

NIDIFICACIÓN, CONDUCTA DE MACHOS DE *CENTRIS (WAGENKNECHTIA) RODOPHTHALMA* PÉREZ (HYMENOPTERA: ANTHOPHORIDAE) Y COMPARACIÓN CON OTRAS ESPECIES CHILENAS DEL GÉNERO¹

NESTING, MALE BEHAVIOR OF *CENTRIS (WAGENKNECHTIA) RODOPHTHALMA* PÉREZ (HYMENOPTERA: ANTHOPHORIDAE) AND COMPARISONS WITH OTHER CHILEAN SPECIES OF THE GENUS

ELIZABETH CHIAPPA T.², ROSSANA BASCUÑAN² y S. RODRIGUEZ³

ABSTRACT

The nesting biology of *Centris rodophthalma* Pérez is described and compared to published accounts of *C. austrani*, *C. cineraria*, *C. mixta tamarugalis* and *C. nigerrima*. All are ground nesting solitary species with nests constructed in plane surfaces or soft slopes, but those of *C. cineraria* and *C. nigerrima* are located into vertical walls too. Except *C. mixta tamarugalis*, the other ones, built a not ramified tunnel filled with loose soil when the nests have been closed. The number and disposition of the cells is different in each one of the species, no more than 10 serially arranged in *C. austrani*, 3-4 placed laterally in *C. cineraria* and *C. nigerrima*, 4-8 in *C. mixta tamarugalis* near the tunnel base, and 1-3 radially distributed at the end of a not curved tunnel in *C. rodophthalma*. In addition, proterandry, mating, male mating strategies, sleeping aggregations as well as rejection of males by females are reported and discussed.

KEY WORDS: Nesting biology, male behavior, *Centris*, Anthophoridae, Hymenoptera, Chile.

INTRODUCCIÓN

Los nidos de varias especies de *Centris* norte y centroamericanos han sido descritos (Alcock *et al.*, 1976 a,b; Vinson y Frankie, 1977, 1988; Vinson *et al.*, 1987), desde que Michener y Lange (1958), discutieran los hábitos de nidificación de este género de abejas. Otras especies de las cuales se ha informado sobre sus nidos son *C. pallida* Fox (Alcock, 1979), *C. segregata* Crawford y *C. heithausi* Snelling (Coville *et al.*, 1983, 1986). Rozen y Bushmann (1990), han realizado una descripción y comparación de la nidificación y estados inmaduros de *C. caesalpineae* Cockerell y *C. pallida* Fox, relacionándolas con otros Centridini y más recientemente Pereira *et al.*, (1999) estudiaron, en Brasil, la biología de nidificación de *C. vittata* Lepeletier.

Los nidos de *Centris* pueden ocupar gran variedad de sustratos. Lo más común es que nidifiquen en el suelo, en terrenos planos y abiertos (Alcock *et al.*, 1976; Chiappa y Toro, 1994) o en terraplenes inclinados (Batra y Shuster, 1977; Janvier, 1955). Algunas reutilizan los túneles de Coleoptera (Michener y Lange, 1958) o de otras abejas, construyendo nuevos túneles como alternativa (Batra y Shuster, 1977). También nidifican asociadas a nidos de termitas (Bennet, 1964; Pickel, 1928) u hormigas del género *Atta* (Vesey-Fitzgerald, 1939).

Aunque existen trabajos sobre la conducta reproductiva de los machos del género *Centris* (Alcock, 1976; Alcock *et al.*, 1976, 1977), poco se conoce de la diversidad de las estrategias de gran parte de las especies, y algunos autores las han relacionado con diferencias a nivel de subgénero (Coville *et al.*, 1986). La mayor parte de los aportes están asociados a territorialidad (Frankie *et al.*, 1980; Vinson *et al.*, 1982) y contenido químico de glándulas relacionadas a la función de marcaje (Coville *et al.*, 1986; Vinson *et al.*, 1982; 1984; 1989; Williams *et al.*, 1984). Otros discuten el dimorfismo (Alcock, 1989; 1995) y los com-

¹ Financiado por Proyecto FONDECYT 1971141

² Facultad de Ciencias, U. de Playa Ancha, Casilla 34-V. Valparaíso, Chile e mail: echiappa@upa.cl

³ Instituto de Biología, U. Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile e mail: srodrigu@ucv.cl

ponentes acústicos de la cópula (Alcock y Buchmann, 1985; Toro y Riveros 1998).

De las once especies chilenas del género (Toro, 1986) sólo se han descrito los nidos de *C. austrani* Vachal (Janvier, 1955), *C. cineraria* Smith, *C. nigerrima* Spinola (Janvier, 1926) y *C. mixta tamarugalis* Toro y Chiappa (Chiappa y Toro, 1994). Todas ellas nidifican en el suelo en superficies planas, pero *C. cineraria* y *C. nigerrima* también pueden construir nidos en paredes verticales. Sobre comportamiento de machos sólo se ha reportado sobre *C. mixta tamarugalis* (Toro et al., 1991; Toro y Riveros, 1998).

En este trabajo se da cuenta, por primera vez, sobre los hábitos de nidificación y conducta de los machos de *Centris rodophthalma* Pérez, especie endémica de Chile, comparando con la información que existe sobre *C. austrani*, *C. cineraria*, *C. nigerrima* y *C. mixta tamarugalis*, únicas especies chilenas del género de las cuales se ha reportado sobre la biología.

MÉTODOS

Las observaciones de terreno se realizaron en los meses de agosto a octubre de 1997, 1998 y 1999 en la IV Región de Chile, en las localidades de Varillar a 850 msnm (29°55'31"S, 70°32'00"W) y Hurtado a 1.600 msnm (30°09'07"S, 70°40'06"W). Se hicieron observaciones diarias durante 12 días cada mes, entre 9.00-18.00 hrs. Dichas localidades fueron caracterizadas en relación a:

- a) Parámetros ambientales: altitud, temperatura y tipo de suelo, medidos con instrumentos convencionales.
- b) Especie (s) de *Adesmia* presentes en los 2 sitios.
- c) Apoidea colectados en flores de *A. pedicellata* y *A. glutinosa*.

En relación a *C. rodophthalma*.

- a) Se midió el ancho de cabeza de 30 ejemplares hembras y 30 machos como expresión del tamaño corporal.
- b) Se excavaron 4 nidos, se tomaron notas y medidas de la estructura y contenido de los nidos. Las celdas fueron removidas, numeradas, colocadas separadamente en frascos plásticos y transportadas al laboratorio para su observación. Allí se siguió el desarrollo de los juveniles para determinar el tiempo de duración de cada estado larval. Las pupas fueron sometidas a cambios bruscos de temperatura para romper la diapausa, alternando cada 48 horas, temperatura a 4 °C y 40 °C.

c) Se observó la actividad de un nido completo, se contabilizó el tiempo de su construcción y el número de viajes, con y sin polen, realizados por la hembra.

d) Para la vigilancia de situaciones individuales, las abejas fueron capturadas con red llevándose a cabo un programa de marcaje con pintura de secado rápido con 4 colores, las que fueron liberadas en el área de captura. El procedimiento se repetía diariamente, para incorporar los individuos que estaban emergiendo ese día o los que se habían escapado en días anteriores.

e) Se observó en el comportamiento diario de los machos, particularmente, lo siguiente:

- número de intentos y éxitos en conseguir apareamiento
- forma y número de persecuciones a las hembras, otros machos de la especie e individuos de otras especies.
- estrategias para obtener cópulas.
- duración de las cópulas.
- registro de dormitorios.

f) Para constatar si la atracción de los sexos es por visión, se instalaron 2 señuelos hechos con trozos de carbón del tamaño del insecto, en la parte más alta de un arbusto y otros 2 en el suelo bajo el mismo arbusto y se contabilizó el número de veces que estos elementos atraían a los machos en 10 minutos (n= 12).

Las comparaciones entre especies de *Centris* chilenas son realizadas en la medida que hay datos disponibles.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Características del área de estudio

Las áreas de estudio presentan diferentes condiciones climáticas a causa de la distinta altura de cada una (Chiappa y Rodríguez, en prensa). Esto determinó un desfase entre ellas, tanto en la emergencia de las abejas como en la floración de las *Adesmia*. Se constató la presencia de 4 especies de este género de plantas en la localidad de Varillar: *A. glutinosa* Hook et Arn., *A. dichotoma* Clos, *A. parviflora* Clos y *A. argentea* Meyen y 3 especies en la localidad de Hurtado: *A. argentea* Meyen, *A. pedicellata* Hook et Arn. y *A. monosperma* Clos. En Varillar el mayor número de plantas (77%) correspondía a *A. glutinosa* y en Hurtado predominaba *A. pedicellata* en un 80%, sobre 20% de otras *Adesmia* y flora

TABLA 1
ESPECIES DE APOIDEA QUE FORRAJEAN SOBRE *ADESMIA GLUTINOSA* Y *A. PEDICELLATA*, JUNTO A
C. RODOPHTHALMA, EN LAS LOCALIDADES DE HURTADO Y VARILLAR

Localidad	Familia Anthophoridae	Familia Apidae	Familia Colletidae	Familia Megachilidae
Varillar y Hurtado	<i>Alloscirtetica gayi</i> <i>Centris chilensis</i> <i>Centris nigerrima</i>	<i>Apis mellifera</i>	<i>Chilicola sp</i>	<i>Anthidium colliguayanum</i> <i>Megachile penai</i>
Varillar			<i>Hemicotelles ruizii</i> <i>Leioproctus sp</i> <i>Mourecotelles mixta</i>	<i>Megachile criobapta</i> <i>Megachile rancaguensis</i>

acompañante. Esas 2 especies de *Adesmia* eran las más visitadas en las localidades correspondientes, a pesar de haber otras plantas con gran número de flores (Chiappa y Rodríguez, en prensa).

El 58% de las especies de Apoidea que visitan *A. glutinosa* y *A. pedicellata* es compartido por ambas áreas; en Hurtado no se observaron especies propias, debido a que en esa zona recién empezaba la temporada y, probablemente a causa de la sequía en el año anterior, no había muchas especies de insectos volando (Tabla 1).

Se observó varias especies de Apoidea forrajeando en *Adesmia*, simultáneamente con *C. rodophthalma*; los machos de todas las especies de Megachilidae, muy territoriales, interactuaban frecuentemente con *C. rodophthalma* y, en algunos casos, lograban que se retiraran del arbusto. Las otras especies eran de menor agresividad y no tenían influencia en la llegada y permanencia de *C. rodophthalma*. Por lo demás, *Hemicotelles ruizii* y *Leioproctus sp.*, presentaban una segregación temporal ya que sólo volaban sobre los arbustos entre las 17.00 y 18.30 horas, en condiciones que *C. rodophthalma* se observaba desde temprano en la mañana desde las 9.00 horas hasta avanzada la tarde, incluso después de las 18.30 horas. Otras especies de *Centris*, *C. nigerrima* y *C. chilensis*, visitan muy pocas veces las especies *A. glutinosa* y *A. pedicellata*, incluso Ruiz (1940) afirma que no las visitan del todo.

Ciclo de vida de *Centris rodophthalma*

Los primeros ejemplares machos emergen a principios de agosto (ver protandria más abajo) y la mayor abundancia se presentó en septiembre en Varillar y a principios de octubre en Hurtado.

Las observaciones realizadas en laboratorio sobre el desarrollo a partir de un huevo, mostraron que éste eclosionó a los 14 días de la postura, la larva predefecante empezó a tejer el capullo a los 31 días desde la

eclosión, demoró 4 días en tejerlo, permaneciendo encerrada en el capullo en estado postdefecante para pasar el invierno. No se encontraron las exuvias larvales, las que probablemente eran ingeridas junto con el alimento. Luego de numerosos intentos, no se pudo interrumpir la diapausa de la larva postdefecante para obtener pupas, estado que, probablemente, ocurre en condiciones ambientales muy precisas; tampoco sabemos si permanece más de una temporada en ese estado antes de emerger, tal como Janvier (1926) lo describe para *C. cineraria* y *C. nigerrima*.

Descripción del nido y hábitos de nidificación

Las hembras nidifican dentro del área de forrajeo, excavan nidos aislados en la tierra, en superficies planas o pendientes muy suaves, sin emplear agua para la construcción del nido. El suelo es relativamente blando aunque su composición puede ser diferente según las localidades (Tabla 2).

Las hembras son solitarias, construyen un nido a la vez y colocan un huevo por celdilla. Sólo se presenta un pequeño montículo externo de tierra durante la excavación del nido, y cuando la abeja cierra no quedan vestigios de su presencia. La abertura casi circular de 9 mm de diámetro mayor continúa en un túnel de 6 cm de profundidad, inclinado en 45°, sin ramificaciones y 1-3 celdas al final del túnel, dispuestas en forma divergente. Una vez terminado el nido los conductos de cons-

TABLA 2
ANÁLISIS DE MUESTRAS DE SUELO
DE LAS ÁREAS ESTUDIADAS

	HURTADO	VARILLAR
Textura	franco-arcillosa	arenosa-franco
% arena	50,6	88,50
% arcilla	14,1	8,10
% limo	35,3	3,40
pH	5,21	8,10

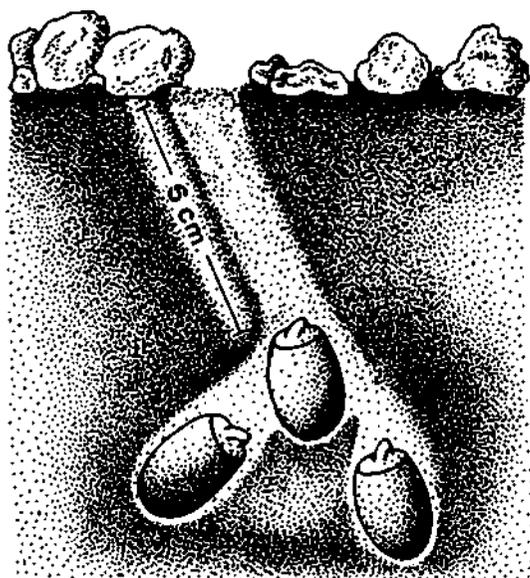


Figura 1. Nido de *Centris rodophthalma* en vista lateral, donde se puede observar la posición de las celdillas al final del túnel.

trucción son rellenados con tierra, aunque no compactada (Fig. 1). A pesar de la poca profundidad a la que se encuentran las celdillas, mantienen una conveniente diferencia con la temperatura externa (Fig. 2). Los nidos estudiados no estaban parasitados pero se colectaron en el área ejemplares de *Mesonychium landlianum*, probables parásitos de *C. rodophthalma*.

En Varillar la construcción de un nido tuvo lugar en 5 días (Tabla 3). El tiempo que tardan las hembras en construir los nidos es diferente en otras especies de *Centris* y, según Vinson y Frankie (1988), ello sólo reflejaría las dificultades y el esfuerzo de las hembras en la ejecución y abastecimiento del nido.

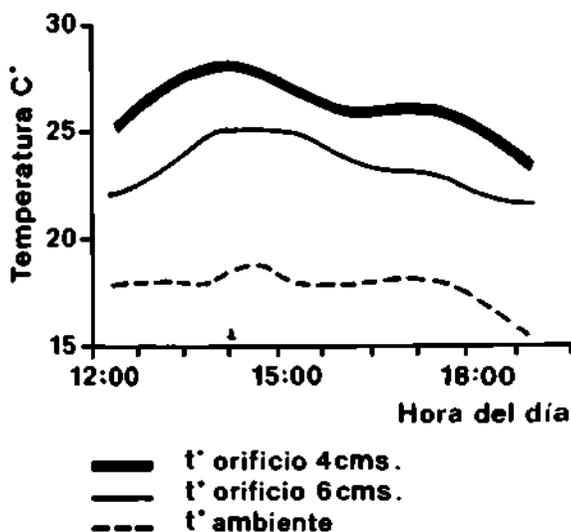


Figura 2. Temperatura ambiente a la sombra y a 1,5 m de altura, comparada con la temperatura del suelo donde se encuentran ubicadas las celdillas de los nidos, a 4 cm y 6 cm de profundidad.

La nidificación en el suelo, considerada una forma ancestral, ha sido retenida por *C. rodophthalma* y *C. mixta tamarugalis*, es compartida parcialmente con *C. austrani*, *C. cineraria* y *C. nigerrima*, las que según Janvier (1926), además, limpian y reutilizan nidos antiguos, construidos en paredes verticales o en el suelo (Tabla 4).

El nido es muy simple, concordando con el hecho de que *C. rodophthalma* pertenece al subgénero *Wagenknechtia* que ha sido considerado el más primitivo del género (Michener, 1951). La especie presenta los siguientes rasgos de nidificación considerados primitivos dentro del género (Coville *et al.*, 1983):

TABLA 3
TIEMPO DE ABASTECIMIENTO Y CONSTRUCCIÓN DE UN NIDO

Fecha	Horario en que se realizó la actividad	Duración (minutos)	N° de viajes/presencia de polen en patas	Actividad probable
29/8/97	10.40 - 14.53	40	10 con polen	abastecimiento
29/8/97	15.50 - 18.05	73	4 sin polen	cierre celda I
31/8/97	09.47 - 10.27	¿?	3 con polen	abastecimiento
31/8/97	11.23 - 16.27	118	6 sin polen	cierre celda II+ construcción celda III
01/9/97	09.14 - 10.54	18	6 con polen	abastecimiento
01/9/97	11.32 - 12.47	59	2 sin polen	cierre celda II
01/9/97	12.47 - 13.10	13		cierre del nido

tiempo total de construcción del nido: 5 días

TABLA 4
COMPARACIÓN SOBRE DIFERENTES ASPECTOS DE ESPECIES CHILENAS DEL GÉNERO *CENTRIS*

CARACTERÍSTICAS	<i>C. nigerrima</i> (1)	<i>C. auranti</i> (1)	<i>C. m. tamarugalis</i> (2)	<i>C. citeruria</i> (1)	<i>C. rodophthalma</i>
Subgénero	<i>Paracentris</i>	<i>Paracentris</i>	<i>Xerocentris</i>	<i>Wagenknechtia</i>	<i>Wagenknechtia</i>
distribución geográfica	Atacama-Cautín	Atica (Toro, 1986) Cochabamba-Bolivia Cuzco-Perú (Janvier, 1955)	Tarapacá-Antofagasta	Coquimbo a Zona central	Atacama-Coquimbo
temporada de vuelo	sept. a octubre	marzo-abril en Bolivia y Perú	sept. a octubre	octubre	agosto a octubre
Hábito de nidificación	agregaciones y solitaria	agregaciones	agregaciones	agregaciones	solitaria
Sustrato de los nidos	paredes y superficies planas	paredes verticales	superficies planas o pendientes suaves	paredes y superficies planas	superficies planas o pendientes suaves
	nidos en paredes y en el suelo	nidos en paredes y agujeros preexistentes	excava nidos en el suelo	nidos en paredes, suelo y agujeros preexistentes	excava nidos en el suelo
Profundidad de las celdas	más de 10 cm	4-6 cm	8-12 cm	más de 10 cm	5-6 cm
disposición de las celdas	3-4 celdas laterales al túnel	hasta 10 celdas seriadas	4-8 celdas al final del túnel, 1-2 laterales	3-4 celdas a un lado del túnel	1-3 celdas al final del túnel
tapa de la celda	con proceso	cóncava	ligramente cóncava	con proceso	con proceso
	<i>Proustia pyriformis</i> <i>Mutisia subulata</i> <i>M. ilicifolia</i> <i>Teucrium bicolor</i> <i>Acacia</i> sp. <i>Calceolaria nudicaulis</i> <i>Robinia pseudacacia</i>	?	<i>Prosopis tamarugo</i> <i>P. alba</i> <i>P. flexuosa</i> <i>P. atacamentis</i>	<i>Calceolaria corymbosa</i> <i>C. violacea</i> <i>Stachys grandidentata</i> <i>Teucrium bicolor</i>	este trabajo: <i>Adesmia glutinosa</i> <i>A. pedicellata</i> <i>Geoffroea decorticans</i> <i>Stachys albicaulis</i> F. Ruiz (1940): <i>Adesmia trifida</i> <i>A. cineria</i> <i>Lathyrus</i> spp <i>Caesalpinia angulicaulis</i> <i>Robinia pseudacacia</i> <i>Acacia</i> sp Flor de la Pluma
plantas visitadas	flor de la pluma cardo	?	ambos sexos duermen en los nidos	?	los machos duermen en arbuscos, las hembras en los nidos. Además se encontraron hembras durmiendo en arbuscos
dormitorios	ambos sexos duermen en un mismo árbol	?	ambos sexos duermen en los nidos	?	
parásitos	?	?	?	<i>Mesonychium frieseanum</i>	<i>Mesonychium landianum</i>

Referencias: 1) Janvier, 1926 y 1955; 2) Chiappa et al., 1994; 3) este trabajo.

- es solitaria en sus hábitos.
- nidifica en sustratos horizontales o ligeramente inclinados.
- construye nidos con un túnel principal, recto, sin ramificaciones y pocas celdillas terminales.

Se diferencia de *C. nigerrima* y *C. cineraria* en que estas especies:

- se presentan más tarde en la temporada.
- tienen distribución geográfica mayor.
- nidifican en cortes verticales de terreno.
- se han encontrado formando grandes agregaciones de nidos.

C. rodophthalma (a semejanza de *C. mixta tama-rugalis* que sólo visita *Prosopis*), tiene un comportamiento oligoléctico en la zona de estudio, visitando *A. glutinosa* y *A. pedicellata*, esto relacionado con el tiempo de floración y distribución geográfica de esas plantas, presentes en la misma época que la abeja. En Varillar *A. glutinosa* florece a fines del mes de julio, era la única especie con flores a principios de agosto cuando emergen los primeros individuos de *C. rodophthalma*; lo mismo ocurre en Hurtado pero en septiembre. Esto sugiere una sincronización entre la abeja y esa planta, fenómeno más bien general entre los insectos que habitan regiones templadas (Wcislo, 1987), o en condiciones climáticas extremas como en la precordillera de los Andes (Kalin *et al.*, 1983) o en el desierto de Atacama (Toro *et al.*, 1991).

La diversidad de hábitos de nidificación de las especies de *Centris* ha sido relacionada con agrupaciones subgenéricas por algunos autores (Coville *et al.*, 1983). El subgénero *Wagenknechtia*, al cual pertenece *C. rodophthalma*, ha sido postulado por Michener (1951) como el más cercano al tipo ancestral del grupo, por lo que su estudio es particularmente importante para la comprensión evolutiva del género. Las especies comparadas muestran caracteres muy distintos entre sí, a pesar de pertenecer a un mismo subgénero como es el caso de *C. cineraria* y *C. rodophthalma* (subgénero *Wagenknechtia*) o *C. nigerrima* y *C. austrani* (subgénero *Paracentris*). Ello no concuerda con la idea de Coville *et al.*, (1983), aunque es posible que falte completar el estudio con otras especies de los subgéneros y una visión más completa de los hábitos de nidificación de las especies reportadas por Janvier.

Conducta de machos

Los machos no muestran un marcado dimorfismo sexual, excepto por la forma y pilosidad de las patas

posteriores y un menor tamaño (\bar{X} = 1,5; r = 1,3 - 1,6; n = 30) que las hembras (\bar{X} = 1,8; r = 1,7 - 1,9; n = 30). Aunque de conducta agresiva, no se observó establecimiento ni marcaje de territorios con sustancias químicas, probablemente porque éstas no funcionarían en un lugar con fuertes vientos muy cambiantes, de gran intensidad y un clima muy xérico que volatilizaría demasiado pronto las marcas como para que pudieran actuar. Más bien patrullan la zona de forrajeo de las hembras o bien, en menor medida (30%), observan desde lugares más altos denominados perchas, las cuales no eran siempre las mismas para un mismo macho, pudiendo ser cambiadas continuamente, y tampoco eran defendidas.

Se observó, en machos marcados, que retomaban diariamente a arbustos específicos del hábitat donde forrajeaban las hembras, mostrando que tienen un radio de acción de aproximadamente 60 m², otros en cambio se desplazaban por toda el área de 420 m². Además, los machos compartían los espacios correspondientes a sus rangos de acción, sobreponiendo los espacios de vuelo y los arbustos visitados, no mostrando un patrón de búsqueda particular, ni de recursos ni de hembras.

Los machos fueron observados durmiendo cuando las temperaturas eran menores a 14 °C. Los individuos se encontraban dispuestos entre las ramas del arbusto de *Adesmia*, protegidos por el follaje, solitarios o amontonándose en grupos de hasta 6 individuos por arbusto (n = 8).

En los 3 años de estudio se observó una corta pro tandria, ya que los machos aparecen más tempranamente en la temporada que las hembras; éstas, posteriormente, aumentan en número con un máximo hacia fines de septiembre (Figs. 3a, b).

Las observaciones de la cópula en *C. rodophthalma* coinciden con la mayor actividad de las hembras en los arbustos de *A. glutinosa*. Los machos persiguen a las hembras de manera muy típica; las persecuciones se observaron durante todo el día, aunque preferentemente en la mañana, respondiendo a los siguientes patrones:

1. Los machos persiguen a las hembras alrededor del arbusto (Fig. 4a).
2. Los machos persiguen a las hembras a unos 10 cm del suelo formando un 8 (Fig. 4b).
3. Macho y hembra vuelan hacia arriba, y al llegar a cierta altura, ambos se separan volando en forma divergente (Fig. 4c).

La detección de las hembras es por visión, ya que en la experiencia para constatar el tipo de atracción de sexos se pudo observar que los machos se acerca-

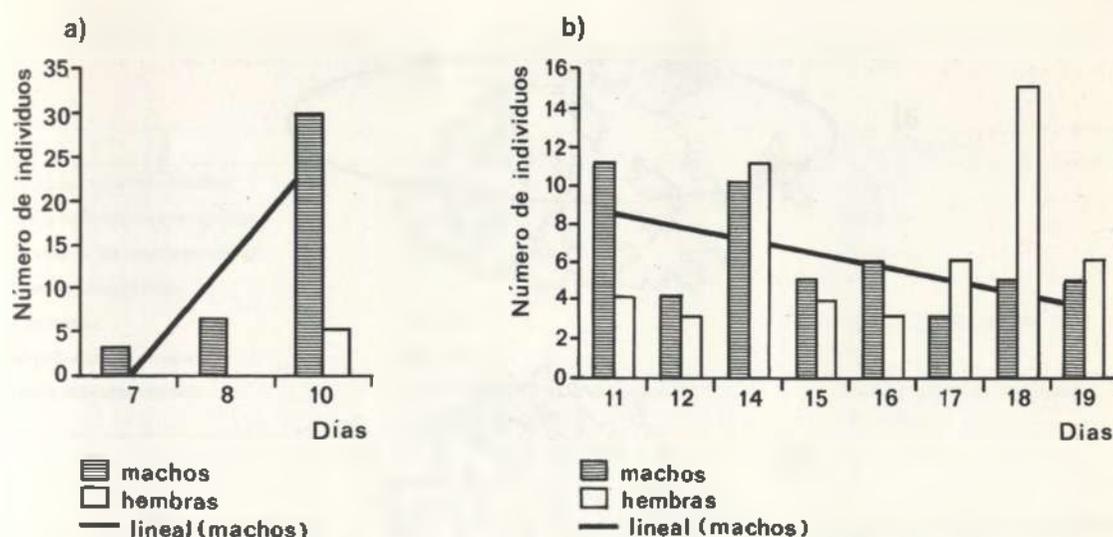


Figura 3. a) Gráfico que muestra el fenómeno de protandria, la emergencia de los machos es más temprana que la de las hembras. b) En septiembre se observa un aumento del número de hembras sobre la población de machos.

ban al trozo de carbón, una vez cada 10 minutos en promedio, observándose una mayor preferencia por los trozos de carbón que estaban en la parte alta del arbusto (71,1%) y en menos oportunidades (28,9%) por los que estaban en el suelo. Sin embargo, el reconocimiento a corta distancia es químico o táctil ya que al tocar el trozo de carbón el macho se alejaba inmediatamente sin volver a insistir. Otra manera de corroborar este reconocimiento visual se manifiesta cuando los machos persiguen individuos de otras especies, e incluso, machos conespecíficos (estas persecuciones presentan los mismos patrones ya descritos para las hembras).

Para aparearse con una hembra los machos aprovechan cuando ellas están forrajeando en los arbustos y las atrapan rápidamente por el dorso. Una vez que la hembra ha sido inmovilizada se inicia la cópula, que tiene una duración promedio de 2 minutos ($n=3$). Durante la cópula el macho bate sus alas abiertas además de mover el abdomen desde arriba hacia abajo, emitiendo un zumbido intermitente de tonalidad grave, probablemente producido por el movimiento de las alas. Es interesante que en *C. pallida* y *C. mixta tamarugalis* también se detectó un sonido durante la cópula. En *C. pallida* el sonido se produce después de la inseminación, a diferencia de *C. mixta tamarugalis* y *C. rodophthalma* en que se produce durante la cópula. (Alcock y Buchmann, 1985; Toro y Riveros, 1998).

La hembra rechaza frecuentemente a los machos (98,7%). Probablemente por haber sido fertilizada

previamente, la hembra impide que el macho la atrape, se aleja volando o, si ello no es posible, moviendo el abdomen y abriendo sus alas hasta que el macho deja de insistir en su acción. Esto sugiere que las hembras no son poliándricas sino que aceptan una sola o muy pocas cópulas. La ocurrencia de cópulas cerca del área de forrajeo de las hembras sugiere una ventaja relacionada con la presencia de hembras receptivas, pero a su vez facilita la competencia que se puede presentar con otros machos.

Los sitios de encuentro de machos y hembras están basados en los recursos que tienen valor para las hembras, como flores y nidos; por lo tanto, la selección natural debiera actuar más intensamente sobre los machos, debido a la diferencia de inversión de cada sexo en la reproducción.

Thornhill y Alcock (1983) han propuesto varios sistemas de apareamiento de machos. Comparando con ellos y de acuerdo a los factores observados, el tipo de apareamiento de *C. rodophthalma* puede ser clasificado como sistema poliginico de competencia fluctuante entre los machos, para conseguir hembras receptivas (= *scramble competition polygyny*). En el caso de *C. mixta tamarugalis* es un sistema poliginico basado en la defensa de los lugares donde emergen las hembras vírgenes (= *female defense polygyny*). Ambas especies de *Centris* presentan sistemas poliginicos muy diferentes, principalmente debido a las estrategias utilizadas para conseguir apareamientos y la densidad poblacional tanto de hembras como de machos (Tabla 5).

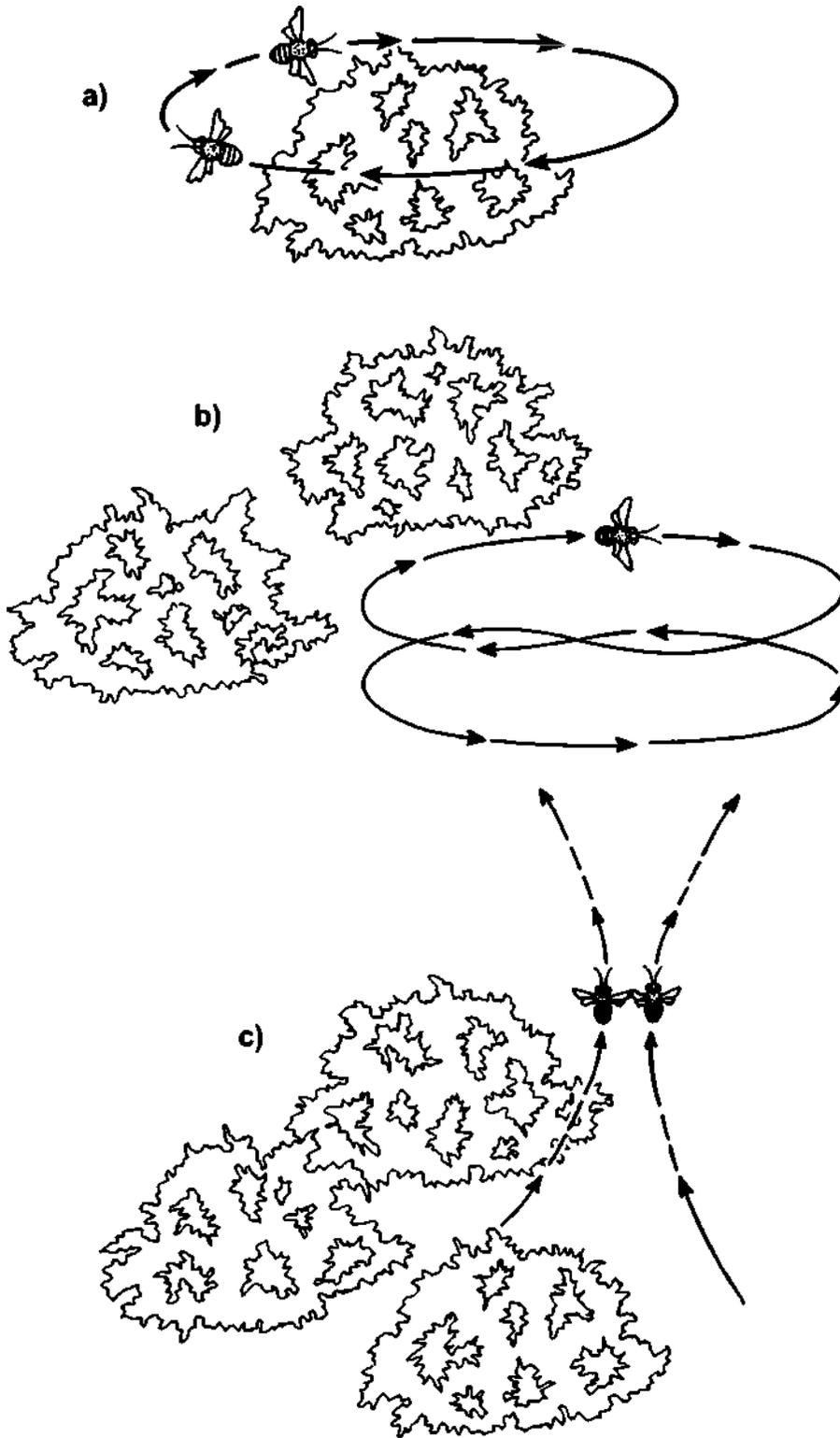


Figura 4. Tipos de persecución que entablan los machos frente a una hembra de la especie o individuos de otras especies. a) alrededor del arbusto; b) aproximadamente a 10 cm del suelo, configurando un 8; c) ambos individuos vuelan hacia lo alto y se separan en forma divergente.

TABLA 5
FACTORES QUE INTERVIENEN Y DEFINEN EL SISTEMA DE APAREAMIENTO
DE *C. RODOPHTHALMA* Y *C. MIXTA TAMARUGALIS*

	<i>C. m. tamarugalis</i>	<i>C. rodophthalma</i>
distribución del recurso alimento	agrupado	agrupado
distribución de hembras emergentes	agregadas	solitarias
rango de vida de las hembras adultas	2,5 meses	2,5 meses
hembras se aparean pronto	sí	sí
cópulas múltiples	una sola	probablemente una sola
densidad poblacional de machos	muy alta	baja
tácticas para asegurar cópulas	machos impiden a otros de copular a la hembra emergente	machos patrullan o se ubican en perchas

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen enormemente al Dr. Emilio A. Ulibarri del Instituto de Botánica Darwinion de Buenos Aires, Argentina, quien estuvo siempre dispuesto a determinar las especies de *Adesmia* y la correspondiente distribución geográfica. Además agradecemos los comentarios y sugerencias de dos correctores que han ayudado a mejorar el texto.

REFERENCIAS

- ALCOCK, J. 1976. The social organization of male populations of *Centris pallida* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Psyche*, 76: 121-131.
- ALCOCK, J. 1979. The relation between female body size and provisioning behavior in the bee *Centris pallida* Fox (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 52(3): 623-632.
- ALCOCK, J. 1989. Size variation in the Anthophorid bee *Centris pallida*: new evidence on its long-term maintenance. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 62(4): 484-489.
- ALCOCK, J. 1995. Persistent size variation in the anthophorine bee *Centris pallida* (Apidae) despite a large male mating advantage. *Ecological Entomology*, 20: 1-4.
- ALCOCK, J., C. E. JONES & S.L. BUCHMANN. 1976a. Location before emergence of the female bee *Centris pallida*, by its male (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Zool.*, 179: 189-199.
- ALCOCK, J., C. E. JONES & S.L. BUCHMANN. 1976b. The nesting behavior of three species of *Centris* bees (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 49(4): 469-474.
- ALCOCK, J., C. E. JONES & S.L. BUCHMANN. 1977. Male mating strategies in the bee *Centris pallida* Fox (Hymenoptera: Anthophoridae). *Amer. Nat.*, 111: 135-155.
- ALCOCK, J., & S.L. BUCHMANN. 1985. The significance of post-insemination display by male *Centris pallida* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Z. Tierpsychol.*, 68: 231-243.
- BATRA, S. W. T. & J. C. SCHUSTER. 1977. Nests of *Centris*, *Melisoides* and *Colletes* in Guatemala (Hymenoptera: Apoidea). *Biotropica* 9: 135-155.
- BENNETT, F. D. 1964. Notes on the nesting site of *Centris derasa*. *Pan-Pacific Entomol. Soc.*, 40: 125-128.
- CHIAPPA, E. y S. RODRIGUEZ. (en prensa). Observaciones preliminares de la conducta de visita de *Centris rodophthalma* Pérez (Hymenoptera: Anthophoridae) sobre especies de *Adesmia* (Fabaceae) en la IV Región de Chile.
- CHIAPPA, E. y H. TORO. 1994. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). II Parte: Nidificación y estados inmaduros. *Rev. Chilena Ent.*, 21: 99-115.
- COVILLE, R. E., G.W. FRANKIE, & S. B. VINSON 1983. Nests of *Centris segregata* (Hymenoptera: Anthophoridae) with a review of the nesting habits of the Genus. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 56(2): 109-122.
- COVILLE, R. E., G.W. FRANKIE, S. L. BUCHMANN, S. B. VINSON & HJ. WILLIAMS 1986. Nesting and male behavior of *Centris heihausi* (Hymenoptera: Anthophoridae) in Costa Rica with chemical analysis of the hindleg of males. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 59(2): 325-336.
- FRANKIE, G. W., S. B. VINSON & R. E. COVILLE. 1980. Territorial behavior of *Centris adani* and its reproductive function in the Costa Rica dry forest. (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 53(4): 837-857.
- JANVIER, H. 1926. Recherches biologiques sur les Hyménoptères du Chili. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, (10)9: 113-349.
- JANVIER, H. 1955. Le nid et la nidification chez quelques abeilles des Andes tropicales. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, (11)17: 311-349.
- KALYN M. T, J. ARMESTO y R. PRIMACK. 1983. Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 159-180
- MICHENER, C.D. 1951. Subgeneric groups of *Hemisia* (Hymenoptera, Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 24(1): 1-11.
- MICHENER, C.D. & R. B. LANGE 1958. Observations on the ethology of neotropical Anthophorinae bees (Hymenoptera: Apoidea). *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 39: 69-96.
- PEREIRA, M., C.A. GARÓFALO, E. CAMILLO & J.C. SERRANO. 1999. Nesting Biology of *Centris (Hemisiella) vittata* Lepelletier in southern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie*: 30(1999): 327-338.
- PICKEL, B. 1928. Contribuição para biologia de *Centris sponsa* e *Acanthophus excelleus* (Hymenoptera) *Bol. Biol.*, (Sao Paulo) 14: 135-143.

- ROZEN, J.G.Jr., & S.L. BUCHMANN. 1990. Nesting biology and immature stages of the bees *Centris caesalpiniae* and *C. pallida* and the cleptoparasite *Ericrocis lata* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae). *Am. Mus. Novit.*, (2985): 30 pp.
- RUIZ, F. 1940. Apidología Chilena. *Revista Chilena de Historia Natural*. 44: 281-377.
- THORNHILL, R. & J. ALCOCK. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press. Cambridge. 547 pp.
- TORO, H. 1986. Lista preliminar de los Apidos chilenos (Hymenoptera: Apoidea). *Acta Ent. Chilena*, 13: 121-132.
- TORO, H. y G. RIVEROS. 1998. Comportamiento de cópula de *C. mixta tamarugalis*. *Rev. Chilena Ent.*, 25: 69-75.
- TORO, H., E. CHIAPPA, L. RUIZ y V. CABEZAS. 1991. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). I Parte. *Acta Ent. Chilena*, 16: 97-112.
- VESEY-FITZGERALD, D. 1939. Observations on bees (Hymenoptera: Apoidea) in Trinidad. *B.W.I. Proc. Royal Ent. Soc. London*. (A) 14: 107-110.
- VINSON, S.B. & G.W. FRANKIE 1977. Nests of *Centris aethyctera* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) in the dry forest of Costa Rica. *J.Kansas Entomol. Soc.*, 50(2): 301-311.
- VINSON, S.B., & G.W. FRANKIE. 1988. A comparative study of the ground nests of *Centris flavifrons* and *Centris aethiocesta* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Entomol. Exp. Appl.*, 49: 181-187.
- VINSON, S.B., H.J. WILLIAMS, G.W. FRANKIE, J.W. WHEELER, M.S. BLUM & R.E. COVILLE. 1982. Mandibular glands of male *Centris adani*, (Hymenoptera: Anthophoridae). Their morphology. Chemical constituents and function in scent marking and territorial behavior. *Journal of Chemical Ecology*, 8(2): 319-327.
- VINSON, S.B., H.J. WILLIAMS, G.W. FRANKIE & R.E. COVILLE. 1984. Comparative morphology and chemical contents of male mandibular glands of several *Centris* species (Hymenoptera: Anthophoridae) in Costa Rica. *Comp. Biochem Physiol.* 77A(4): 685-688.
- VINSON, S.B. G.W. FRANKIE & R.E. COVILLE. 1987. Nesting habits of *Centris flavofasciata* Friese (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) in Costa Rica. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 60(2): 249-263.
- VINSON, S.B., H.J. WILLIAMS, H.J. MCAUSLANE & G.W. FRANKIE. 1989. Chemical contents of male mandibular glands of three *Centris* species (Hymenoptera: Anthophoridae) from Costa Rica. *Comp. Biochem Physiol.*, 93B(1): 73-75.
- WCISLO, W.T. 1987. The roles of seasonality, host synchrony and behaviour in the evolutions and distributions of nest parasites in Hymenoptera (Insecta) with special reference to bees (Apoidea). *Biol. Rev.*, 62: 515-543.
- WILLIAMS, H.J., S.B. VINSON, G.W. FRANKIE, R.E. COVILLE & G.W. IVIE. 1984. Morphology, chemical contents and possible function of the tibial gland of males of the Costa Rica solitary bees *Centris nitida* and *Centris trigonoides subtarasata* (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 57(1): 50-54.