitarias construyen nidos que no permiten interacciones entre adultos e inmaduros. A pesar de esto, estudios recientes sugieren que el aprendizaje del fenotipo propio podría explicar la capacidad de reconocimiento y, tal vez, corresponde al punto de partida en el desarrollo y evolución de la sociabilidad. La subfamilia Xylocopinae (Apidae) ha emergido como un valioso modelo para estudiar la evolución de la sociabilidad pues contiene especies que presentan un amplio rango de sociabilidad. En particular, la tribu Manuelliini representa un taxón interesante desde el punto de vista de la evolución de la sociabilidad en Xylocopinae pues ha sido propuesto como el grupo hermano de todos los demás Xylocopinae, es un taxón relicto que retiene rasgos morfológicos ancestrales, contiene solo especies fundamentalmente solitarias (aunque en una de estas se ha demostrado recientemente reconocimiento de compañeras de nido y de parientes) y algunas especies exhiben rasgos conductuales precursores de vida social. En este trabajo se revisa en Hymenoptera los grados de sociabilidad asociados con rasgos conductuales, se discuten rutas evolutivas hipotéticas, orígenes y reversiones en la evolución del comportamiento altamente social y se entrega información en grupos taxonómicos que han emergido como valiosos modelos para el estudio de la evolución de la sociabilidad. Adicionalmente, se comparan rasgos precursores de sociabilidad dentro de Xylocopinae, se examina evidencia reciente que demuestra reconocimiento de compañeras de nido en una especie de Manuelliini, fenómeno por primera vez demostrado en una especie fundamentalmente solitaria y se analiza la evolución de la sociabilidad sobre la base de nuevas hipótesis filogenéticas para Xylocopinae.

Palabras clave: nidificación, reconocimiento, rutas evolutivas, sociabilidad.

ABSTRACT

The levels of sociality in Hymenoptera have been associated with key behavioural traits, such as nesting and agonistic behaviour, and intraspecific recognition capacity. Nestmate recognition is a widespread condition among eusocial species, and can be inferred from the outcome of the interaction between females from the same or different nests; females are more tolerant towards nestmate than towards non-nestmate females. By contrast, in most solitary species females are aggressive towards conspecific females. In eusocial species, food for immature brood is directly provided by the mother or by workers; thus, the frequent contact of the brood with nursing adults may help our understanding of social recognition behaviours. At the other extreme, females in solitary species construct nests that do not allow physical interaction between adult and immature individuals. Despite this, recent studies suggest that self-referencing may contribute to overcoming the lack of stimulation with conspecific cues, and perhaps corresponds to the starting point in the development and evolution of sociality. The Xylocopinae (Apidae) subfamily has emerged as a valuable model to study the transitions in social evolution because it contains species ranging from solitary to eusocial. The tribe Manuelliini represents an interesting taxon in the study of the evolution of sociality in Xylocopinae because it has been hypothesized as the sister group of all other Xylocopinae. It is a relictual taxon retaining several ancestral morphological features and contains only largely solitary species (although nestmate and kin recognition has been recently demonstrated in one of these species), and some species exhibit behavioural traits that have been proposed

as prerequisite for the evolution to social life. In this work, the degrees of sociality associated with behavioural traits are reviewed in Hymenoptera, the hypothetical evolutionary routes, origins and losses of highly social behaviour are discussed, and information about taxonomic groups that have emerged as valuable models to study the evolution of sociality is reported. Additionally, features proposed as precursors of sociality are compared within the subfamily Xylocopinae, evidence demonstrating nestmate recognition in a *Manueliini* species, a phenomenon first demonstrated in a largely solitary species, is discussed, and the evolution of sociality associated with behavioural traits is analyzed, on the basis of a new phylogenetic hypothesis for the Xylocopinae.

Key words: evolutionary routes, nesting, recognition, sociality.

INTRODUCCIÓN

La sociabilidad en Hymenoptera ha sido categorizada en distintos niveles, desde su total ausencia (vida solitaria) hasta la presencia del nivel más avanzado (eusociabilidad) (Batra 1966, Michener 1969, Wilson 1971, Michener 1974, Starr 1984, Crozier & Pamilo 1996). El comportamiento solitario se presenta cuando cada hembra ocupa su propio nido, no es acompañada por ningún otro adulto y es responsable de la defensa de su progenie, sin que exista contacto entre la madre y su descendencia en desarrollo. En cambio, el comportamiento social se presenta en grupos con más de un adulto dentro de un nido, en los que las relaciones dominante-subordinado entre los individuos pueden no estar definidas (Wcislo & Danforth 1997). Los individuos de especies categorizadas en un mismo nivel social pueden o no desarrollar las mismas tareas (Anderson et al. 2001), y el grado de coordinación y cooperación requerido para desarrollar dichas labores se ha utilizado para analizar la organización y complejidad de la colonia (Bourke 1999, Anderson et al. 2001, Hemelrijk 2002). Es así como las especies sociales manifiestan cooperación con diferente grado de complejidad, desde agrupaciones cuyos individuos efectúan las mismas tareas, hasta aquellas en que cada organismo se especializa en un subgrupo de un complejo repertorio de tareas desarrolladas por la colonia, fenómeno conocido como división del trabajo (Beshers & Fewell 2001).

Respecto de los niveles sociales, se han propuesto una terminología y definiciones asociadas (Michener 1969, 1974, Wilson 1971), que han sido ampliamente utilizadas (Crozier & Pamilo 1996), pero también discutidas (Costa & Fitzgerald 2005), y que consideran a la colonia como una agrupación de individuos que interactúan en un nido, cuyos niveles

son: (a) comunal, donde coexisten individuos adultos de la misma generación, sin división del trabajo, (b) subsocial, en el que el grupo está conformado por una hembra y su descendencia inmadura –que es cuidada y usualmente alimentada por ella– y se disuelve antes de que los inmaduros se conviertan en adultos, (c) semisocial, constituido por individuos adultos de una sola generación, entre los cuales hay división del trabajo; habitualmente coexisten una reina y varias obreras, o al menos una aproximación funcional a esas castas, (d) eusocial, consistente en una agrupación de dos o más generaciones de hembras adultas, con división de la labor reproductiva y donde la reina es madre de las obreras, (e) primitivamente eusocial, en que la reina y las obreras presentan escasa diferenciación morfológica y las potenciales reinas tienen la capacidad de establecer nuevas colonias, (f) altamente eusocial, donde reina y obreras difieren considerablemente en su morfología y las reinas a menudo carecen de la capacidad fundar nuevas colonias, y (g) presocial, aplicado a todos los estados intermedios entre los niveles solitario y eusocial.

Adicionalmente, se ha discutido en la literatura algunas asociaciones entre el fenómeno de la sociabilidad y ciertos comportamientos que, aunque no se consideran en la definición de los niveles de sociabilidad, pueden ser característicos, tales como el comportamiento de nidificación, el comportamiento agonístico y el comportamiento de reconocimiento entre conespecíficos. Por otra parte, algunas especies no sociales presentan rasgos que han sido propuestos como prerequisites para la evolución de la vida social (Michener 1969, 1974), varios de los cuales están vinculados con la biología de la nidificación, el comportamiento tolerante y las capacidades de reconocimiento intraespecífico.

RASGOS SOCIALES EN HYMENOPTERA

Respecto de la biología de la nidificación, aunque se ha propuesto que no existe relación entre la complejidad de la organización social y la arquitectura de los nidos (Michener 1964), los patrones generales de nidificación (construcción, aprovisionamiento y arquitectura básica de los nidos) son característicos en los distintos niveles sociales de los diferentes grupos taxonómicos (Wilson 1971, Michener 1974), y se les ha vinculado con potencialidad de contacto y comunicación entre los individuos (adultos e inmaduros) (Sakagami & Laroca 1971, Sakagami & Maeta 1977, 1995, Michener 1990). En cuanto al comportamiento agonístico entre conespecíficos, se ha evidenciado que la tolerancia aumenta con el nivel de sociabilidad de las especies (Batra 1968), razón por la cual es esperable que los patrones de comportamiento tolerante e intolerante varíen dependiendo del grado de sociabilidad de las especies. En relación con la capacidad de reconocimiento, esta es inferida por el despliegue de conductas favorables hacia parientes cercanos (Keller 1997) o por el resultado de las interacciones agonísticas entre hembras, y corresponde a un fenómeno frecuente en especies eusociales (Breed 1998) pero escaso en especies no sociales o solitarias (Wcislo 1997a).

Sociabilidad y nidificación en Hymenoptera

Siguiendo a Batra (1966), Michener (1969, 1974) y Wilson (1971), las especies solitarias se caracterizan porque solo una hembra es la fundadora de un nido, ya sea que lo construya o que habite uno desocupado. La hembra es responsable de la defensa de su progenie en desarrollo aun cuando nunca está en contacto directo con ella, y cada individuo se desarrolla dentro de celdas aislados de sus hermanos. Las especies en que ocurre contacto entre la hembra y su progenie inmadura antes de que la generación filial alcance el estado adulto, corresponden al nivel subsocial. Dicho contacto ocurre, en muchas especies, cuando la madre ingresa a las celdas que contienen inmaduros, destruye los tabiques intercelda, retira las heces fecales producidas por las larvas post-defectantes, y luego reconstruye los tabiques. El comportamiento de mayor complejidad

social requiere de un grupo de adultos dentro de un nido o sistema de nidificación, que manifiesta cooperación con diferente grado de complejidad. En las especies comunales las hembras son de la misma generación y comparten un sustrato de nidificación, aunque los nidos sean independientes. En estas especies, es frecuente el contacto entre las hembras adultas que construyen y aprovisionan sus nidos, pues en el sistema de nidificación existen accesos comunes que luego se diferencian en galerías o celdas particulares de cada hembra. Tanto en el nivel semisocial como en el eusocial, habitualmente varias hembras obreras participan en el proceso de construcción del nido, aprovisionando constantemente a los individuos inmaduros, de modo que existe contacto permanente entre estos y las obreras, y también entre estas últimas.

Sociabilidad y comportamiento agonístico en Hymenoptera

Un rasgo distintivo de las hembras de especies eusociales de Hymenoptera es un patrón de comportamiento agresivo diferencial de acuerdo con la procedencia de las hembras; aquellas que han nacido y se han desarrollado en el mismo nido (compañeras de nido llamadas habitualmente familiares, que tienen alto grado de parentesco), son más tolerantes y/o menos agresivas entre sí que aquellas provenientes de nidos diferentes (no compañeras de nido) (Buckle & Greenberg 1981, Breed 1998, Inoue et al. 1999, Boulay & Lenoir 2001, Beekman et al. 2002). Por el contrario, las hembras de especies solitarias habitualmente son intolerantes hacia cualquier hembra conespecífica (Hölldobler & Michener 1980, Field 1992, Kukuk 1992, Packer 2000). Aunque algunas investigaciones efectuadas en especies solitarias de la familia Halictidae (Hymenoptera, Apoidea) sugieren tolerancia entre hembras compañeras de nido, dicha capacidad en tales especies podría representar un rasgo derivado de ancestros eusociales (Wcislo 1997a, Jeanson et al. 2005). Las especies comunales no exhiben de manera clara ninguno de los dos patrones conductuales, debido a que habitualmente son tolerantes entre conspecíficos, independiente del nido de procedencia (Danforth 1991, Kukuk 1992, Flores-Prado et al. 2012).

Los patrones de comportamientos agonísticos intraespecíficos, evidenciados por conductas tolerantes e intolerantes y asociados a niveles de sociabilidad en Hymenoptera, son la expresión conductual de la capacidad de reconocimiento entre conespecíficos, fenómeno que posee diferentes componentes, tanto a nivel de emisión de las señales de reconocimiento, como de percepción de las mismas.

Sociabilidad y reconocimiento intraespecífico en Hymenoptera

El reconocimiento es un proceso cognitivo, neural, no observable, que puede ser inferido a través de la discriminación conductual, o tratamiento diferencial de un individuo hacia otros (Sherman et al. 1997, Holmes 2004, Mateo 2004). Sin embargo, la ausencia de discriminación no necesariamente indica ausencia de reconocimiento (Barnard & Aldhous 1991). Un rasgo distintivo de las especies eusociales de Hymenoptera, es la tendencia a discriminar entre compañeros de nido (habitualmente parientes cercanos) y conespecíficos provenientes de otros nidos (parientes lejanos, o no parientes) (Breed 1998, Boulay & Lenoir 2001).

Aunque en Hymenoptera los estímulos visuales han sido propuestos como señales de reconocimiento entre conespecíficos (Zanetti et al. 2001, Pflugfelder & Koeniger 2003), son los estímulos químicos las señales fundamentales en el proceso de reconocimiento entre conespecíficos, capacidad ampliamente distribuida en especies sociales (ver revisión en Hölldobler & Michener 1980, Smith & Breed 1995, Singer 1998, Howard & Blomquist, 1982, 2005). Las señales químicas pueden tener un origen endógeno y/o exógeno (Smith & Breed 1995). Las endógenas son producidas por los individuos miembros de un nido o colonia y corresponden a compuestos químicos glandulares o secretados por la cutícula (Hölldobler & Michener 1980). Los hidrocarburos cuticulares han sido frecuentemente incluidos en esta última categoría (Breed 1998, Singer 1998). Las señales exógenas corresponden a sustancias químicas absorbidas por la cutícula de los insectos, que contribuyen a determinar el olor específico de la colonia (Hölldobler & Michener 1980). Estos olores provienen del material del

nido (Gamboa et al. 1986, Breed et al. 1988, Singer & Spelie 1992) y/o de los alimentos (Smith & Breed 1995). Si la capacidad de reconocimiento entre hembras compañeras de nido está mediada por estímulos de origen endógeno, entonces tal capacidad corresponde al fenómeno de reconocimiento por parentesco (Getz & Smith 1983, 1986). Se ha planteado que en los insectos sociales, fundamentalmente del orden Hymenoptera, el reconocimiento entre parientes se basa principalmente en el mecanismo de igualación de fenotipos (Wyatt 2005), en que un individuo aprende las señales provenientes de parientes que participan en su crianza, habitualmente sus padres o hermanos (referencia de un pariente), y/o provenientes de él mismo (autorreferencia), los almacena en su memoria (patrón de reconocimiento) y luego compara el fenotipo de individuos encontrados por primera vez con el patrón de reconocimiento almacenado (Sherman et al. 1997). Sin embargo, solo el mecanismo de igualación de fenotipos –aunque solo cuando está basado en referencia de parientes– ha sido demostrado inequívocamente en especies eusociales (Buckle & Greenberg 1981, Stuart 1988, 1992, Soroaker et al. 1995).

EVOLUCIÓN DE LA SOCIABILIDAD EN HYMENOPTERA

Rutas evolutivas

En Hymenoptera, tradicionalmente se han hipotetizado rutas, directas e indirectas, en la evolución del comportamiento eusocial. La ruta directa corresponde a la evolución de especies eusociales a partir de especies solitarias, y las rutas indirectas proponen la evolución desde un nivel solitario a uno subsocial, o a uno semisocial (Sakagami & Michener 1962, Lin & Michener 1972, Michener 1985, Carpenter 1989, Gadagkar 1990). Adicionalmente, se ha propuesto que los rasgos característicos de las especies eusociales habrían evolucionado a partir de rasgos ancestrales en especies solitarias (Amdam et al. 2004, Giray et al. 2005, Hunt 2012). Por otra parte, sin considerar la secuencia de los pasos en estas rutas evolutivas, casi todos los modelos de evolución de la eusociabilidad asumen una población de organismos solitarios como punto de partida, y en conjunto con

la reducción dispersión fue favorecida por restricciones ecológicas, lo cual asociado con un incremento en la competencia intragrupal y en la complejidad social, habría originado el nivel eusocial (ver antecedentes en Bourke 2011). No obstante, algunos estudios proponen para unos pocos linajes, que el comportamiento solitario habría evolucionado a partir de especies ancestrales eusociales (Wcislo & Danforth 1997, Danforth et al. 2003, Danforth et al. 2008). Si se acepta la ruta evolutiva que hipotetiza la eusociabilidad como procedente del comportamiento solitario, entonces el patrón de comportamiento agresivo sin discriminación conductual entre conespecíficos, característico de especies solitarias, evolucionó a un patrón de discriminación conductual en el que las hembras son agresivas solo hacia no compañeras de nido, rasgo característico de las especies eusociales (Hölldobler & Michener 1980, Moynihan 1998, Wcislo 2000). La modificación de tal patrón de comportamiento agresivo entre hembras conespecíficas es más probable si estas se han desarrollado juntas y establecen posteriores agrupaciones dentro del nido exhibiendo mutua tolerancia, o cuando los individuos inmaduros tienen la posibilidad de interactuar entre sí y/o con su progenitora (Michener 1969, Lin & Michener 1972).

Por otra parte, además de los rasgos conductuales presentes en especies no sociales (o solitarias) que han sido propuestos como prerequisites en la evolución del comportamiento social y que están relacionados con la biología de la nidificación (Michener 1969, 1974), la modificación del comportamiento agresivo desde especies solitarias que no discriminan hacia especies sociales que sí lo hacen, requiere de la capacidad de reconocimiento entre hembras conespecíficas (Michener & Smith 1987), por lo cual dicha capacidad representaría también un prerequisite en la evolución del comportamiento eusocial. Es importante considerar que la capacidad de reconocimiento entre hembras conespecíficas, particularmente la capacidad de reconocimiento de parentesco, ha sido un punto central en la Teoría de Selección por Parentesco (Hamilton 1964a), una de las principales propuestas para explicar la evolución de la eusociabilidad, y que ha impulsado un profundo desarrollo en la investigación de este problema en especies

pertenecientes a diferentes órdenes de insectos (ver revisión en Herbers 2009, Bourke 2011). Aunque la discusión detallada de esta teoría escapa a los objetivos de esta revisión, se hace necesario explicarla para hacer explícito su vínculo con el fenómeno de reconocimiento entre parientes.

En términos generales, esta teoría señala que la eusociabilidad habría evolucionado en grupos de organismos altamente emparentados, particularmente en especies del orden Hymenoptera (Hamilton 1964b), debido a que las hembras pertenecientes a la casta obrera, si son hermanas completas, comparten un coeficiente de parentesco de 0.75, en cambio la probabilidad de compartir genes entre madre e hijos es 0.5. Esta asimetría en los coeficientes de parentesco se explica por el sistema haplodiploide de los himenópteros, en que los machos se desarrollan de huevos no fecundados y las hembras lo hacen de huevos fecundados. El hecho que una hembra de una especie haplodiploide esté más emparentada con sus hermanas que con sus hijas explica, en términos de adecuación biológica inclusiva, que las obreras dirijan sus esfuerzos en el cuidado de sus hermanas completas en desmedro de su reproducción directa, la cual puede llegar a ser nula en algunas especies (Gadagkar, 1985). De esta forma, la adecuación biológica inclusiva se define (y estima) por un componente directo; la adecuación biológica propia del individuo, que ha disminuido debido al comportamiento de ceder su reproducción en función del cuidado de sus parientes, más un componente indirecto; la adecuación biológica obtenida por el aumento de la representación de sus genes en sus parientes más cercanos (Hamilton 1964a). Las críticas a esta teoría han derivado fundamentalmente de estudios de especies sociales en que las reinas copulan con distintos machos, por lo cual las obreras pueden ser hermanas completas y medias hermanas. Sin embargo, estas críticas se contrarrestan si las obreras son capaces de discriminar entre hembras con distintos grados de parentesco y dirigir su comportamiento altruista hacia hermanas completas en lugar de medias hermanas, lo cual requiere la capacidad de reconocimiento de grados de parentesco.

Recientemente se ha propuesto que el grado de parentesco no constituye un factor de importancia en la evolución de la

eusociabilidad, la cual habría emergido solo por beneficios directos. Los individuos más o menos emparentados cooperan pues su adecuación biológica directa es mayor en agrupación que solos. La dispersión limitada tiende entonces a aumentar los coeficientes de relación genética entre los integrantes del grupo y, en contraste con la Teoría de Selección por Parentesco, el aumento en el grado de parentesco sería una consecuencia y no una causa de la eusociabilidad (Wilson & Hölldobler 2005, Wilson 2008). No obstante, la evidencia indica que en los linajes de himenópteros donde ha evolucionado la esusociabilidad (abejas, avispas y hormigas), la monoandria fue el estado ancestral y la poliandria es el estado derivado (Boomsma 2007), con lo cual las especies eusociales habrían evolucionado de ancestros cuyos grupos sociales estuvieron caracterizados por un alto grado de parentesco entre sus miembros (Hughes et al. 2008). Adicionalmente, una estudio más reciente no solo descarta al parentesco como un factor necesario en la evolución de la eusociabilidad, sino que critica la Teoría de Selección por Parentesco (Hamilton 1964a) debido a las rigurosas condiciones que requiere, y a que no aporta alcances ni puntos de vista mayores a los derivados de la modelación efectuada por teoría de juegos y por las herramientas genético-poblacionales, enmarcadas en la “Teoría de Selección Natural estándar” (Nowak et al. 2010). Tal estudio ha generado controversia y las críticas fueron inmediatamente contrarrestadas por diversos especialistas en el estudio de la sociabilidad en insectos y otros taxones (Abbot et al. 2011, Boomsma et al. 2011, Ferriere & Michod 2011, Herre & Wcislo 2011, Strassman et al. 2011), argumentando que la formulación original de Hamilton (1964a, 1964b) no precisa las presunciones propuestas por Nowak et al. (2010), y que existen trabajos en que se demuestra que ninguna de ellas son requeridas (Queller 1992, Gardner et al. 2007). Adicionalmente, la crítica de Nowak et al. (2010) al parentesco como factor clave en la evolución de la eusociabilidad, exhibe dos debilidades importantes (Bourke 2011): no contempla evidencia proveniente de análisis filogenéticos comparativos que muestran, en todos las especies eusociales de Hymenoptera, que la eusociabilidad se habría originado en linajes subsociales donde las madres se asocian

a su descendencia, con la cual comparten el más alto grado de parentesco (Boomsma et al. 2011), y en linajes cuyo modo de vida ancestral habría sido la monandria y, en consecuencia, con un alto grado de parentesco intragrupal (Hughes et al. 2008).

Orígenes y reversiones de eusociabilidad

La eusociabilidad se ha originado al menos nueve veces dentro del orden Hymenoptera; una vez en hormigas (Familia Formicidae), dos veces en avispas de la familia Vespidae y una vez en avispas de la familia Sphecidae (Hughes et al. 2008), grupo taxonómico más cercano filogenéticamente a las abejas (Superfamilia Apoidea) (Michener 2007). Los restantes orígenes corresponden a los ocurridos en especies de abejas. En la familia Halictidae se habrían producido tres orígenes independientes de eusociabilidad (Danforth 2002) y hasta doce pérdidas subsecuentes, o reversiones desde un nivel eusocial a uno solitario (Brady et al. 2006). En la familia Apidae habrían ocurrido tres orígenes: uno para las tribus de abejas corbiculadas pertenecientes a la subfamilia Apinae (Euglossini, Bombini, Apini y Meliponini) además de una pérdida posterior (Cardinal & Danforth 2011), y dos orígenes dentro de la subfamilia Xylocopinae (cuyas dos especies representantes actuales pertenecen a la tribu Allodapini), con al menos cuatro pérdidas (Rehan et al. 2012). El estudio del número de orígenes y pérdidas de eusociabilidad en hormigas, avispas y abejas de Halictidae no ha tenido el nivel de controversia que ha generado en las tribus de abejas corbiculadas, particularmente debido a que en este grupo se han reconstruido diversas hipótesis filogenéticas alternativas (Cardinal & Packer 2007).

Si las dos tribus altamente eusociales (Meliponini y Apini) comparten un ancestro común, se infiere una transición única desde la eusociabilidad primitiva hasta un comportamiento altamente eusocial. Si ambas tribus, en cambio, son representantes de linajes más distantes filogenéticamente, existiría un doble origen del comportamiento altamente eusocial. Diferentes análisis filogenéticos que han utilizado matrices de datos morfológicos, efectuados en especies actuales (Prentice 1991, Roig-Alsina & Michener, 1993, Schultz et al.

2001, Cardinal & Packer 2007), y en especies extintas (Engel 2001), así como aquellos efectuados combinando datos moleculares y morfológicos (Chavarría & Carpenter 1994, Schultz et al. 1999) y utilizando caracteres conductuales (Noll 2002), apoyan la filogenia propuesta por Michener (1944): (Euglossini + (Bombini + (Apini + Meliponini))). Esta hipótesis filogenética es consistente con un origen único de eusociabilidad primitiva (en el ancestro común de Bombini, Meliponini y Apini) y con un solo origen de eusociabilidad avanzada (en el ancestro común de Meliponini y Apini). Sin embargo, otras filogenias reconstruidas a partir del análisis de secuencias nucleotídicas han hipotetizado a la tribu Apini como la más basal, seguido de Meliponini y Bombini como tribus hermanas, conectadas con Euglossini (Mardulyn & Cameron 1999, Cameron & Mardulyn 2001), y también han propuesto a Bombini y Meliponini como tribus hermanas conectadas con Apini y Euglossini, ambas tribus hermanas (Kawakita et al. 2008, Cardinal et al. 2010). Estas filogenias apoyan la hipótesis que las tribus de abejas corbiculadas que manifiestan un comportamiento altamente eusocial (Apini y Meliponini) no comparten un ancestro común y que tal comportamiento tuvo un doble origen independiente. Recientemente, se efectuó un análisis de reconstrucción de estados ancestrales, empleando una aproximación Bayesiana, que permitió proponer un único origen de eusociabilidad primitiva para las cuatro tribus de abejas corbiculadas, con dos orígenes independientes de eusociabilidad avanzada (en Meliponini y Apini) y una reversión desde eusociabilidad primitiva a nidificación solitaria y comunal, en algunas especies de Euglossini (Cardinal & Danforth 2011).

MODELOS PARA EL ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN DE LA SOCIABILIDAD EN HYMENOPTERA

Se ha planteado que el fenómeno de la eusociabilidad puede haberse originado por diferentes rutas evolutivas, y por distintas razones, en grupos muy diversos (Gadagkar 1990). Considerando entonces la gran diversidad en insectos, resulta interesante acotar el estudio de la evolución de la sociabilidad al marco filogenético de un grupo,

además de la búsqueda de explicaciones generalizadas, como ha ocurrido por ejemplo con los estudios que aportan evidencia a favor de la Teoría de Selección por Parentesco, para explicar la emergencia de sociabilidad en diferentes órdenes de insectos (ver revisión en Bourke 2011). Si falta un marco filogenético de referencia, las proposiciones sobre el cambio del estado de caracteres son afirmaciones que dependen de suposiciones a priori sobre cómo la evolución debería proceder (Wcislo & Danforth 1997). Idealmente, estas entidades filogenéticas (Wcislo 1997b) deben ser aquellas en que existen especies con diversidad de niveles sociales incluyendo especies no sociales (Schwarz et al. 2007) pues, mientras las investigaciones en especies altamente sociales son informativas respecto de la mantención del comportamiento social, el estudio de especies emparentadas cercanamente, que exhiben vida solitaria o semisocial, es necesario para comprender el origen de la organización altamente social (eusocial) (Soucy et al. 2003).

Dos grupos dentro del orden Hymenoptera ampliamente estudiados en cuanto a sus rasgos sociales, han sido la familia Formicidae (hormigas) y el grupo de abejas corbiculadas perteneciente a la subfamilia Apinae (Apidae). Estos grupos de himenópteros (hormigas y abejas corbiculadas) están integrados, excluyendo a pocas especies de Formicidae que pueden ser consideradas como cooperadoras en la crianza en lugar de eusociales (Crespi 1996) y a la tribu Euglossini dentro de las abejas corbiculadas, solo por especies eusociales (Wilson 1971, Crozier & Pamilo 1996). Tales grupos taxonómicos no contienen especies solitarias, ni especies representativas de estados sociales intermedios, como ocurre con especies de abejas de las familias Halictidae y Apidae (Danforth 2002, Danforth et al. 2003, Michener 2007, Schwarz et al. 2007) y de avispas de la familia Vespidae (Hunt 2012). Estos grupos taxonómicos (Vespidae, Halictidae y Apidae) han emergido como valiosos modelos para comprender la evolución de la sociabilidad en Hymenoptera, debido a la amplia variación de niveles sociales entre sus especies, desde la vida solitaria hasta agrupaciones eusociales (Wilson 1971, Lin & Michener 1972, Michener 1974, 1985).

La familia Vespidae está representada mayoritariamente por especies solitarias, por

algunas especies comunales y por especies que exhiben tres grados de eusociabilidad; facultativa, primitiva y avanzada (Hunt 2007). La mayoría de las hembras solitarias nidifican solas y no tienen contacto entre individuos conespecíficos, a excepción de los encuentros sexuales. Pocas especies son comunales y comparten sitios de nidificación en los cuales ocurren interacciones entre hembras fundadoras de nidos. En las especies eusociales facultativas, no existe una clara delimitación entre las hembras reproductoras y las no reproductoras, pues todas son morfológicamente similares y tienen la capacidad de reproducirse, aunque algunas no tienen progenie posiblemente porque mueren antes de hacerlo. Las especies primitivamente eusociales presentan reinas que se reproducen y obreras no reproductoras, ambas castas morfológicamente similares, aunque algunas obreras pueden reproducirse cuando reemplazan a la reina dentro de la colonia, o cuando nidifican en forma independiente. En las especies de eusociabilidad avanzada, existen castas de obreras y reinas, a menudo asociadas a diferencias morfológicas (Hunt 2012). Recientemente un modelo conceptual de evolución de la eusociabilidad ha sido ejemplificado para la familia Vespidae, el cual propone que el origen del comportamiento de cooperación en la crianza por parte de las hembras (cuidado alomaternal), no está basado en el parentesco entre estas y los individuos que reciben el beneficio de tal comportamiento. El origen del comportamiento alomaternal se explicaría por beneficios directos; las hembras que exhiben cuidado alomaternal obtendrían nutrientes suficientes para abandonar el grupo e iniciar su reproducción de manera independiente y las hembras madres recibirían el beneficio de cuidado de sus larvas. En este escenario, la transición desde la vida solitaria hacia la eusociabilidad facultativa corresponde al umbral de la eusociabilidad, en que el origen del cuidado alomaternal no habría evolucionado por adecuación biológica inclusiva. Sin embargo, la emergencia de castas discretas, reinas y obreras, que representa la transición desde la eusociabilidad primitiva hacia la eusociabilidad avanzada, constituye la superación de un umbral irreversible en el cual el parentesco habría cumplido un

papel fundamental, previo a emergencia de eusociabilidad avanzada (Hunt 2012).

Dentro de la familia Halictidae, la subfamilia Halictinae incluye especies representantes de un amplio rango social, desde aquellas que exhiben vida solitaria obligada hasta especies obligadamente sociales. Los niveles sociales intermedios varían desde especies comunales a semisociales y eusociales. Adicionalmente, hay ejemplos de polimorfismo social intraespecífico, en que el comportamiento solitario o social es expresado dentro o entre poblaciones, a menudo en respuesta a condiciones ambientales (Schwarz et al. 2007). Los estudios en este grupo han aportado evidencia a favor de transiciones evolutivas, tanto desde la vida solitaria hasta el comportamiento social, como desde la eusociabilidad hacia el comportamiento solitario. Respecto de esta última, estudios filogenéticos comparativos han mostrado que reversiones desde el nivel eusocial al solitario han ocurrido múltiples veces (Danforth et al. 2003). Además, se ha sugerido que el comportamiento comunal puede representar un paso intermedio en la reversión hacia el comportamiento solitario (Richards 2003, Richards et al. 2003). En cuanto a la evolución del comportamiento eusocial a partir de niveles no eusociales, se ha observado que las interacciones de dominancia y la división de las labores han emergido como resultado de asociaciones forzadas entre abejas solitarias o comunales (Jeanson et al. 2005).

En la familia Apidae la tribu Euglossini, con excepción de las especies parásitas, es el único linaje entre el grupo de abejas corbiculadas que presenta especies solitarias y con un comportamiento social no avanzado, variando desde la vida comunal hasta el nivel quíasisocial (Soucy et al. 2003, Cameron 2004, Otero et al. 2008). Aunque se ha planteado que no existe evidencia en cuanto a la ocurrencia de un nivel altamente eusocial en la tribu (Zimmermann et al. 2009), también se ha sugerido la existencia de nidificación eusocial, aun cuando se necesite mayor información sobre la organización social de muchas especies (Soucy et al. 2003), y se han observado indicios de niveles sociales más avanzados, como la sobreposición de generaciones y el cuidado cooperativo de la progenie (Augusto & Garófalo 2004, 2009). Dada la gran diversidad de niveles sociales en Euglossini, y considerando que el grupo

de abejas corbiculadas es el único dentro de Apidae que exhibe el nivel altamente eusocial, se ha propuesto a esta tribu como clave para el estudio de rasgos precursores de la eusociabilidad en su nivel más avanzado (Soucy et al. 2003). En este sentido, un aspecto interesante para los fines de esta revisión en cuanto a las condiciones que pudieron haber promovido la evolución de la eusociabilidad, ha sido la monoandria informada para tres especies de *Euglossa*, lo cual confirma la prevalencia de cópula única por parte de las hembras en las tribus de abejas corbiculadas, a excepción de *Apis mellifera*, y respalda la hipótesis de la monoandria como estado ancestral en este grupo (Zimmermann et al. 2009). Sin embargo, el hecho de que la esusociabilidad avanzada no haya sido documentada en Euglossini sugiere que diversos factores estarían involucrados en la evolución de la nidificación grupal y de la eusociabilidad, como disponibilidad de recursos para nidificación, presiones de enemigos naturales, fluctuaciones estacionales en la proporción de sexos, tiempos de desarrollo y restricciones fisiológicas (Soucy et al. 2003, Otero et al. 2008, Zimmermann et al. 2009).

En Apidae, la subfamilia Xylocopinae está constituida por las tribus Allodapini, Ceratinini, Xylocopini y Manueliini (Michener 2007) y ha sido hipotetizado como el grupo filogenéticamente basal dentro de esta familia (Michener 2007). Ha emergido como un importante modelo para el estudio de estados sociales tempranos y de la evolución de la sociabilidad (Michener 1990, Schwarz et al. 1997, 1998, 2007, Tierney et al. 2002) y de la nidificación (Flores-Prado et al. 2010), ya que contiene especies que presentan gran diversidad de niveles sociales, además de especies solitarias basales filogenéticamente (Michener 1969, 1974, 2007). Cabe destacar, sin embargo, que en Xylocopinae la sociabilidad es un rasgo complejo que presenta diferentes estados, por lo cual en algunas especies ha resultado difícil adscribirlas a un nivel social en particular (Michener 1974, 1985), bajo el esquema de organización social categorizado por Batra (1966), Michener (1969, 1974) y Wilson (1971). Por otra parte, en estas abejas se han llevado a cabo una gran cantidad de investigaciones respecto de su nidificación y comportamiento, desde aproximaciones ecológicas y/o evolutivas, que han entregado

valiosos antecedentes en cuanto a los rasgos precursores de sociabilidad en Apidae. Considerando lo complejo de la delimitación de los niveles sociales en Xylocopinae, la variación en sus patrones de nidificación, la diversidad de rasgos hipotetizados como precursores de sociabilidad, y las hipótesis filogenéticas en competencia, a continuación se presentará de manera más detallada la contribución del estudio de la subfamilia Xylocopinae para la comprensión de la evolución de la sociabilidad.

LAS SUBFAMILIA XYLOCOPINAE COMO MODELO PARA EL ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN DE LA SOCIABILIDAD EN HYMENOPTERA

Sociabilidad y nidificación en Xylocopinae

Se ha planteado, bajo el esquema de niveles de organización social (Batra 1966, Michener 1969, Wilson 1971, Michener 1974), que Allodapini exhibe sociabilidad en mayor grado que en Ceratinini (Sakagami & Maeta 1977, Sakagami & Maeta 1995), que la sociabilidad es más compleja en Ceratinini que en Xylocopini (Sakagami & Maeta 1995, Maeta et al. 1996) y más avanzada en Xylocopini que en Manueliini pues, de acuerdo con los antecedentes de la biología de nidificación obtenidos en Manueliini (Claude-Joseph 1926, Daly et al. 1987, Flores-Prado et al. 2008a), esta es la única tribu constituida solo por especies fundamentalmente solitarias.

Respecto de la biología de la nidificación, todas las especies de las tribus de Xylocopinae, excepto las del subgénero *Proxylocopa* (Xylocopini), nidifican en ramas, tallos o troncos secos (Gerling et al. 1989, Maeta et al. 1992, Steen & Schwarz 2000). En las tribus Manueliini, Xylocopini, Ceratinini existen especies cuyas hembras construyen nidos lineales, ramificados, o ambos, cuya unidad básica consiste en un túnel (nido lineal) o más de uno (nido ramificado), con celdas dispuestas en serie y separadas por tabiques hechos con partículas del sustrato de nidificación (Gerling et al. 1989, Michener 1990).

En Manueliini, las hembras de las diferentes especies construyen sus nidos siguiendo un patrón solitario (*M. postica*: Flores et al. 2008a, *M. gayi* y *M. gayatina*: L. Flores-Prado, datos no publicados) que consiste en la elaboración de una galería, aprovisionamiento

de alimento, postura de huevo, cierre de la celda mediante la construcción de un tabique, y repetición de tal secuencia. Adicionalmente, en las especies de *Manueliini* los inmaduros se desarrollan en sus celdas hasta alcanzar el estado adulto, aislados de los conoespecíficos (Flores-Prado et al. 2010). En la tribu *Xylocopini* no existen especies subsociales (en las que la hembra progenitora cuida a su progenie en desarrollo, de manera directa y continua). La mayoría de las especies son solitarias y algunas presentan vida comunal (con diferentes hembras nidificando en diferentes túneles de un nido ramificado) (Michener 1985). En unas pocas especies existe una incipiente división de la labor reproductiva (Gerling et al. 1989). La tribu *Ceratinini* contiene muchas especies solitarias (Sakagami & Maeta 1977, 1987, Maeta et al. 1997a), algunas de las cuales han sido propuestas como subsociales desde que se registró en ellas un cuidado directo de la progenie, debido a que la hembra progenitora destruye los tabiques que separan las celdas en un nido, remueve las fecas de las larvas, y reconstruye los tabiques (Sakagami & Maeta 1977, Maeta et al. 1997b). La ocurrencia del nivel comunal de organización en *Ceratinini* es imposible, debido a que los nidos son contruidos en tallos muy delgados que no tienen el espacio suficiente para la construcción de nidos ramificados (Michener 1985). Algunas especies exhiben un sistema rudimentario de castas, por lo cual se ha propuesto en ellas un nivel de organización eusocial incipiente (Okazaki 1987, Sakagami & Maeta 1995). Todas las especies de *Allodapini* pueden exhibir un estado subsocial dentro de su ciclo de vida (Michener 1974). Algunas especies muestran diversos grados de sociabilidad, con variabilidad inter e intraespecífica, hasta el desarrollo de castas funcionales (Schwarz et al. 2007). Algunas especies son altamente eusociales pues presentan castas diferenciadas tanto funcional como morfológicamente (Houston 1977, Schwarz et al. 2005).

Sociabilidad y reconocimiento intraespecífico en Xylocopinae

En *Xylocopinae* son pocos los estudios que sugieren o demuestran la capacidad de reconocimiento entre hembras conoespecíficas. El reconocimiento de compañeras de nido ha

sido demostrado en una especie de *Xylocopini* con nivel básico de sociabilidad, la cual presenta un sistema incipiente de castas funcionales (Hogendoorn 1996) y, recientemente, en una especie social facultativa (Peso & Richards 2010). En algunas especies de *Allodapini* ha sido demostrado el reconocimiento de parentesco entre hembras que fundan un nuevo nido (Schwarz et al. 1998). En especies eusociales de la subfamilia *Apinae* (*Apidae*), el reconocimiento entre compañeras de nido, y entre parientes, ha sido ampliamente demostrado (Arnold et al. 1996, Breed 1998, Inoue et al. 1999, Buchwald & Breed 2005, Harano & Sasaki 2006), así como el papel de los compuestos cuticulares como señales de reconocimiento (Breed & Stiller 1992, Singer 1998, Fröhlich et al. 2001, Buchwald & Breed 2005, Dani et al. 2005). Sin embargo, el mecanismo que subyace al reconocimiento no ha sido tan ampliamente estudiado. La igualación de fenotipos por referencia de parientes ha sido demostrada (Buckle & Greenberg 1981) al igual que por autorreferencia (Getz & Smith 1983, 1986), aunque dicha demostración ha sido cuestionada debido la dificultad de eliminar el aprendizaje pre-imaginal (Alexander 1991) y social (Hauber & Sherman 2000) de las hembras adultas de *Apis mellifera* sometidas a los experimentos, puesto que los adultos en esta especie necesariamente deben estar en contacto con obreras cuando son alimentadas siendo larvas (Michener 1974).

En cuanto a *Manueliini*, recientemente se ha demostrado en *M. postica* la existencia de reconocimiento entre compañeras de nido, fenómeno mediado por compuestos químicos entre los que destacan los hidrocarburos cuticulares (Flores-Prado et al. 2008b). Dicho fenómeno estaría basado en la capacidad de reconocimiento por parentesco (Flores-Prado & Niemeyer 2010), y representa un muy interesante hallazgo ya que, por primera vez, se demuestra la existencia de estos tipos de reconocimientos (de compañeras de nido y de parentesco) en un himenóptero no social. Considerando la posición basal de *Manueliini* en la filogenia de *Xylocopinae* (Flores-Prado et al. 2010), subfamilia a su vez basal en *Apidae* (Michener 2007), la tribu *Manueliini* resulta un taxón clave para la comprensión de la evolución de la sociabilidad, así como de sus rasgos precursores, en la familia *Apidae*.

Rasgos precursores de la sociabilidad en Xylocopinae

Algunas especies solitarias de la subfamilia Xylocopinae presentan rasgos inusuales para especies solitarias de abejas, los cuales han sido propuestos como prerrequisitos para la evolución de la vida social (Michener 1969, 1974). Aunque tales rasgos son probablemente precursores de la vida social, ninguno de ellos por sí mismo garantiza el origen de la sociabilidad (Sakagami & Maeta 1977, Michener 1990). A continuación se describen cada uno de estos rasgos conductuales y se comparan entre las especies de Xylocopinae.

Tolerancia mutua entre las hembras

Habitualmente en abejas, el grado de tolerancia entre hembras, necesario en la vida grupal (Michener 1969, 1974), aumenta con el nivel de sociabilidad de las especies (Batra 1968). En especies solitarias o con un nivel básico de sociabilidad, se ha registrado con baja frecuencia cohabitación de dos hembras dentro del nido, y en ocasiones más de dos, durante el período de fundación del nido, lo cual es una evidencia de tolerancia entre las hembras. La cohabitación puede representar un evento temporal o un estado permanente (Sakagami & Maeta 1977), dependiendo de restricciones ecológicas, como por ejemplo, la disponibilidad de recursos para nidificación y/o alimentación, y el grado de parentesco entre las hembras (Hoogendoorn & Leys 1993, Dunn & Richards 2002, Schwarz et al. 2007). La cohabitación durante el período de construcción del nido ha sido informada en las tribus Manuelliini (Flores-Prado et al. 2008a), Xylocopini (Gerling & Hermann 1978, Hogendoorn & Leys 1993, Hogendoorn & Velthuis 1999), Ceratinini (Sakagami & Maeta 1977, Katayama & Maeta 1979) y Allodapini (Schwarz et al. 1998).

Contacto físico entre la hembra y su progenie en desarrollo

En Manuelliini, ni la omisión o remoción de tabiques que separan las celdas, construidos por la madre durante el período de desarrollo de los inmaduros, ni la presencia de dos individuos inmaduros dentro de la misma celda, ha sido observado (Claude Joseph 1926, Daly

et al. 1987, Flores-Prado et al. 2008a). Por lo tanto, no existe contacto ni entre la madre y su progenie en desarrollo, ni entre la progenie. La mayoría de las especies estudiadas de Xylocopini exhiben celdas selladas durante el período en que los inmaduros se desarrollan (Dover 1924, Rau 1943, Hurd 1955, 1958, Hurd & Moure 1960, Balduf 1962, Sakagami & Laroca, 1971, Gerling & Hermann 1978, Camillo & Garófalo 1982, Gerling et al. 1983, Maeta et al. 1985, Camillo et al. 1986, Thoenes & Buchmann 1994, Maeta et al. 1996, Steen & Schwarz, 2000, Ramalho et al. 2004, Gimenes et al. 2006). En estas especies, tampoco ocurre contacto entre la madre y los individuos en desarrollo. Sin embargo, tabiques incompletos (con un gran orificio en el centro) y omisión ocasional de los tabiques, han sido informados en algunas especies (Sakagami & Laroca 1971, Silveira 2002). Por el contrario, la remoción de tabiques (Sakagami & Laroca 1971, Sakagami & Maeta 1977, 1987, Maeta & Katayama 1978, Katayama & Maeta 1979, Maeta et al. 1997b), y la omisión de los mismos (Shiokawa 1966, Sakagami & Laroca 1971, Sakagami & Maeta 1977, Maeta et al. 1997b, González et al. 2004) constituyen dos conductas comunes en diversas especies de Ceratinini; también han sido identificados tabiques incompletos (González et al. 2004). Por lo tanto, el contacto de la madre con la progenie en desarrollo es bastante común en Ceratinini, pero es menos frecuente en Allodapini (Sakagami & Laroca 1971), tribu cuyas especies son las únicas en construir nidos sin celdas. Los individuos en desarrollo están frecuentemente en contacto con la madre, dado que las larvas son alimentadas progresivamente por la madre en la mayoría de las especies (ver revisión en Michener 1974, Schwarz et al. 2007). El aprovisionamiento progresivo ha sido propuesto como un comportamiento que provee una oportunidad para el desarrollo de interacciones sociales complejas, entre la madre y su descendencia, y además ha sido considerado como una importante preadaptación en la evolución de la vida social (Bourke 2011).

Comportamiento de defensa del nido

El comportamiento de guardia característico de las especies de Xylocopinae, en que el metasoma de la hembra bloquea la entrada

del nido en cuyo interior se desarrollan los individuos inmaduros, ha sido registrado en especies de las tribus Manuelliini (Flores-Prado et al. 2008a), Xylocopini (Ramalho et al. 2004), Ceratinini (Sakagami & Maeta 1977, Michener 1985, Maeta et al. 1992) y Allodapini (Mason 1988, Maeta et al. 1992, Hogendoorn & Schwarz 1998, Steen & Schwarz 1998). Este comportamiento de guardia puede representar la retención de un sistema primitivo de defensa en Xylocopinae, el cual es de gran efectividad debido a la existencia de un solo orificio de acceso en la mayoría de los nidos y a la dimensión de tal orificio que permite su bloqueo completo (Flores-Prado et al. 2008a). Este comportamiento podría disminuir el efecto de “enemigos naturales” sobre la adecuación biológica de las abejas, por ejemplo al impedir la ovoposición de parasitoides en el orificio de entrada de los nidos, los cuales deben efectuar la postura de huevos atravesando las paredes del sustrato vegetal donde nidifican las abejas (Flores-Prado & Niemeyer 2012).

Extenso período de vida en las hembras

La sobreposición de generaciones de hembras adultas puede ocurrir si la madre está presente en el nido cuando la progenie alcanza su estado adulto, lo cual permitiría el contacto entre la madre y su descendencia. Esta característica ha sido registrada en especies de las tribus Xylocopini, Ceratinini y Allodapini (Hogendoorn & Velthuis, 1999, Schwarz et al. 2003) y solo ha sido sugerida para especies de la tribu Manuelliini (Daly et al. 1987).

Agrupaciones hibernantes

Estas agrupaciones, llamadas también agrupaciones prerreproductivas, consisten en un conjunto de adultos recién emergidos dentro del nido, que han destruido los tabiques que separan las celdas (Michener 1985). Las agrupaciones hibernantes, ya sea temporales o permanentes, han sido observadas en las tribus Manuelliini (Daly et al. 1987, Flores-Prado et al. 2008a), Xylocopini (Michener 1990, Martin 1991), Ceratinini (Michener 1985) y Allodapini (Michener 1985, Tierney et al. 2002). En *M. gayi*, cada adulto permanece dentro de sus celdas durante el invierno sin destruir los tabiques que separan las celdas, lo cual ha

sido propuesto como un rasgo ancestral en Xylocopinae (Daly et al. 1987) y que concuerda con la posición basal de *M. gayi* en la filogenia reconstruida recientemente para Xylocopinae (Flores-Prado et al. 2010).

Los prerequisites o rasgos precursores de la vida eusocial no son suficientes para explicar la baja frecuencia del nivel eusocial en la subfamilia Xylocopinae, por lo cual parece probable que tales condiciones son muy restrictivas, de lo contrario las transiciones hacia la eusociabilidad serían más comunes. Además, variados factores limitarían la evolución de la eusociabilidad en Xylocopinae, como el clima, la disponibilidad de recursos y rasgos de historia de vida. En cuanto al clima, se han documentado reversiones desde nidificación social a solitaria en especies que habitan regiones con climas más templados, lo cual coincide con transiciones desde el multivoltinismo (más de una generación al año) al univoltinismo (una generación al año) (Rehan et al. 2012). En este mismo sentido, se ha hipotetizado que el clima puede haber constituido un factor crítico en la evolución de la eusociabilidad en la familia Halictidae, puesto que se ha observado que especies sociales habitan regiones cálidas al contrario de especies solitarias, cercanamente emparentadas, que viven en regiones templadas (Wcislo 1997c). Adicionalmente, existiría una correlación entre un cambio climático con aumento de temperatura y los orígenes independientes de eusociabilidad en linajes de esta familia (Bradly et al. 2006). Por otra parte, la disponibilidad de sustratos de nidificación también podría ser una condición asociada a la emergencia de sociabilidad, pues se ha observado reversiones a la nidificación solitaria en especies que no reutilizan el mismo nido (Rehan & Richards 2010). Finalmente, rasgos de historia de vida como dispersión de individuos desde sus nidos parentales y ciclos de colonias univoltinas, limitan la sobreposición de generaciones y el cuidado cooperativo de la progenie (Rehan et al. 2012).

EL ESTUDIO DE MANUELIINI Y SU APOORTE A LA COMPRENSIÓN DE LA EVOLUCIÓN DE LA SOCIABILIDAD

La tribu Manuelliini, considerada un taxon relict (Michener 1979, Daly et al. 1987), está

representada solo por el género *Manuelia* y las especies *M. postica*, *M. gayi* y *M. gayatina*, las cuales se distribuyen fundamentalmente en Chile (Daly et al. 1987, Michener 2007) y no presenta especies eusociales cercanamente emparentadas. Considerando las hipótesis filogenéticas vigentes, Megachilidae es la familia hermana de Apidae y dentro de esta última, Xylocopinae es la subfamilia basal (Michener 2007). En Megachilidae no hay especies eusociales y dentro de Xylocopinae solo se han informado dos orígenes del eusociabilid en la tribu Allodapini (ver sección de “orígenes y reversiones de eusociabilid en Hymenoptera”), linaje distante filogenéticamente de Manueliini. Aunque las especies de *Manuelia* son fundamentalmente solitarias, en ellas se han descrito rasgos hipotetizados como precursores de sociabilidad (Michener 1985, Daly et al. 1987, Flores-Prado et al. 2008a), como fue señalado previamente, y en *M. postica* recientemente se han descubierto rasgos característicos de especies eusociales, relativos a la capacidad de reconocimiento intraespecífico entre las hembras (Flores-Prado et al. 2008b, Flores-Prado & Niemeyer 2010).

Reconocimiento entre hembras conespecíficas en Manueliini

Observaciones de campo, fundamentalmente efectuadas en el orificio de entrada al nido y en el interior de los mismos, permitieron hipotetizar que las hembras de *M. postica* poseen la capacidad de reconocimiento y discriminación, debido al registro tanto de conductas tolerantes, como de conductas intolerantes entre hembras (Flores-Prado et al. 2008a). Esta hipótesis fue puesta a prueba con experimentos en el campo cuyos resultados demostraron que las hembras son más tolerantes hacia compañeras de nido que hacia no compañeras de nido, efecto que no estuvo asociado con su tamaño corporal, variable que influye en el resultado de las interacciones agonísticas en otras hembras de himenópteros (Flores-Prado et al. 2008b). Este patrón de discriminación conductual, característico de las especies eusociales, fue estudiado posteriormente en el laboratorio, bajo la hipótesis de que compuestos cuticulares estarían involucrados

en dicho fenómeno, tal como se ha demostrado en especies en que existe discriminación conductual (Howard & Blomquist 2005). Para tal efecto se diseñaron y ejecutaron bioensayos que demostraron inequívocamente la discriminación conductual basada en compuestos cuticulares. Del análisis de estos, mediante cromatografía de gases acoplada a espectrometría de masas, se lograron identificar principalmente hidrocarburos, muchos de los cuales están presentes en especies de himenópteros eusociales (Flores-Prado et al. 2008b). Posteriormente, se efectuó una investigación cuyo objetivo principal fue determinar si el reconocimiento demostrado en *M. postica* está basado en señales ambientales, o es reflejo de la capacidad de reconocimiento de parentesco. Para ello, se efectuaron intercambios de larvas entre diferentes nidos en el campo, de modo que dentro de cada nido se desarrolló un individuo adoptivo (larva manipulada) y varios individuos parientes (larvas residentes en el nido). En bioensayos conductuales en el laboratorio se registró el comportamiento de pares de hembras provenientes de tales nidos, las cuales fueron extraídas desde las celdas en las que se desarrollaron en aislamiento, encontrándose una mayor frecuencia de conductas intolerantes entre hembras no parientes compañeras de nido, que entre hembras parientes no compañeras de nido. Estos resultados demostraron que las hembras de *M. postica* tienen la capacidad de reconocer parientes (Flores-Prado & Niemeyer 2010), puesto que la tolerancia es mayor (y la intolerancia menor) entre hembras cercanamente emparentadas que se desarrollaron en diferentes ambientes (nidos) en comparación con una menor tolerancia (y mayor intolerancia) entre hembras lejanamente emparentadas que se desarrollaron en un mismo ambiente (nido). Dado que los individuos permanecen aislados de cualquier conespecífico durante todo su desarrollo hasta alcanzar el estado adulto, este experimento aportó evidencia para sugerir fuertemente el fenómeno de igualación de fenotipos basado en autorreferencia, como mecanismo que posibilita el reconocimiento en esta especie (Flores-Prado & Niemeyer 2010). Esto no contradice un posible efecto de señales provenientes del material vegetal del nido, que podrían reforzar las señales que

posibilitan el reconocimiento entre hembras compañeras de nido. Hasta ahora, el mecanismo de igualación de fenotipos ha sido demostrado en otras especies de himenópteros eusociales, aunque basado en referencia de parientes, lo cual se ajustaría más al modo de vida de tales especies, en que los individuos inmaduros necesariamente tienen contacto frecuente con los parientes que los alimentan progresivamente. En cambio, el mecanismo de igualación de fenotipos por autorreferencia se ajustaría al modo de vida de especies solitarias de Xylocopinae, tales como *M. postica*, en que los individuos inmaduros permanecen aislados en sus celdas de crianza, sin contacto con parientes, hasta después de la emergencia de los adultos. Por último, en una muy reciente investigación (L. Flores-Prado, datos no publicados), se registró el comportamiento tolerante e intolerante manifestado en arenas experimentales por pares de hembras de *M. postica* que fueron colectados desde el mismo nido, y desde diferentes nidos localizados a distintas distancias entre sí, determinándose el parentesco por medio de marcadores microsatelitales específicos altamente polimórficos, entre los pares de hembras sometidas a interacciones conductuales. Los resultados evidenciaron una correlación positiva altamente significativa de la frecuencia y duración de las conductas tolerantes con el grado de parentesco de las hembras sometidas a interacciones conductuales, lo cual corrobora la capacidad de reconocimiento y discriminación conductual, asociada al parentesco, demostrada previamente en esta especie (Flores-Prado & Niemeyer 2010).

Posición filogenética de Manuelliini

En cuanto a las relaciones de parentesco evolutivo, la tribu Manuelliini ha sido hipotetizada como el grupo hermano de las otras tribus en Xylocopinae (Sakagami & Michener 1987), aunque dos reconstrucciones filogenéticas posteriores, efectuadas sobre la base de caracteres morfológicos y análisis de parsimonia, han cambiado la posición de *Manuelia* por *Xylocopa* (tribu Xylocopini) (Roig-Alsina & Michener 1993, Engel 2001). Debido a que la posición filogenética de las tribus Xylocopini y Manuelliini ha permanecido en conflicto, y considerando la importancia de

Manuelliini en la comprensión de la evolución de la sociabilidad en Apidae, se efectuó una reconstrucción filogenética de la subfamilia Xylocopinae, que incluyó por primera vez a las cuatro tribus de esta subfamilia, así como también a las tres especies de *Manuelia*: *M. gayi*, *M. gayatina* y *M. postica*. Estos análisis, utilizando caracteres moleculares (dos genes mitocondriales y uno nuclear) y aplicando métodos de Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana, arrojaron una topología en cuya base se sitúa Manuelliini, ratificando la hipótesis filogenética propuesta por Sakagami & Michener (1987), elaborada sobre la base de caracteres morfológicos. Los altos valores de soporte filogenético del clado Manuelliini permitieron proponerlo efectivamente como el grupo hermano de los demás Xylocopinae, dado que se situó en la posición más basal de esta subfamilia (Flores-Prado et al. 2010). Contrariamente a esta hipótesis, un reciente análisis filogenético utilizando métodos de Inferencia Bayesiana y de Máxima Parsimonia, sobre la base de cuatro secuencias nucleotídicas, dos mitocondriales y dos nucleares, reconstruyó una filogenia en cuya posición basal situó a Xylocopini en lugar de Manuelliini (Rehan et al. 2012). Teniendo en consideración que las tres especies de Manuelliini son fundamentalmente solitarias, pero varias de las especies estudiadas de Xylocopini son sociales (Vicidomini 1996), los resultados contrapuestos en la posición filogenética de Manuelliini y Xylocopini tienen alcances importantes en la interpretación de la evolución de rasgos sociales en Xylocopinae.

Implicancias evolutivas de la posición filogenética de Manuelliini

Aunque la tribu Manuelliini contiene especies que poseen rasgos conductuales típicos de especies solitarias de abejas (Michener 1969, 1974), tales como (i) el patrón de construcción de celdas y la estrategia de aprovisionamiento de alimento dentro de estas (Michener 1985, Daly et al. 1987, Flores-Prado et al. 2008a), (ii) la ausencia de contacto entre los individuos inmaduros (Flores-Prado et al. 2008a), y (iii) la ausencia de contacto entre estos y su madre (Flores-Prado et al. 2008a), también exhibe rasgos conductuales inusuales para especies solitarias de abejas, hipotetizados

como prerrequisitos en la evolución de la sociabilidad, tales como (i) la presencia de dos o más hembras cohabitando un nido, aunque en baja frecuencia, durante el período de construcción del nido, lo que permite inferir tolerancia mutua entre dichas hembras, (ii) la conducta de defensa en la entrada del nido, realizada por una hembra durante el período de desarrollo de la progenie, y (iii) la existencia de agrupaciones hibernantes (Daly et al. 1987, Flores-Prado et al. 2008a). De acuerdo con lo anterior, y considerando a *Manueliini* como el grupo hermano de los demás *Xylocopinae*, se ha propuesto que los rasgos precursores de sociabilidad presentes en especies de *Xylocopinae* tienen un origen previo al de las tribus *Xylocopini*, *Ceratinini* y *Allodapini* (Flores-Prado et al. 2010). Además, la topología reconstruida (Sakagami & Michener 1987, Flores-Prado et al. 2010) concuerda con la idea general de sociabilidad más avanzada en *Allodapini* que en *Ceratinini*, en *Ceratinini* que en *Xylocopini* (Sakagami & Maeta 1977, 1995, Maeta et al. 1996) y en *Xylocopini* que en *Manueliini*. Adicionalmente, dicha topología también concuerda, en las tribus de *Xylocopinae*, con una progresión en las omisiones y remociones de los tabiques que separan las celdas donde se desarrollan los inmaduros (Flores-Prado et al. 2010), desde nidos completamente tabicados (*Manueliini*), prosiguiendo con nidos en que las ausencias de tabiques son más frecuentes (*Xylocopini* y *Ceratinini*), hasta nidos con una completa ausencia de tabiques (*Allodapini*). Al respecto, la destrucción de los tabiques que separan las celdas en un nido ha sido considerada como una preadaptación al abandono total de las celdas (Michener 1974, Maeta et al. 1997b), como ocurre en todas las especies de *Allodapini* (Schwarz et al. 2007). Adicionalmente, la evolución de la sociabilidad en *Allodapini* ha sido relacionada con la transición de una estrategia de aprovisionamiento del alimento dentro de las celdas, sin contacto entre la hembra progenitora y su descendencia (como ocurre en las tres especies de *Manueliini*, en la mayoría de las especies de *Xylocopini*, y en algunas especies de *Ceratinini*), a una estrategia de alimentación progresiva de las larvas, por parte de la hembra progenitora, en un nido sin celdas, rasgo característico de casi la totalidad de especies de *Allodapini* estudiadas

(Michener 1985, 1990). La posición basal de *Manueliini* en *Xylocopinae* implica que la nidificación solitaria habría sido ancestral para la subfamilia, en cambio, si *Xylocopini* ocupa dicha posición la nidificación social habría sido ancestral. En efecto, la reconstrucción de estados ancestrales efectuada por medio de Máxima Verosimilitud, y considerando a *Xylocopini* como el linaje hermano de los demás *Xylocopinae*, indica una alta probabilidad de vida social como el estado ancestral para la subfamilia, aun cuando esta forma ancestral de sociabilidad no involucra la presencia de castas, ni grandes tamaños de las agrupaciones. Además, estos análisis sugieren dos orígenes más recientes del nivel eusocial con castas, en dos linajes pertenecientes a la tribu *Allodapini* (Rehan et al. 2012). Esta situación tiene importantes implicancias en cuanto a las transiciones en la evolución de la sociabilidad y de la nidificación en la subfamilia, puesto que bajo el escenario de *Xylocopini* como la tribu más basal, *Manueliini* representaría un linaje en el cual habría ocurrido una pérdida de complejidad social, la cual debería haber aumentado en el origen de las tribus *Ceratinini* y *Allodapini*. Además, la nidificación con ausencia ocasional de tabiques (como en *Xylocopini*) debería haber evolucionado a una arquitectura de nidos con total presencia de tabiques (como en *Manueliini*), para luego aumentar progresivamente la omisión de tabiques (como en *Ceratinini*) hasta una total ausencia de celdas (como en *Allodapini*). Sin embargo, ambas interpretaciones no son discutidas en Rehan et al. (2012) y lo más cercano que se plantea en relación con este punto es que en *Xylocopinae* habrían ocurrido al menos cuatro pérdidas de sociabilidad, o reversiones de un nivel social a vida solitaria.

CONSIDERACIONES FINALES: LAS ABEJAS SOLITARIAS Y EL ESTUDIO DE EVOLUCIÓN DE LA SOCIABILIDAD

La comprensión de los orígenes de la eusociabilidad, en los diferentes linajes, permanece incompleta debido a la falta de conocimiento en las especies solitarias, cuyo comportamiento representa más probablemente el estado ancestral del cual la eusociabilidad evolucionó (Richards & Packer 2010). Las especies solitarias pueden exhibir

interacciones sociales que los especialistas en sociobiología de insectos usualmente no las categorizan como sociales, tales como interacciones entre individuos que forrajea sobre flores e interacciones entre individuos residentes de diferentes nidos construidos en agregaciones de alta densidad. Adicionalmente, en especies solitarias ocurre nidificación con más de una hembra fundadora, aunque en baja frecuencia (Flores-Prado et al. 2008a, Rehan et al. 2009) y existe evidencia de emergencia de comportamiento eusocial (conductas de dominancia y de división de labores), en hembras que fueron forzadas a nidificar en asociación (Sakagami & Maeta 1977, Jeanson et al. 2005).

Considerando los recientes descubrimientos obtenidos en las especies de *Manuelia*, así como una posición filogenética basal (o sub-basal), tanto la capacidad de reconocimiento de hembras compañeras de nido, como el fenómeno de reconocimiento de parentesco, corresponderían a la retención de un estado ancestral en las especies eusociales y filogenéticamente apicales de la familia Apidae. Dado que la tribu Manueliini no presenta especies eusociales filogenéticamente cercanas (ni en Xylcopini, tribu filogenéticamente más cercana, ni tampoco en Megachilidae, familia hermana de Apidae [Michener 2007]), su comportamiento fundamentalmente solitario no corresponde a una reversión evolutiva a partir de un estado ancestral eusocial, como ha sido planteado para especies solitarias de Halictidae (Hymenoptera, Apoidea) (Wcislo 1997a, Wcislo & Danforth 1997, Danforth 2002, Danforth et al. 2003, Jeanson et al. 2005), y como ha sido sugerido recientemente (Rehan et al. 2012). Tampoco algunos rasgos hipotetizados como prerrequisitos para la emergencia de sociabilidad, ni la capacidad de reconocimiento de hembras compañeras de nido y de hembras parientes, representaría en Manueliini la retención de un estado ancestral originado en especies eusociales cercanas filogenéticamente y más antiguas. Las especies cuya vida solitaria corresponde a una reversión evolutiva a partir del nivel eusocial, pueden haber perdido la presencia de grupos asociados a funciones diferentes, o castas, pero pueden haber retenido la capacidad de reconocimiento de compañeras de nido (Richards & Packer 2010). Las especies solitarias, tanto aquellas

ancestralmente sociales como ancestralmente solitarias, pueden tener considerables alcances asociados con conductas sociales intraespecíficas, aun si nunca, o rara vez, sus nidos presentan más de una hembra fundadora (Richards & Packer 2010).

El patrón de discriminación conductual exhibido por las hembras de *M. postica* (Flores-Prado et al. 2008b) obliga a reconsiderar la hipótesis de modificación de un patrón de comportamiento agresivo sin discriminación, característico de la vida solitaria, a un patrón de comportamiento agresivo diferencial, característico de la eusociabilidad, necesario en la evolución del comportamiento social. Es probable que si se manipulan experimentalmente otras especies solitarias de la familia Apidae, se descubra que la capacidad de reconocer y discriminar sobre la base de la procedencia de las hembras (compañeras de nido y no compañeras de nido) no es un fenómeno distintivo de las especies eusociales. De ser así, en la evolución del comportamiento eusocial a partir del comportamiento solitario, no fue necesaria la modificación del patrón no discriminativo de agresividad, al menos en la familia Apidae. Adicionalmente, *M. postica* presenta la capacidad de reconocimiento de parentesco, descubrimiento interesante debido a que tal capacidad representa una condición necesaria en la evolución de la eusociabilidad, de acuerdo con la teoría de selección por parentesco (Hamilton 1964a, 1964b). Es esperable que otras especies no sociales de abejas, en aquellos clados donde han evolucionado linajes eusociales, posean la capacidad de reconocimiento de compañeras de nido y/o de parentesco, tal como ha sido recientemente demostrado en poblaciones solitarias de una especie de *Xylocopa* (Peso & Richards 2010), lo cual aportaría nueva evidencia para respaldar la hipótesis que el reconocimiento de compañeras de nido precedió la evolución de la sociabilidad en la familia Apidae (Flores-Prado et al. 2008). El fenómeno de reconocimiento de hembras compañeras de nido y/o de hembras con diferentes grados de parentesco, y el mecanismo de igualación de fenotipos (por autorreferencia) que probablemente poseen las especies no sociales, podrían ser explorados en especies pertenecientes a otros grupos taxonómicos en Hymenoptera, cuya filogenia

sea robusta, donde exista diversidad social en sus linajes y, probablemente, aumentaría así la evidencia para considerarlos como precursores, o rasgos ancestrales, en la evolución de la sociabilidad. Finalmente, la evolución del comportamiento social puede ser mejor entendida a través de la reconstrucción de la historia evolutiva de las especies, junto con un conocimiento más completo de los niveles de sociabilidad y del contexto ambiental en que estos se desarrollan (Cameron & Mardulyn 2001). En este sentido, el estudio de la tribu Manuliini efectivamente contribuye a la comprensión de la evolución de la sociabilidad en Hymenoptera, toda vez que (a) las relaciones filogenéticas entre sus especies están resueltas y existen hipótesis bien soportadas respecto de su relación con las otras tribus, (b) la biología de nidificación y los niveles de sociabilidad son bien conocidos, (c) aunque está formada por especies fundamentalmente solitarias, estas poseen rasgos precursores de sociabilidad, y (d) la capacidad de reconocimiento de parentesco exhibida por al menos una de sus especies, condición necesaria para que opere selección por parentesco, la convierte en un modelo interesante para estudiar factores ecológicos o de historia de vida que pudieran estar restringiendo la evolución de vida eusocial.

AGRADECIMIENTOS: Esta revisión ha sido posible gracias al Proyecto de Inserción de Capital Humano Avanzado en la Academia 79100013, CONICYT. El autor agradece al Dr. Luis Ebensperger P. y a tres evaluadores anónimos, quienes con sus sugerencias contribuyeron a incrementar la calidad de esta revisión.

LITERATURA CITADA

- ABBOT P, J ABE, J ALCOCK, S ALIZON, JAC ALPEDRINHA et al. (2011) Inclusive fitness theory and eusociality. *Nature* 471: E1-E4.
- ALEXANDER RD (1991) Social learning and kin recognition. *Ethology and Sociobiology* 12: 387-399.
- AMDAM GV, K NORBERG, MK FONDRK & RE PAGE (2004) Reproductive ground plan may mediate colony-level selection effects on individual foraging behavior in honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 11350-11355.
- ANDERSON C, NR FRANKS & DW MCSHEA (2001) The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies. *Animal Behaviour* 62: 643-651.
- ARNOLD G, B QUENET, JM COURNET, C MASSON, B DE SCHEPPER, A ESTOUP & P GASQUI (1996) Kin recognition in honeybees. *Nature* 379: 498.
- AUGUSTO SC & CA GARÓFALO (2004) Nesting biology and social structure of *Euglossa* (*Euglossa*) *townsendi* Cockerell (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Insectes Sociaux* 51: 400-409.
- AUGUSTO SC & CA GARÓFALO (2009) Bionomics and sociological aspects of *Euglossa fimbriata* (Apidae, Euglossini). *Genetics and Molecular Research* 8: 525-538.
- BALDUF WV (1962) Life of the carpenter bee, *Xylocopa virginica* (Linn.) (Xylocopidae, Hymenoptera). *Annals of the Entomological Society of America* 55: 263-271.
- BARNARD CJ & P ALDHOUS (1991) Kinship, kin discrimination and mate choice. In: Hepper PG (ed) *Kin recognition*: 125-146. Cambridge University Press, Cambridge.
- BATRA SW (1966) Nest and social behavior of halictine bees of India. *Indian Journal of Entomology* 28: 375-93.
- BATRA SW (1968) Behavior of some social and solitary halictine bees within their nests; a comparative study. *Journal of the Kansas Entomological Society* 41: 120-33.
- BEEKMAN M, T WOSSLER, S MARTIN & F RATNIEKS (2002) Parasitic Cape honey bee workers (*Apis mellifera capensis*) are not given differential treatment by African guards (*A. m. scutellata*). *Insectes Sociaux* 49: 216-220.
- BESHES SN & JH FEWELL (2001) Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology* 46: 413-430.
- BOOMSMA JJ (2007) Kin selection versus sexual selection: Why the ends do not meet. *Current Biology* 17: 673-683.
- BOOMSMA JJ, M BEEKMAN, CK CORNWALLIS, AS GRIFFIN, L HOLMAN et al. (2011) Only full-sibling families evolved eusociality. *Nature* 471: E4-E5.
- BOULAY R & A LENOIR (2001) Social isolation of mature workers affects nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. *Behavioural Processes* 55: 67-73.
- BOURKE AFG (1999) Colony size, social complexity and reproductive conflict in social insect. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 245-257.
- BOURKE AFG (2011) The validity and value of inclusive fitness theory. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 3313-3320.
- BRADY SG, SD SIPES, A PEARSON & BN DANFORTH (2006) Recent and simultaneous origins of eusociality in halictine bees. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 1643-50.
- BREED MD (1998) Recognition pheromones of the honey bee. The chemistry of nestmate recognition. *BioScience* 48: 463-470.
- BREED MD & TM STILLER (1992) Honey bee, *Apis mellifera*, nestmate discrimination: Hydrocarbon effects and the evolutionary implications of comb choice. *Animal Behaviour* 43: 875-883.
- BREED MD, JH FEWELL & KR WILLIAMS (1988) Comb wax mediates the acquisition of nestmate recognition cues in honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 85: 8766-8769.
- BUCHWALD R & MD BREED (2005) Nestmate recognition cues in a stingless bee, *Trigona fulviventris*. *Animal Behaviour* 70: 1331-1337.
- BUCKLE GR & L GREENBERG (1981) Nestmate recognition in sweat bees (*Lasioglossum zephyrum*): Does an individual recognize its own

- odours or only odours of its nestmates? *Animal Behaviour* 29: 802-809.
- CAMERON SA (2004) Phylogeny and biology of Neotropical orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Entomology* 49: 377-404.
- CAMERON SA & P MARDULYN (2001) Multiple molecular data sets suggest independent origins of highly eusocial behavior in bees (Hymenoptera: Apinae). *Systematic Biology* 50: 194-214.
- CAMILLO E & CA GARÓFALO (1982) On the bionomics of *Xylocopa frontalis* (Olivier) and *Xylocopa grisescens* (Lepeletier) in Southern Brasil. I - nest construction and biological cycle. *Revista Brasileira de Biologia* 42: 571-582.
- CAMILLO E, CA GARÓFALO & G MUCILO (1986) On the bionomics of *Xylocopa suspecta* (Moure) in Southern Brasil: Nest construction and biological cycle. *Revista Brasileira de Biologia* 46: 383-393.
- CARDINAL S & L PACKER (2007) Phylogenetic analysis of the corbiculate apinae based on morphology of the sting apparatus (Hymenoptera: Apidae). *Cladistics* 23: 99-118.
- CARDINAL S, J STRAKA & BN DANFORTH (2010) Comprehensive phylogeny of apid bees reveals the evolutionary origins and antiquity of cleptoparasitism. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107: 16207-16211.
- CARDINAL S & BN DANFORTH (2011) The antiquity and evolutionary history of social behavior in bees. *PLoS ONE* 6: e21086.
- CARPENTER JM (1989) Testing scenarios: Wasp social behaviour. *Cladistics* 5: 131-144.
- CHAVARRÍA G & JM CARPENTER (1994) Total evidence and the evolution of highly social bees. *Cladistics* 10: 229-258.
- CLAUDE-JOSEPH F (1926) Recherches biologiques sur les Hyménoptères du Chili (Mellifères). *Annales Des Sciences Naturelles* 9: 113-268.
- COSTA JT & TD FITZGERALD (2005) Social terminology revisited. We are we tenyears later? *Annales Zoologici Fennici* 42: 559-564.
- CRESPI BJ (1996) Comparative analysis of the origins and losses of eusociality: Causal mosaics and historical uniqueness. In: Martins EP (ed) *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*: 253-287. Oxford University Press, New York.
- CROZIER RH & P PAMILO (1996) *Evolution of social insect colonies*. Oxford University Press.
- DALY HV, CD MICHENER, J MOURE & SF SAKAGAMI (1987) The relictual bee genus *Manuelia* and its relation to other Xylocopinae (Hymenoptera: Apoidea). *The Pan-Pacific Entomologist* 63: 102-124.
- DANFORTH BN (1991) Female foraging and intranest behavior of a communal bee, *Perdita portalis*. *Annals of the Entomological Society of America* 84: 537-548.
- DANFORTH BN (2002) Evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 286-290.
- DANFORTH BN, L CONWAY & S JI (2003) Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera: Halictinae). *Systematic Biology* 52: 23-36.
- DANFORTH BN, C EARDLEY, L PACKER, K WALKER, A PAULY & FJ RANDRIANAMBININTSOA (2008) Phylogeny of Halictidae with an emphasis on endemic African Halictinae. *Apidologie* 39: 86-101.
- DANI FR, GR JONES, S CORSI, R BEARD, D PRADELLA & S TURILLAZZI (2005) Nestmate recognition cues in the honeybee: Differential importance of cuticular alkanes and alkenes. *Chemical Senses* 30: 477-489.
- DOVER C (1924) Some observations on the bionomics of *Xylocopa aestuans* Linn. (Apidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London I-II*: 144-149.
- DUNN T & MH RICHARDS (2002) When to be social: Interactions among environmental constraints, incentives, guarding, and relatedness in a facultatively social carpenter bee. *Behavioral Ecology* 3: 417-424.
- ENGEL MS (2001) A monograph of the baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 259: 1-192.
- FERRIERE R & RE MICHOD (2011) Inclusive fitness in evolution. *Nature* 471: E6-E8.
- FIELD J (1992) Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. *Biological Reviews* 67: 79-126.
- FLORES-PRADO L, E CHIAPPA & HM NIEMEYER (2008a). Nesting biology, life cycle, and interactions between females of *Manuelia postica*, a solitary species of the Xylocopinae (Hymenoptera: Apidae). *New Zealand Journal of Zoology* 35: 93-102.
- FLORES-PRADO L, D AGUILERA-OLIVARES & HM NIEMEYER (2008b) Nest-mate recognition in *Manuelia postica* (Apidae: Xylocopinae): An eusocial trait is present in a solitary bee. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 285-291.
- FLORES-PRADO L & HM NIEMEYER (2010) Kin recognition in the largely solitary bee, *Manuelia postica* (Apidae: Xylocopinae). *Ethology* 116: 466-471.
- FLORES-PRADO L, SV FLORES & B MCALLISTER (2010) Phylogenetic relationships among tribes in Xylocopinae (Apidae) and implications on nest structure evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 237-244.
- FLORES-PRADO L & HM NIEMEYER (2012) Host location by ichneumonid parasitoids is associated with nest dimensions of the host bee species. *Neotropical Entomology* 41: 283-287.
- FLORES-PRADO L, E CHIAPPA & M MANTE (2012) Interacciones bajo condiciones experimentales entre hembras de *Protandrena evansi* (Ruz y Chiappa) (Hymenoptera: Andrenidae), una especie de nidificación comunal. *Revista Colombiana de Entomología* 38: 118-123.
- FRÖHLICH B, M RIEDERER & J TAU TZ (2001) Honeybees discriminate cuticular waxes based on esters and polar components. *Apidologie* 32: 265-274.
- GADAGKAR R (1985) Kin recognition in social insects and other animals- A review of recent findings and a consideration of their relevance for the theory of kin selection. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Anim. Sci.)* 94: 587-621.
- GADAGKAR R (1990) Origin and evolution of eusociality: A perspective from studying primitively eusocial wasps. *Journal of Genetics* 2: 113-125.
- GAMBOA GJ, HK REEVE, ID FERGUSON & TL WACKER (1986) Nestmate recognition in social

- wasps: The origin and acquisition of recognition odours. *Animal Behaviour* 34: 685-695.
- GARDNER A, SA WEST & NH BARTON (2007) The relation between multilocus population genetics and social evolution theory. *The American Naturalist* 169: 207-226.
- GERLING D & HR HERMANN (1978) Biology and mating behaviour of *Xylocopa virginica* L. (Hymenoptera, Anthophoridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3: 99-111.
- GERLING D, PD HURD & A HEFETZ (1983) Comparative behavioral biology of two middle east species of carpenter bees (*Xylocopa* Latreille) (Hymenoptera: Apoidea). *Smithsonian Contributions to Zoology* 369: 1-28.
- GERLING D, HHW VELTHUIS & A HEFETZ (1989) Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*. *Annual Review of Entomology* 34: 163-190.
- GETZ WM & KB SMITH (1983) Genetic kin recognition: Honeybees discriminate between full and half-sisters. *Nature* 302: 147-148.
- GETZ WM & KB SMITH (1986) Honey bee kin recognition: Learning self and nestmate phenotypes. *Animal Behaviour* 34: 1617-1626.
- GIMENES M, NA FIGUEIREDO & AHP DOS SANTOS (2006) Atividades relacionadas à construção e aprovisionamento de ninhos de *Xylocopa subcyanea* (Hymenoptera, Apidae) em uma área de restinga na Bahia, Brasil. *Iheringia* 96: 299-304.
- GIRAY T, M GIOVANETTI & MJ WEST-EBERHARD (2005) Worker division of labor and its hormonal regulation in the primitively eusocial wasp *Polistes canadensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 3330-3335.
- GONZÁLEZ VH, E MORENO & MH RICHARDS (2004) Nesting biology of a neotropical bee, *Ceratina mexicana currani* Schwarz (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 77: 58-60.
- HAMILTON WD (1964a) The genetical evolution of social behavior, I. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16.
- HAMILTON WD (1964b) The genetical evolution of social behavior, II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 17-52.
- HARANO K & M SASAKI (2006) Renewal process of nestmate recognition template in European honeybee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). *Applied Entomology and Zoology* 41: 325-330.
- HAUBER ME & PW SHERMAN (2000) The armpit effect in hamster kin recognition. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 349-350.
- HEMELRIJK CK (2002) Understanding social behaviour with the help of complexity science. *Ethology* 108: 655-671.
- HERBERS JM (2009) Darwin's 'one special difficulty': Celebrating Darwin 200. *Biology Letters* 5: 214-217.
- HERRE EA & WT WCISLO (2011) In defence of inclusive fitness theory. *Nature* 471: E8-E9.
- HOGENDOORN K (1996) Socio-economics of brood destruction during supersedure in carpenter bee *Xylocopa pubescens*. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 931-952.
- HOGENDOORN K & R LEYS (1993) The superseded female's dilemma: Factors that influence guarding behaviour of the carpenter bee *Xylocopa pubescens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 371-381.
- HOGENDOORN K & MP SCHWARZ (1998) Guarding specialisation in pre-reproductive colonies of the allodapine bee *Exoneura bicolor*. *Ethology Ecology & Evolution* 10: 67-77.
- HOGENDOORN K & HHW VELTHUIS (1999) Task allocation and reproductive skew in social mass provisioning carpenter bees in relation to age and size. *Insectes Sociaux* 46: 198-207.
- HOLMES WG (2004) The early history of Hamiltonian-based research on kin recognition. *Annales Zoologici Fennici* 41: 691-711.
- HÖLLDOBLER B & CD MICHENER (1980) Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In: Markl H (ed) *Evolution of social behavior: Hypotheses and empirical tests*: 35-58. Weinheim, Verlag Chemie.
- HOUSTON TF (1977) Nesting biology of three allodapine bees in the subgenus *Exoneurella* Michener. *Transactions of The Royal Society of South Australia* 101: 99-113.
- HOWARD R & GJ BLOMQUIST (1982) Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology* 27: 149-172.
- HOWARD R & GJ BLOMQUIST (2005) Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology* 50: 371-393.
- HUGHES WOH, BP OLDROYD, M BEEKMAN & FLW RATNIEKS (2008) Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. *Science* 320: 1213-1216.
- HUNT JH (2007) *The evolution of social wasps*. Oxford University Press, New York.
- HUNT JH (2012) A conceptual model for the origin of worker behaviour and adaptation of eusociality. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 1-19.
- HURD PD (1955) The carpenter bees of California. (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the California Insect Survey* 4: 35-72.
- HURD PD (1958) Observations on the nesting habits of some new world carpenter bees with remarks on their importance in the problem of species formation (Hymenoptera: Apoidea). *Annals of the Entomological Society of America* 51: 365-375.
- HURD PD & JS MOURE (1960) A new world Subgenus of bamboo-nesting carpenter bees belonging to the Genus *Xylocopa* Latreille (Hymenoptera: Apoidea). *Annals of the Entomological Society of America* 53: 809-821.
- INOUE T, DW ROUBIK & T SUKA (1999) Nestmate recognition in the stingless bee *Melipona panamica* (Apidae, Meliponini). *Insectes Sociaux* 46: 208-218.
- JEANSON R, PF KUKUK & JH FEWELL (2005) Emergence of division of labour in halictine bees: Contributions of social interactions and behavioural variance. *Animal Behaviour* 70: 1183-1193.
- KATAYAMA E & Y MAETA (1979) Brood development and adult activities of a small carpenter bee, *Ceratina megastigmata* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Kontyû* 47: 139-157.
- KAWAKITA A, JS ASCHER, T SOTA, M KATO & DW ROUBIK (2008) Phylogenetic analysis of the corbiculate bee tribes based on 12 nuclear protein-coding genes (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). *Apidologie* 39: 163-175.

- KELLER L (1997) Indiscriminate altruism: Unduly nice parents and siblings. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 99-103.
- KUKUK PF (1992) Social interactions and familiarity in a communal Halictine bee *Lasioglossum (Chilalictus) hemichalceum*. *Ethology* 91: 291-300.
- LIN N & CD MICHENER (1972) Evolution of sociality in insects. *The Quarterly Review of Biology* 14: 131-159.
- MAETA Y & E KATAYAMA (1978) Life history and nesting habits of a small carpenter bee, *Ceratina megastigmata* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Bulletin of the Tohoku National Agricultural Experiment Station* 58: 231-260.
- MAETA Y, SF SAKAGAMI & M SHIOKAWA (1985) Observation on nest aggregation of the taiwanese bamboo carpenter bee *Xylocopa (Biluna) tranquebarorum tranquebarorum* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 58: 36-41.
- MAETA Y, FS SAKAGAMI & CD MICHENER (1992) Laboratory studies on the behavior and colony structure of *Braunsapis hewitti*, a Xylocopine bee from Taiwan (Hymenoptera: Anthophoridae). *The University of Kansas Science Bulletin* 54: 289-333.
- MAETA Y, R MIYANAGA, N SUGIURA & S LU (1996) Additional notes on the nesting habits of the Taiwanese bamboo carpenter bee, *Xylocopa (Biluna) tranquebarorum tranquebarorum* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Japanese Journal of Entomology* 64: 669-680.
- MAETA Y, EA DE LA SIERRA & SF SAKAGAMI (1997a) Comparative studies on the in-nest behaviors of small carpenter bees, the genus *Ceratina* (Hymenoptera, Anthophoridae, Xylocopinae) I. *Ceratina (Ceratina) cucurbitina*, Part 1. *Japanese Journal of Entomology* 65: 303-319.
- MAETA Y, EA DE LA SIERRA & SF SAKAGAMI (1997b) Comparative studies on the in-nest behaviors of small carpenter bees, the genus *Ceratina* (Hymenoptera, Anthophoridae, Xylocopinae) I. *Ceratina (Ceratina) cucurbitina*, Part 2. *Japanese Journal of Entomology* 65: 471-481.
- MARDULYN P & SA CAMERON (1999) The major Opsin in bees (Insecta: Hymenoptera): A promising nuclear gene for higher level phylogenetics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 168-176.
- MARTIN SJ (1991) Notes on the over-wintering of the carpenter bee *Xylocopa albinothum* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Japanese Journal of Entomology* 59: 735-741.
- MASON CA (1988) Division of labor and adult Interactions in eusocial colonies of two Alodapine bee species (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 61: 477-491.
- MATEO JM (2004) Recognition systems and biological organization: The perception component of social recognition. *Annales Zoologici Fennici* 41: 729-745.
- MICHENER CD (1944) Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 82: 151-326.
- MICHENER CD (1964) Evolution of the nests of bees. *American Zoologist* 4: 227-239.
- MICHENER CD (1969) Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology* 14: 299-342.
- MICHENER CD (1974) The social behavior of the bees. A comparative study. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- MICHENER CD (1979) Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 277-347.
- MICHENER CD (1985) From solitary to eusocial: Need there be a series of intervening species? In: Hölldobler B & M Lindauer (eds) *Experimental behavioral ecology*: 293-305. Fischer Verlag, Stuttgart.
- MICHENER CD (1990) Castes in Xylocopine bees. In: Engels W (ed) *Social insects - an evolutionary approach to castes and reproduction*: 123-146. Springer-Verlag, Berlin.
- MICHENER CD (2007) The bees of the world. The John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- MICHENER CD & BH SMITH (1987) Kin recognition in primitively eusocial insects. In: Fletcher DJC & CD Michener (eds) *Kin Recognition in animals*: 209-242. John Wiley & Sons, New York.
- MOYNIHAN MH (1998) The social regulation of competition and aggression in animals. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- NOLL FB (2002) Behavioral phylogeny of corubilate Apidae (Hymenoptera: Apinae), with special reference to social behavior. *Cladistics* 18: 137-153.
- NOWAK MA, CE TARNITA & EO WILSON (2010) The evolution of eusociality. *Nature* 466: 1057-1062.
- OKAZAKI K (1987) Life cycle of a subtropical Xylocopinae bee, *Ceratina okinawana*, with some related problems. *Kontyû* 55: 1-8.
- OTERO JT, P ULLOA-CHACON, P SILVERSTONE-SOPKIN & T GIRAY (2008) Group nesting and individual variation in behavior and physiology in the orchid bee *Euglossa nigropilosa* Moure (Hymenoptera, Apidae). *Insectes Sociaux* 55: 320-328.
- PACKER L (2000) The biology of *Trincohalictus prognathus* (Perez) (Hymenoptera: Halictidae: Halictini). *Journal of Hymenoptera Research* 9: 53-61.
- PESO M & ME RICHARDS (2010) Knowing who's who: Nestmate recognition in the facultatively social carpenter bee, *Xylocopa virginica*. *Animal Behaviour* 79: 563-570.
- PFLUGFELDER J & N KOENIGER (2003) Fight between virgin queens (*Apis mellifera*) is initiated by contact to the dorsal abdominal surface. *Apidologie* 34: 249-256.
- PRENTICE M (1991) Morphological analysis of the tribes of Apidae. In: Smith DR (ed) *Diversity in genus Apis*: 51-69. Westview Press, Boulder, CO.
- QUELLER DC (1992) A general model for kin selection. *Evolution* 46: 376-380.
- RAMALHO M, MA BATISTA & M SILVA (2004) *Xylocopa (Monoxycopa) abbreviata* Hurd & Moure (Hymenoptera: Apidae) e *Encholirium spectabile* (Bromeliaceae): Uma associação estreita no semi-árido do Brasil tropical. *Neotropical Entomology* 33: 417-425.
- RAU P (1943) Notes on the nesting habits of certain social and solitary bees of Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* 36: 641-646.
- REHAN SM, MH RICHARDS & MP SCHWARZ (2009) Evidence of social nesting in the *Ceratina* of Borneo. *Journal of the Kansas Entomological Society* 82: 194-209.

- REHAN SM & MH RICHARDS (2010) Nesting biology and subsociality of *Ceratina calcarata* (Hymenoptera: Apidae). *The Canadian Entomologist* 142: 65-74.
- REHAN SM, R LEYS & MP SCHWARZ (2012) A mid-Cretaceous origin of sociality in Xylocopine bees with only two origins of true worker castes indicates severe barriers to eusociality. *PLoS ONE* 7: e34690.
- RICHARDS MH (2003) Variable worker behavior in the weakly eusocial sweat bee, *Halictus sexcinctus* Fabricius. *Insectes Sociaux* 50: 361-364.
- RICHARDS MH, EJ VON WETTBERG & AC RUTGERS (2003) A novel social polymorphism in a primitively eusocial bee. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100: 7175-7180.
- ROIG-ALSINA A & CD MICHENER (1993) Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *The University of Kansas Science Bulletin* 55: 123-162.
- SAKAGAMI SF & S LAROCA (1971) Observations on the bionomics of some neotropical Xylocopine bees, with comparative and biofaunistic notes (Hymenoptera, Anthophoridae). *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University* 18: 57-127.
- SAKAGAMI SF & Y MAETA (1977) Some presumably presocial habits of Japanese *Ceratina* bees, with notes on various social types in Hymenoptera. *Insectes Sociaux* 24: 319-343.
- SAKAGAMI SF & Y MAETA (1987) Multifemale nests and rudimentary castes of an "almost" solitary bee *Ceratina flavipes*, with additional observations on multifemale nests of *Ceratina japonica*. *Kontyû* 55: 391-409.
- SAKAGAMI SF & Y MAETA (1995) Task allocation in artificially induced colonies of a basically solitary bee *Ceratina* (*Ceratinidia*) *okinawana*, with a comparison of sociality between *Ceratina* and *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae, Xylocopinae). *Japanese Journal of Entomology* 63: 115-150.
- SAKAGAMI SF & CD MICHENER (1962) The nest architecture of the sweat bees (Halictinae): A comparative study of behavior. Univ. Kansas Press, Lawrence.
- SAKAGAMI SF & CD MICHENER (1987) Tribes of Xylocopinae and origin of the Apidae (Hymenoptera: Apoidea). *Annals of the Entomological Society of America* 80: 439-450.
- SCHULTZ TR, MS ENGEL & M PRENTICE (1999) Resolving conflict between morphological and molecular evidence for the origin of eusociality in the "corbiculate" bees (Hymenoptera: Apidae): A hypothesis-testing approach. *University of Kansas Publications of the Museum of Natural History (Spec. Publ.)* 24: 125-138.
- SCHULTZ TR, MS ENGEL & JS ASCHER (2001) Evidence for the origin of eusociality in the corbiculate bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 74: 10-16.
- SCHWARZ MP, LX SILBERBAUER & PS HURST (1997) Intrinsic and extrinsic factors associated with social evolution in allodapine bees. In: Choe JC & BJ Crespi (eds) *Social behavior in insects and arachnids*: 333-346. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHWARZ MP, NJ BULL & K HOGENDOORN (1998) Evolution of sociality in the allodapine bees: A review of sex allocation, ecology and evolution. *Insectes Sociaux* 45: 349-368.
- SCHWARZ MP, NJ BULL & SJB COOPER (2003) Molecular phylogenetics of Allodapine Bees, with implications for the evolution of sociality and progressive rearing. *Systematic Biology* 52: 1-14.
- SCHWARZ MP, SM TIERNEY, J ZAMMIT, PM SCHWARZ & S FULLER (2005) Brood provisioning and colony composition of a Malagasy species of *Halterapis*: Implications for social evolution in the Allodapine bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae). *Annals of the Entomological Society of America* 98: 126-133.
- SCHWARZ MP, MH RICHARDS & BN DANFORTH (2007) Changing paradigms in insect social evolution: Insights from Halictine and Allodapine bees. *Annual Review of Entomology* 52: 127-150.
- SHERMAN PW, HK REEVE & DW PFENNIG (1997) Recognition systems. In: Krebs, JR & NB Davies (eds) *Behavioural ecology*: 69-96. Fourth edition, Blackwell Science, Oxford.
- SHIOKAWA M (1966) Comparative studies of two closely allied sympatric *Ceratina* bees, *C. flavipes* and *C. japonica* II. Nest structure. *Kontyû* 34: 44-51.
- SILVEIRA FA (2002) The bamboo-nesting carpenter bee, *Xylocopa* (*Stenoxycopa*) *artifex* Smith (Hymenoptera: Apidae), also nests in fibrous branches of *Vellozia* (Velloziaceae). *Lundiana* 3: 57-60.
- SINGER TL (1998) Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. *American Zoologist* 38: 394-3913.
- SINGER TL & KE ESPELIE (1992) Social wasps use nest paper hydrocarbons for nestmate recognition. *Animal Behaviour* 44: 63-68.
- SMITH BH & MD BREED (1995) The chemical basis for nestmate recognition and mate discrimination in social insect. In: Cardé RT & WJ Bell (eds) *Chemical Ecology of Insects* 2: 387-317. Chapman & Hall, New York.
- SOROKER V, C VIENNE & A HEFETZ (1995) Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Chemical Ecology* 21: 365-378.
- SOUCY SL, T GIRAY & DW ROUBIK (2003) Solitary and group nesting in the orchid bee *Euglossa hyacinthina* (Hymenoptera: Apidae). *Insectes Sociaux* 50: 248-255.
- STARR CK (1984) Sperm competition, kinship and sociality in the aculeate Hymenoptera. In: Smith RL (ed) *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*: 427-464. Academic Press, New York.
- STEEN Z & MP SCHWARZ (1998) Within-nest behaviour in a eusocial Australian allodapine bee *Exoneurella tridentata* (Apidae: Xylocopinae). *Transactions of The Royal Society of South Australia* 122: 55-63.
- STEEN Z & MP SCHWARZ (2000) Nesting and life cycle of the Australian green carpenter bees *Xylocopa* (*Lestis*) *aeratus* Smith and *Xylocopa* (*Lestis*) *bombylans* (Fabricius) (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae). *Australian Journal of Entomology* 39: 291-300.
- STRASSMANN JE, RE PAGE JR, GE ROBINSON & TD SEELEY (2011) Kin selection and eusociality. *Nature* 471: E5-E6.
- STUART RJ (1988) Collective cues as basis for nestmate recognition in polygynous leptothoracine ants.

- Proceedings of the National Academy of Sciences USA 85: 4572-4575.
- STUART RJ (1992) Nestmate recognition and the ontogeny of acceptability in the ant, *Leptothorax curvispinosus*. Behavioral Ecology and Sociobiology 30: 403-408.
- THOENES SC & SL BUCHMANN (1994) Fan palm as an urban nesting substrate for *Xylocopa californica arizonensis* Cresson (Hymenoptera, Anthophoridae). The Pan-Pacific Entomologist 70: 330-332.
- TIERNEY SM, MP SCHWARZ, T NEVILLE & PM SCHWARZ (2002) Sociality in the phylogenetically basal allodapine bee genus *Macrogalea* (Apidae: Xylocopinae): Implications for social evolution in the tribe Allodapini. Biological Journal of the Linnean Society 76: 211-224.
- VICIDOMINI S (1996) Biology of *Xylocopa violacea* (Hymenoptera): In-nest ethology. Italian Journal of Zoology 63: 237-242.
- WCISLO WT (1997a) Social interaction and behavioral context in a largely solitary bee, *Lasioglossum (Dialictus) figueresi* (Hymenoptera, Halictidae). Insectes Sociaux 44: 199-208.
- WCISLO WT (1997b) Are behavioral classifications blinders to studying natural variation? In: Choe JC & BJ Crespi (eds) The evolution of social behaviour in insects and arachnids: 8-13. Cambridge University Press, Cambridge.
- WCISLO WT (1997c) Behavioral environments of sweat bees (Halictinae) in relation to variability in social organization. In: Choe JC & BJ Crespi (eds) The evolution of social behaviour in insects and arachnids: 316-332. Cambridge University Press, Cambridge.
- WCISLO WT (2000) Environmental hierarchy, behavioural contexts, and social evolution in insects. In: Martins RP, TM Lewinsohn & MS Barbeitos (eds) Ecologia e comportamento de insetos: 49-84. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII, Rio de Janeiro.
- WCISLO WT & B DANFORTH (1997) Secondly solitary: The evolutionary loss of social behavior. Trends in Ecology & Evolution 12: 468-474.
- WILSON EO (1971) The insect societies. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- WILSON EO & B HÖLLDOBLER (2005) Eusociality: Origin and consequences. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 102: 13367-13371.
- WILSON EO (2008) One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life. BioScience 58: 17-25.
- WYATT TD (2005) Pheromones and animal behaviour. Communication by smell and taste. Cambridge University Press, New York.
- ZANETTI P, FR DANI, S DESTRI, D FANELLI, A MASSOLO, G MONETI, G PIERACCINI & S TURILLAZZI (2001) Nestmate recognition in *Parischnogaster striatula* (Hymenoptera: Stenogastrinae), visual and olfactory recognition cues. Journal of Insect Physiology 47: 1013-1020.
- ZIMMERMANN Y, DW ROUBIK, JJG QUEZADA-EUAN, RJ PAXTON & T ELTZ (2009) Single mating in orchid bees (*Euglossa*, Apinae): Implications for mate choice and social evolution. Insectes Sociaux 56: 241-249.

Responsabilidad editorial: Marco Lardies

Recibido el 30 de septiembre de 2011; aceptado el 13 de septiembre de 2012