



UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI CAGLIARI
FACOLTA' DI BIOLOGIA E FARMACIA
CORSO DI LAUREA IN SCIENZE NATURALI

Possibili relazioni tra il suolo usato per la nidificazione e l'evoluzione della socialità negli Imenotteri Apoidei

RELATORE interno: Prof. Andrea VACCA

RELATORE esterno: Dott. Carlo POLIDORI

Stage svolto presso:

Instituto de Ciencias Ambientales (ICAM)

Universidad de Castilla La-Mancha (Spagna)

Tesi di Laurea di Andrea SERRA

Matr. N° 60/62/49166

Anno Accademico 2016-2017

RIASSUNTO

L'acquisizione della socialità negli animali è indubbiamente uno dei fenomeni evolutivi di maggior importanza ed interesse. La sua forma più avanzata (eusocialità) prevede individui strettamente imparentati che condividono uno stesso nido, che collaborano nella cura della prole, e che si dividono il lavoro (una regina fertile che depone le uova, e le sue figlie (operaie) che si occupano di prendersi cura delle loro sorelle e fratelli allo stadio immaturo). Altre forme di socialità meno avanzate, come l'organizzazione comunitaria, includono nidi in cui più di una femmina convive, ma senza stretti vincoli di parentela, cooperazione nella cura della prole, o sovrapposizione di generazioni con divisione del lavoro. Gli imenotteri (api, vespe e formiche) sono un gruppo eccellente per studiare quali fattori ecologici possano essere stati importanti nel favorire l'evoluzione dei comportamenti sociali, considerato che in quest'ordine di insetti sono presenti linee evolutive esclusivamente composte da specie solitarie (ogni femmina costruisce e approvvigiona il suo nido), linee evolutive che includono specie solitarie e comunitarie, e linee evolutive che includono specie solitarie ed eusociali. Inoltre, la socialità si è evoluta indipendentemente diverse volte nell'ordine, garantendo un sistema idoneo per analisi comparative. Tra i fattori ecologici che sembrano importanti nell'evoluzione della socialità ci sono quelli legati all'efficienza energetica: se un determinato componente ecologico esercita una pressione particolarmente forte sulla fitness, si possono attendere comportamenti cooperativi di risposta, su scala evolutiva, per limitare tale pressione. Negli imenotteri della superfamiglia Apoidea esistono molte specie di api e vespe che costruiscono i nidi nel suolo. Lo scavo del suolo è un'attività dispendiosa energeticamente e tale spesa energetica è proporzionale alla sua durezza e tessitura. Una soluzione per limitare tale spesa in suoli particolarmente difficili da scavare potrebbe essere usurpare i nidi di conspecifici invece di costruirne dei nuovi (parassitismo di nido); l'altra soluzione è collaborare nello scavo del nido attraverso comportamenti di cooperazione (socialità). Se questa ultima ipotesi è vera, dovremmo trovare che specie che appartengono a linee evolutive (generi) dove la socialità si è evoluta scavano mediamente in suoli più duri e compatti rispetto a specie che appartengono a linee evolutive dove la socialità non è comparsa. In altre parole, il tipo di suolo usato per nidificare avrebbe condizionato la comparsa di comportamenti sociali in tali insetti. Ho verificato questa ipotesi usando dati sulla durezza e la tessitura del suolo disponibili in letteratura ed in studi ancora non pubblicati di >60 specie di api e vespe scavatrici appartenenti a 8 famiglie, 3 delle quali hanno evoluto socialità (in 6 generi). I risultati dimostrano che le specie analizzate

nidificano in suoli molto variabili, con durezza che oscilla complessivamente tra 0.3 e 10.8 kg/cm², componente sabbiosa tra 7% e 99%, limosa tra 0% e 78% e argillosa tra 0 e 44%. Si è trovato che l'appartenenza di una determinata specie ad una linea evolutiva (genere) che ha evoluto o non ha evoluto socialità è un fattore importante per spiegare tale variazione. La durezza del suolo è la variabile che è più strettamente risultata associata alla socialità, con specie di linee evolutive dove tale comportamento è comparso che tipicamente nidificano in suoli più duri (media = 4.5 kg/cm²) che le specie di linee solitarie (media = 2.7 kg/cm²). Anche la componente limosa sembra essere legata alla probabilità che in una determinata linea evolutiva si sviluppi socialità, con specie di linee sociali (media = 37%) che scavano in suoli con % maggiore delle specie di linee solitarie (media = 25%). Le componenti di sabbie e di argille nei suoli non sono invece risultate differenti tra i due gruppi di specie ed una relazione chiara con la socialità non è stata trovata (sabbie: media = 65% per entrambi i gruppi; argille: media linee sociali = 16%, media linee solitarie = 13%). I profili di tessitura posizionano le specie analizzate, in un classico triangolo di classificazione dei suoli (USDA (United States Department of Agriculture)) maggiormente nei campi "sandy loam", "loamy sand" e "sand", con alcune specie, per lo più di linee sociali, che cadono nei campi "clay loam" e "silt loam". Sembra dunque che la durezza del suolo abbia più relazione della tessitura (con l'esclusione della componente limosa) con l'evoluzione della socialità negli apoidei scavatori. Questo è anche suggerito da un'analisi multivariata (hierarchical cluster analysis) in cui l'inclusione simultanea di tutte le variabili rende una immagine più confusa della relazione tra suolo e socialità.

ABSTRACT

The evolution of sociality in animals is undoubtedly one of the most important and interesting phenomenon to investigate. In its more advanced form (eusociality) colonies are composed of strictly related individuals that share a same nest, cooperate in the brood care, and present a clear division of labour (a fertile queen that lays the eggs and her daughters (workers) that take care of brood at immature stages). Other forms of less advanced sociality as the communal organization, in which nests are shared by more than one, genetically poorly related, females that do not cooperate in brood care but only take care of their own brood, are also present in animals. The Hymenoptera (bees, wasp and ants) is an excellent group to study what ecological factors could have been important for evolution of social behaviours, considering that in this order of insects both lineages including exclusively solitary species, lineages which include both solitary and social species, and lineages composed of only social species, are present. Besides this peculiarity, sociality has independently evolved different times in Hymenoptera, making them a good model for comparative analyses. Between the ecological factors that seem important in the evolution of sociality there are those associated with energetic efficiency: if a determined ecological factor exerts a strong pressure on the fitness, cooperative behaviours can be attended as a possible response to limit such pressure. Within Hymenoptera, the superfamily Apoidea include bees and predatory wasps, many of them build their nest in the soil. Soil digging is energetically an expensive activity and its cost is proportional to the hardness and texture of the soil. A possible solution to limit the energetic cost associated with soils particularly difficult to dig could be either usurp the nest of the other females instead of building new ones (nest parasitism), or collaborate in digging nests through cooperative behaviour (sociality). If this last hypothesis is true, we should find that species that belong to evolutionary lineages (genus) where sociality has evolved, dig in harder and more compact soils than species that belong to evolutionary lineages where sociality hasn't appeared. Thus, the soil type used to dig the nest would have conditioned the appearance of social behaviours in this groups of insects. I have verified this hypothesis using data on the hardness and texture of soil available in literature and in still unpublished studies on >60 bee and wasp species belonging to 8 families, 3 of which have evolved sociality (in 6 genera). The results showed that the analysed species nest in widely varying soils, with hardness that ranges from 0.3 to 10.8 kg/cm², sand component from 7% to 99%, silt from 0% to 78% and clay from 0 and 44%. I found that such variation in soil use is linked to the evolution of social behaviours. In particular, soil

hardness was the variable most correlated with sociality, with species from lineages where such behaviour has appeared typically nesting in harder soils (average = 4.5 kg/cm²) compared with species from solitary lineages (average = 2.7 kg/cm²). Also silt component seemed important in social evolution: species from social lineages dig soils with higher % of silt (average = 37%) than species from solitary lineages (average = 25%). The sand and clay components of soil did not differ, instead, among the two groups of species and a clear relationship with sociality hasn't been found (sand: average = 65% for both the groups; clay: average social lines = 16%, average solitary lines = 13%). The texture profiles of the analysed species, when represented in a classical soil triangle classification (USDA (United States Department of Agriculture)) showed that most species fall in the spaces "sandy loam", loamy sand" and "sand", with some species, especially of social lineages, that fall in the spaces "clay loam" and "silt loam". It seems therefore that soil hardness had a greater importance than the other edaphic factors in shaping social evolution in the Apoidea, with a also appreciable role of silt component. This was also suggested by a hierarchical cluster analysis in which the simultaneous inclusion of all variables create a more confused picture about the relationship between soil and sociality.