

**COMPORTAMIENTO DE NIDIFICACIÓN DE *SPHEX LATREILLEI* LEPELETIER
(HYMENOPTERA: SPHECIDAE)¹**

**NESTING BEHAVIOR OF *SPHEX LATREILLEI* LEPELETIER
(HYMENOPTERA: SPHECIDAE)**

E. CHIAPPA², C. ALFARO² y H. TORO³

ABSTRACT

The nesting behavior of *Sphex latreillei* was studied in a large nesting site in Central Chile. The single cell of the nest is provisioned by the females according to the following observed pattern: nest building, paralyzing and carrying one prey into the burrow, laying an egg on the prey, temporary closure of the nest burrow, paralyzation and transportation of 4 - 12 new preys into the burrow and final closure.

KEY WORDS: Nesting behavior, *Sphex*, Hymenoptera, Chile.

INTRODUCCIÓN

La mayor parte de las especies de la familia Sphecidae nidifica en grupos y presenta cierta especialización en el tipo de presas con que las hembras aprovisionan el nido. El significado selectivo y evolutivo de estos hechos ha sido resaltado por Evans (1966b), en un estudio comparativo de 35 géneros de la subfamilia Nyssoninae.

El género *Sphex* está poco representado en nuestro país y los estudios biológicos realizados sobre las especies son escasos desde que Janvier publicara sus observaciones en 1926. Aparte de esa investigación conocemos sólo dos publicaciones sobre la biología de *S. latreillei*: Chiappa y Toro y Toro y Chiappa, ambas de 1994, aparte de algunas observaciones ocasionales.

S. latreillei es una avispa roja, de gran tamaño (1,5 - 3,5 cm), de vida solitaria, que habita en la zona central de Chile, en lugares soleados y con vegetación escasa y más bien baja. Nidifica en el suelo, en pequeñas agregaciones de 4-12 individuos, pero también pueden hacerlo en grandes comunidades, de mi-

les de ejemplares, como ocurre en la zona de Parral (VII Región). La especie es particularmente atractiva desde el punto de vista biológico por realizar la mayor parte de su comportamiento reproductivo en áreas de nidificación, aparte de su gran tamaño que facilita la realización de observaciones. Desde otro punto de vista es, también, interesante por aprovisionar sus nidos con ortópteros que se alimentan de vegetación nativa, ya que las grandes agrupaciones pueden jugar un rol importante en el control de estas especies.

En el presente trabajo se reporta sobre el comportamiento de nidificación de *S. latreillei*, relacionando esta conducta con las características edáficas y climáticas del área donde construye los nidos. Este planteamiento concuerda con las ideas de Stephen *et al.* (1969) en cuanto a que la conducta reproductiva de una especie se encuentra en parte determinada por factores ambientales externos.

Los siguientes factores fueron considerados para la comprensión del comportamiento:

- características microclimáticas y edáficas relacionadas con la elección del área de nidificación.
- las características de los nidos.
- características del aprovisionamiento de las celdillas.
- la secuencia de nidificación en el patrón conductual.

Se entregan datos descriptivos y cuantitativos que pensamos pueden ser importantes para realizar estudios comparativos de la conducta dentro del género.

¹ Financiado por Proyecto FONDECYT 1930122.

² Universidad de Playa Ancha, Casilla 34-V, Valparaíso, Chile.

³ Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo se realizó en un área de nidificación ubicada en la precordillera de Parral, a orillas del Río Blanco (36° 09' lat S - 71° 50' long W) a 590 m snm. El área de estudio es una terraza fluvial que se encuentra aproximadamente a 10 m sobre el nivel del lecho del río, cubriendo alrededor de 3.550 m² de superficie.

Ocasionalmente, algunas observaciones efectuadas en la V Región fueron tomadas como elementos comparativos.

Deseando determinar el grado de desplazamiento de los ejemplares, el área fue dividida inicialmente en tres zonas denominadas A (202 m²), B (123 m²) y C (3.243 m²), las que estaban separadas entre sí por estructuras topográficas (Figura 1). La zona B era comparativamente más sombría que el resto y el camino que la separaba de A no dificultaba el paso ni la visión de los ejemplares. La zona C estaba separada por árboles y matorral y no era visible desde las otras zonas. En 1994 se encontró que, debido a una crecida del río, había desaparecido la división entre las zonas A y B.

Observaciones prospectivas se realizaron en febrero de 1982, la 2ª quincena de enero de 1985 y de 1988. Los muestreos y cuantificaciones se hicieron en la 2ª mitad de diciembre de 1989, del 4 al 25 de febrero de 1990, 4ª semana de diciembre de 1990, 2ª quincena de diciembre de 1992, mediados de enero de 1993, 2ª quincena de diciembre de 1993 y mediados de enero 1994. Cada una de ellas duró 12 días, excepto febrero de 1990.

Medición de factores ambientales y vegetación

1) En el mes de febrero de 1990 y enero de 1994 se tomaron muestras de las plantas de las zonas A, B y C, de manera de tener una referencia vegetacional y se compararon las especies presentes en cada una, utilizando el índice de Jaccard para análisis de comunidades. Se usó este índice pensando en que la presencia de algún o algunos ejemplares de una especie pudieran ser factores determinantes en la mayor o menor abundancia de nidos. Considerando además, que la muestra es sólo de dos épocas, se supone que en ella no están todas las especies realmente presentes en las comunidades estudiadas (Sáiz, 1980).

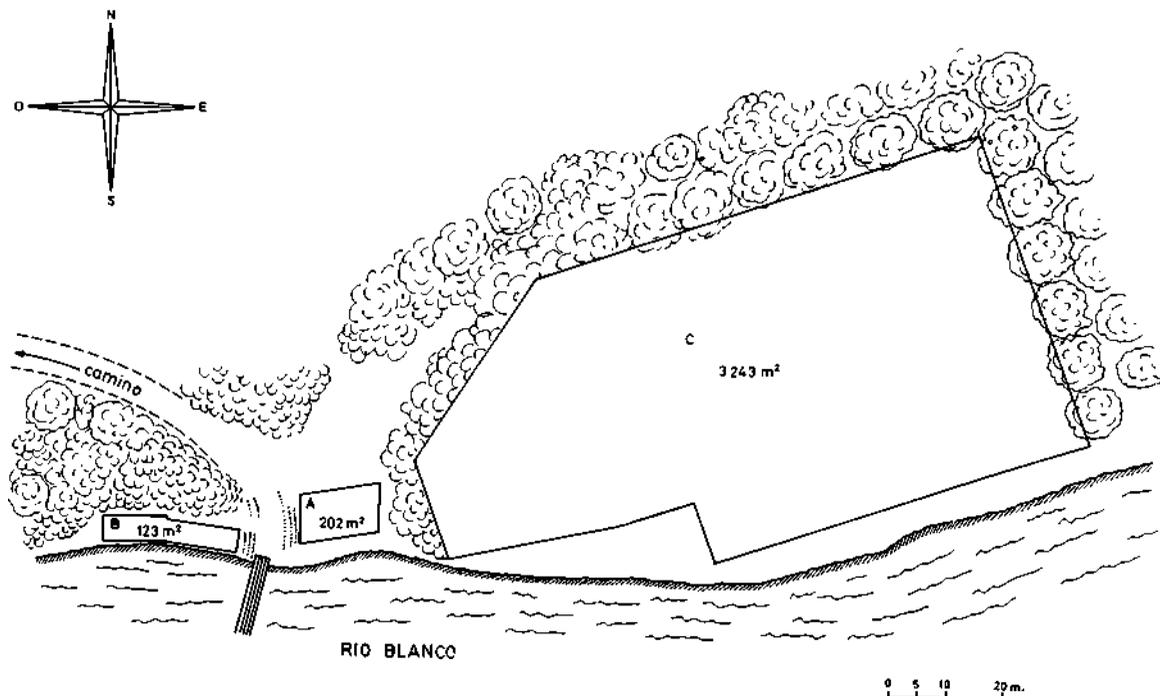


Figura 1. Mapa de la zona de nidificación ubicada en Parral a orillas del Río Blanco. Algunas estructuras topográficas y de vegetación permitieron dividir el área en tres zonas de observación. La zona C aislada por un pequeño bosque y a mayor altura que A y B, éstas separadas entre sí por un camino de nivel inferior.

2) Durante 20 días continuos del mes de febrero se midió la temperatura máxima y mínima del lugar.

3) Durante 3 días se midió la temperatura en el interior de los nidos (a 4,5 cm, 8 cm y a 12 cm de profundidad), cada 1/2 hora y desde las 9:00 a las 21:00 h.

4) Se tomaron muestras de suelo de las tres áreas, a la profundidad donde se encontraban las celdillas, y se realizaron análisis de porcentaje de arena, limo y arcilla para determinar la clase de terreno.

Observaciones de comportamiento

Para las observaciones de las diferentes conductas se usaron como base las proposiciones de Altmann (1974) que, particularmente, se refieren a métodos de muestreo en terreno.

–Se realizaron observaciones diarias anotando las interacciones entre los ejemplares. Para la vigilancia de situaciones individuales se marcaron hembras con pintura blanca soluble en agua con letras o números para identificarlos más fácilmente. Las marcas fueron muy eficientes y alcanzaron para todo el período de observación.

–En el análisis conductual de la nidificación se utilizó como referencia la secuencia propuesta por Iwata (1976). La nomenclatura facilita la comparación y puede resumirse como sigue:

Fases de la conducta de nidificación	Simbología
– construcción del nido	I
– paralización de la presa	P
– transporte de la presa	T
– oviposición	O
– paralización de nuevas presas	(P)n
– transporte de nuevas presas	(T)n
– cierre definitivo del nido	C

(n) = número de presas)

–Se marcaron 18 hembras con sus nidos correspondientes y se anotó y cuantificó los períodos de tiempo que ocupaban en cada fase conductual que realizaron durante 9 días, desde las 9:00 hasta las 20:00 h, en un área de 2,20 m x 3,30 m. Al terminar las observaciones se excavaron los nidos y se registró el contenido.

–Se experimentó a la entrada de los nidos cambiando, retirando o modificando la posición de la presa acarreada por la avispa, para confirmar el patrón de comportamiento.

–Se excavaron 70 nidos para determinar sus características y contenido.

–Se consignaron los siguientes datos:

- + forma general de los nidos
- + número de orificios de entrada a nidos por m² en áreas de alta y baja densidad
- + densidad de celdillas bajo la superficie excavando 2 áreas de 60 cm²
- + diámetro máximo y mínimo de cada celdilla
- + características de la celdilla y número de presas en cada una de ellas
- + diámetro de la entrada, dirección y profundidad de las galerías
- + número de larvas por nido
- + tipos de actividad de las hembras en relación al nido
- + número de individuos que emergen por m²/día.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Factores ambientales y vegetación

Se ha observado la presencia de *S. latreillei* en la misma área de nidificación desde el año 1982 debido, probablemente, a pocos cambios en las condiciones ambientales de la zona y a una mantención de las presas para alimentar las larvas. Aunque se ha registrado la presencia de Sarcophagidae cleptoparásitos, ellos no parecen tener una acción limitante muy marcada en la densidad poblacional. Lo anterior concuerda con lo planteado por Evans (1966a) en cuanto a que las especies de avispas solitarias que nidifican en el suelo son más abundantes en las zonas templadas que en los trópicos, ya que en éstos no hay suelo adecuado y existen muchos depredadores y parásitos.

Las áreas de nidificación estudiadas estaban ubicadas en planicies o en laderas con pendiente de hasta 40°, a veces en terrenos bastante pedregosos y con escasa humedad superficial. Rodeando todo el lugar hay bosque nativo denso, con abundancia de robles, mañíos, coigües y avellanos (Tabla 1), en donde habitan las presas.

Aunque las mediciones ambientales tienen un valor relativo, puesto que corresponden a una sola temporada, muestran una gran variación de los factores temperatura y humedad externos a lo largo del mes. Durante el día, como es de esperar, la temperatura es más estable a mayor profundidad, a la altura de las celdillas (Figuras 2 y 3).

El índice de Jaccard entregó los siguientes resultados para las especies de plantas de las 3 subzonas estudiadas:

$$(A \text{ y } B) S_j = 0.61 / (A \text{ y } C) S_j = 0.69 / (B \text{ y } C) S_j = 0.49$$

Por lo tanto, A - C son las zonas más semejantes desde el punto de vista florístico, lo que probablemente se debe a su situación más sombría; sin embargo, se puede notar que la diferencia entre ellas es pequeña y la vegetación no parece influir en el com-

portamiento de nidificación. De las 50 plantas colectadas, aproximadamente un 22% son especies introducidas en Chile, por lo que, a pesar del difícil acceso a la zona, se nota una alta participación de elementos ajenos al sistema.

TABLA I
LISTA DE ESPECIES VEGETALES ENCONTRADAS EN ÁREAS A, B, Y C DURANTE EL MES DE FEBRERO DE 1990 Y ENERO DE 1994

Especies	Áreas			Especies	Áreas		
	A	B	C		A	B	C
Adiantaceae				Gramineae			
<i>Adiantum sulphureum</i> Kaulf	+	+	+	<i>Aira caryophyllea</i> L.*	+	-	+
Anacardiaceae				<i>Chusquea</i> sp. 1	+	-	+
<i>Schinus crenatus</i> Engler	+	+	+	<i>Gramineae</i> sp. 2	+	+	+
<i>Schinus polygamus</i> (Cav) Cabr.	+	+	+	<i>Poa</i> sp.	+	-	+
Blechnaceae				Hydrangeaceae			
<i>Blechnum blechnoides</i> Keyserl.	+	+	-	<i>Hydrangea</i>			
Berberidaceae				<i>serratifolia</i> (H. et A.) F. Phil.	+	-	+
<i>Berberis chilensis</i> Gill.	+	-	+	Hypericaceae			
<i>Berberis</i> sp. 1	-	-	+	<i>Hypericum perforatum</i> L.*	+	+	+
<i>Berberis</i> sp. 2	+	-	+	Monimiaceae			
Boraginaceae				<i>Laurelia sempervirens</i> (R. et P.) Tul.	+	+	+
<i>Echium vulgare</i> L.*	+	+	+	Plantaginaceae			
Campanulaceae				<i>Plantago lanceolata</i> L.*	+	+	-
<i>Lobelia tupa</i> L.	+	+	+	Polygonaceae			
Caryophyllaceae				<i>Polygonum</i> sp.*	+	+	+
<i>Spergularia media</i> (L.) K. Presl.*	+	+	+	<i>Rumex angiocarpus</i> Murbeck*	+	+	+
Compositae				<i>Rumex acetosella</i> L.*	-	+	+
<i>Cicorium intibus</i> L.*	-	+	+	Proteaceae			
<i>Hypochoeris radicata</i> L.*	+	+	-	<i>Gevuina avellana</i> Mol.	-	+	-
<i>Madia sativa</i> Mol.	+	+	+	<i>Lomatia dentata</i> (R. et P.) R. Br.	+	+	-
Compositae sp. 1	+	-	+	<i>Lomatia hirsuta</i> (Lam.) Diels ex Macbr.	+	-	+
Compositae sp. 2	+	+	-	Saxifragaceae			
Compositae sp. 3	+	+	+	<i>Escallonia revoluta</i> R. et P.	+	+	+
Euphorbiaceae				Scrophulariaceae			
<i>Euphorbia engelmanni</i> Boiss.	+	-	+	<i>Verbascum virgatum</i> Stokes*	-	-	+
Fagaceae				Rosaceae			
<i>Nothofagus dombeyi</i> (Mirb) Oer.	+	+	+	<i>Acaena pinnatifida</i> R. et P.	+	+	+
<i>Nothofagus obliqua</i> (Mirb) Oerst	+	+	+	<i>Quillaja saponaria</i> Mol.	-	+	-
Geraniaceae				<i>Rosa moschata</i> Herm.*	+	+	+
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hérit.*	-	+	+	<i>Acaena</i> sp. 1	+	-	+
<i>Geranium core-core</i> Steud.	+	+	+	<i>Acaena</i> sp. 2	-	-	+
Gomortegaceae				<i>Acaena</i> sp. 3	-	-	+
<i>Gomortega keule</i> (Mol.) Baillon	+	+	+	Umbelliferae			
Onagraceae				<i>Osmorhiza chilensis</i> (Mol.)	+	+	-
sp.1	+	-	+				
sp.2	-	+	-				
sp.3	+	+	+				
sp.3	+	+	+				

*plantas introducidas

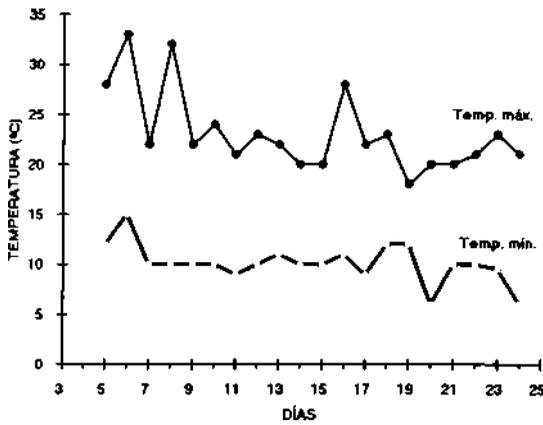


Figura 2. Temperaturas máxima y mínima de la zona de nidificación de Parral, durante 20 días del mes de febrero de 1990. Se observa una diferencia de más de 25°C en la temperatura externa.

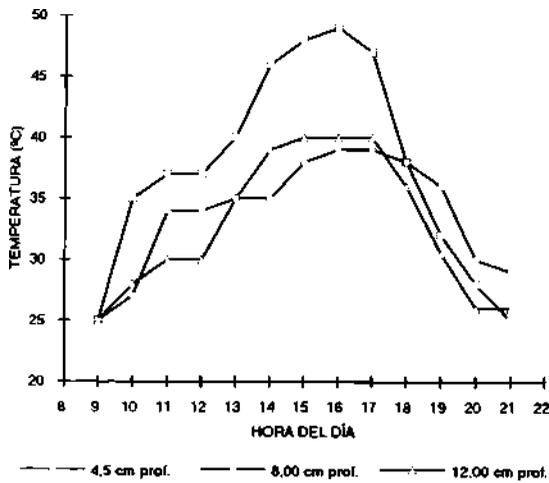


Figura 3. En la zona de nidificación B: temperatura interior de 3 nidos a 4,5 - 8 y 12 cm de profundidad. La mayor estabilidad de temperatura es cerca de la profundidad donde se encuentran las celdillas.

Descripción general del comportamiento reproductivo

Los principales aspectos del ciclo reproductivo anual se indican en Figura 4.

La población es univoltina, en la zona de nidificación los machos aparecen en la segunda semana de diciembre, muy poco antes que las hembras; la observación concuerda con lo descrito por Janvier (1926) evidenciando una ligera protandria. El comporta-

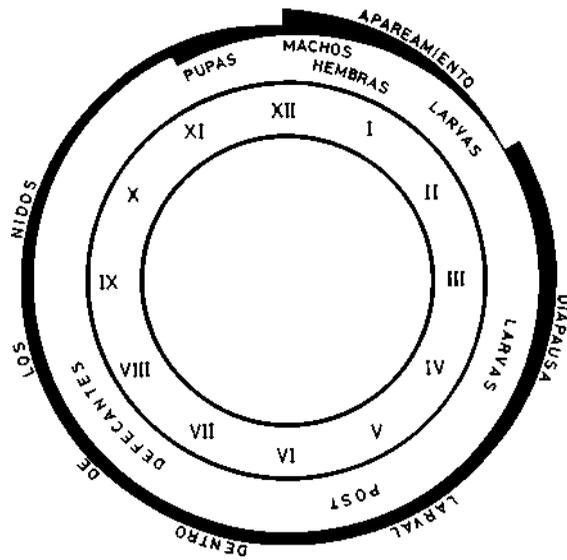


Figura 4. Ciclo reproductivo anual de *Sphex latreillei* Lep. El período activo se realiza desde los últimos días de diciembre a fines de febrero; el resto del año las formas juveniles permanecen en hibernación (Los meses están representados con números romanos).

miento de los machos será descrito en un trabajo aparte (en preparación), pero su actividad en general está principalmente en relación con la obtención del mayor número de cópulas posibles a través de un constante patrullaje en el área o estableciendo un sitio de espera en una percha fija.

Las hembras organizan su conducta alrededor de la construcción del nido y la alimentación de sus larvas. El comportamiento de nidificación comprende las siguientes actividades: - construcción de un túnel y una celdilla para cada larva - aprovisionamiento de la celdilla con una sola presa - oviposición en esa primera presa transportada - cierre temporal del nido - nuevo aprovisionamiento de la celdilla con un número variable de presas (4-12) - cierre definitivo del nido.

El rango de tiempo de actividad diaria es mayor al de los machos, siempre se activan primero y se retiran más tarde. No se observó hembras ocupando tiempo en limpieza corporal dentro del área de nidificación; en algunos ejemplares, tanto las antenas como el resto del cuerpo se observaban completamente cubiertos de polvo durante la excavación; la limpieza posiblemente se realiza en los árboles durante la alimentación o captura de presas.

Actividades de las hembras

La actividad de las hembras es mayor en días soleados que en días nublados; comienza en la mañana, entre 8:30 y 9:00 horas, cuando la temperatura externa alcanza los 16-17°C y termina luego de la puesta del sol, entre 20:00 y 21:00 h.

La primera actividad es la búsqueda del lugar donde deben comenzar a construir o encontrar el nido que deben cuidar durante el día; ésta se realiza caminando y tocando repetidas veces el suelo con las antenas, recorriendo el área detalladamente, se detienen, para luego caminar rápidamente en diferentes direcciones. Frecuentemente hacen excavaciones cortas (1-15 min) que luego abandonan para seguir examinando la zona. Una vez ubicado el lugar elegido excavan el túnel y la celdilla o, si se trata de un nido antiguo, efectúan una inspección y luego la limpieza de la celdilla previamente utilizada, sacando la tierra entre las patas delanteras y las mandíbulas, emitiendo al mismo tiempo un ruido característico. Durante este tiempo pueden realizar algunos vuelos cortos alrededor del nido.

Las observaciones realizadas en cuanto a vagilidad indicaron que: - el camino que separaba las áreas A y B no es barrera para el tránsito de los ejemplares, de manera que ambas zonas funcionaban como una sola área de nidificación y - el cinturón de árboles que separaba la zona C funcionaba como barrera efectiva, ya que no hubo hembras con nidos en ambas áreas. No se realizaron observaciones particulares sobre el comportamiento de alimentación de los adultos. Se encontraron ejemplares bebiendo agua y en busca de néctar sobre trébol, *Escallonia* y algunas compuestas a distintas horas del día; en la tarde se pudo coleccionar algunos ejemplares con polen sobre el cuerpo.

Descripción del nido

La densidad máxima de orificios de entrada a los nidos alcanzó hasta 22 en una superficie de 2,25 m² (en el área A), siendo los espacios abiertos, sin matorrales, los que presentan el mayor número. Una zona de baja densidad presentaba 21 nidos en 50 m² (en el área C). Se examinaron también dos superficies de 60 cm² (designadas como X y Z), que luego se excavaron encontrándose los resultados que se indican en Tabla 2.

Se observa una diferencia importante tanto en densidad en los diferentes lugares, como en el uso de distintas profundidades para la confección de las celdillas; el área A era un lugar usado en la última

TABLA 2
DENSIDAD DE NIDOS A DISTINTAS PROFUNDIDADES
Y EN DOS ÁREAS DE 60 CM² EN LA ZONA DE
NIDIFICACIÓN

Profundidad	ÁREA X		ÁREA Z	
	Entradas abiertas	Entradas cerradas	Entradas abiertas	Entradas cerradas
0 cm	3 s/capullo	5 c/capullo	0 s/capullo	8 c/capullo
10 cm	0	0	2	0
12 cm	12	0	15	0
14 cm	0	7	0	0
16 cm	14	0	0	0

temporada ya que se encontraron celdillas con larvas; probablemente por la cantidad de celdillas encontradas era un lugar bastante favorable. El área B, por el contrario, era antigua y los estratos parecían menos adecuados, en relación al número total de celdillas encontradas. En especies como ésta, que anidan en el suelo, factores como humedad, textura del suelo, o el tamaño y densidad de las raíces son posiblemente los que restringen la confección y densidad de los nidos (Stephen *et al.*, 1969).

Las entradas pueden estar muy cercanas entre sí, no observándose agresividad entre las hembras que nidifican juntas; el comportamiento agonístico se manifiesta sólo durante el acarreo de presas cuando las hembras tratan de robarse entre ellas (Chiappa y Toro, 1994).

En zonas poco pedregosas la entrada de los nidos está expuesta constantemente al sol; por el contrario, si el área se presenta con muchas piedras, la mayor parte tiene la entrada ubicada bajo ellas o, en otros casos, bajo plantas, maderas o fecas secas de vacunos y equinos. En la parte externa del nido estas piedras o pequeñas plantas juegan un rol importante como puntos de referencia para la ubicación del nido: al cambiar de lugar las piedras que estaban en las entradas los ejemplares tenían dificultad, en un principio, para ubicar el nido, aunque siempre terminaban por encontrarlo.

Cuando la abertura está al descubierto se puede notar a veces un montículo de tierra fresca, producto de la excavación, dispersa en un área ovalada que alcanza hasta 6-8 cm de la entrada; esta disposición prácticamente no es perceptible cuando la avispa cierra el nido. En algunos nidos no se advierte tierra amontonada, por lo que no se podría considerar como una característica propia de esta especie.

El terreno es relativamente duro, en las tres áreas de nidificación había diversos diámetros de grano, pero siempre correspondía a un terreno compactado y no de material suelto (Tabla 3).

Las hembras utilizan, frecuentemente, celdillas de temporadas pasadas, como en *Sphex subtruncatus krombeini* (Krombein, 1984), limpian las antiguas cámaras, o bien excavan otras nuevas. La excavación se realiza usando las mandíbulas y sacando la tierra entre sus patas delanteras y la base de la cabeza; la tierra es arrojada hacia atrás con las patas traseras, enfrentando la abertura y produciendo un zumbido claramente audible. El uso de mandíbulas en la excavación produce un fuerte desgaste en las hembras adultas, las que muestran los dientes a veces completamente romos.

Sólo dos hembras construyeron hasta dos nidos consecutivos en 9 días de observación, lo que no permite una precisión sobre la duración del ciclo de nidificación, pero proporciona alguna evidencia para sugerir que las hembras sólo construyen un nido a la vez. Janvier (1926) calculó que cada hembra construye 4-5 nidos por temporada.

Las observaciones sobre el diseño del nido con-

uerdan con las de *S. subtruncatus* (Krombein, 1984), con la cual tiene varias características biológicas semejantes. Existe una entrada, relacionada a una galería inclinada larga, la cual desemboca en ángulo en la celdilla; ésta tiene forma de una cámara elíptica de eje mayor horizontal (Tabla 4 y Figura 5).

La inclinación del túnel de entrada parece estar relacionada con el sistema de extracción de tierra ya que el plano inclinado da facilidades para el arrastre. Se observa una variación muy alta en el largo del túnel de entrada, lo que se debe, posiblemente, a la búsqueda de condiciones más óptimas del terreno para la construcción de la celdilla en el subsuelo. Esta hipótesis explicaría también la profundidad semejante en que se encuentran las celdillas de nidos vecinos. En todas las excavaciones realizadas ($n = 70$) nunca se encontraron túneles falsos como ocurre en *Sphex cognatus*, *S. ephippium*, *S. subtruncatus* lo que, tal como lo interpretan Evans et al. (1982), ocurre probablemente, porque en agregaciones densas las galerías ciegas deberían ser menos eficientes para despistar a los parásitos. La situación es, en cambio, semejante a *Sphex bilobatus* donde hay un solo túnel principal (Evans et al., 1982).

El nido tiene una sola celdilla por cada túnel de entrada, como en *Sphex obscurus* y *S. subtruncatus krombeini* (Krombein, 1984); cuando existe más de una cámara, las suplementarias corresponden a temporadas pasadas, encontrándose en ellas restos de capullos, de presas o pueden estar totalmente vacías. Esto difiere de lo descrito por Janvier (1926), quien cita 2 o más celdillas utilizadas por cada nido, cuando las poblaciones son de alta densidad. El tamaño de las celdillas es bastante constante; en la Tabla 4 la variabilidad se muestra algo elevada en su diámetro mayor por la inclusión de una celdilla que sobrepasa al resto aproximadamente en 1/4 de su longitud, sin considerar este extremo d baja a 0,19.

TABLA 3
ANÁLISIS DE MUESTRAS DE SUELO DE
LAS ZONAS A, B, Y C

Zonas	A	B	C
textura:	franco arcillosa	franco arcillosa	franco arcillosa
% arena	50,6	62,6	60,6
% arcilla	14,1	10,1	12,1
% limo	35,3	27,3	27,3
PH	5,27	5,21	5,78

TABLA 4
LONGITUD DEL TÚNEL Y DIÁMETRO DE LAS CELDILLAS EN NIDOS DE *S. latreillei*

TAMAÑO DEL TÚNEL						TAMAÑO DE LA CELDILLA					
Diám. entrada			Largo			Diám. máximo			Diám. mínimo		
X	r	d	X	r	d	X	r	d	X	r	d
1.393	1.1-1.9	0.301	13.68	8.5-16.6	3.011	4.336	3.9-5.8	0.445	2.386	2.0-3.1	0.327

X= promedio; r= rango; d= desv. estándar

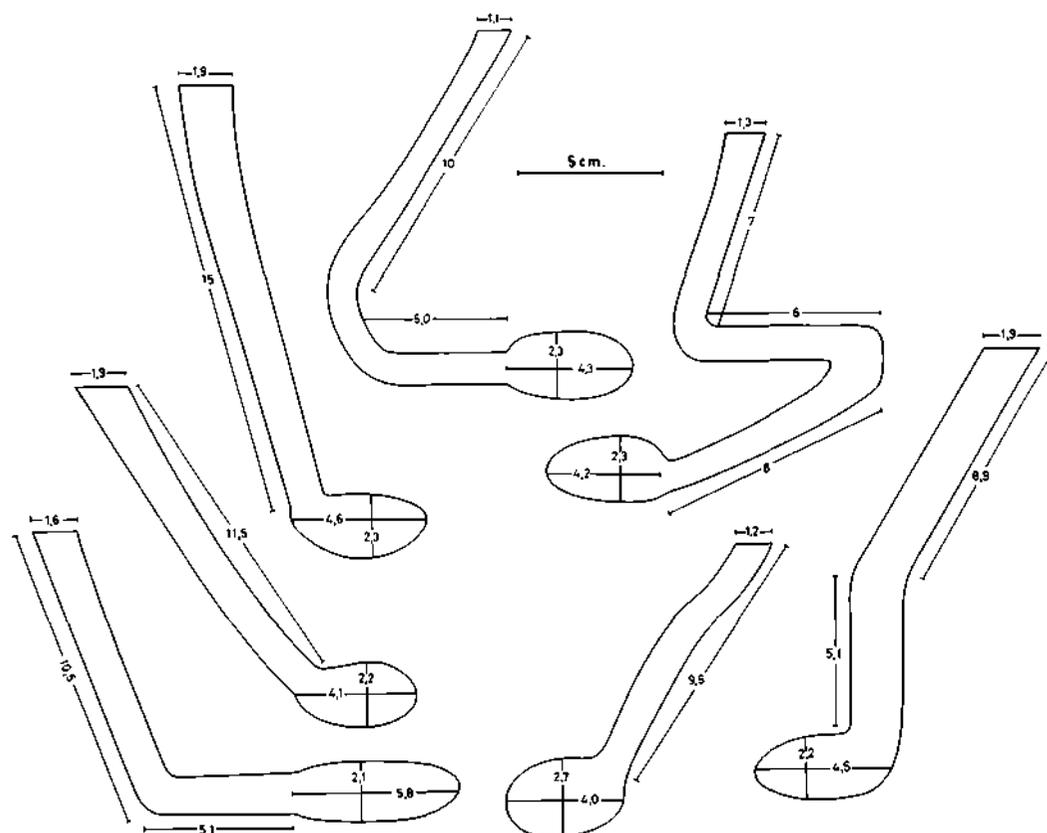


Figura 5. El nido central de la izquierda refleja el patrón general de *Sphex latreillei*, las modificaciones que se presentan en algunos de los nidos corresponden a obstáculos encontrados por la avispa durante la construcción.

Aprovisionamiento

Las hembras aprovisionan el nido con un número variable de presas. Mientras están motivadas para cazar ellas se muestran muy activas, realizan frecuentes vuelos hacia los árboles y si no logran capturar una langosta, retornan periódicamente al nido. Estos vuelos sirven probablemente para orientarse y reforzar el reconocimiento de la entrada, lo que es especialmente importante cuando, finalmente, vuelve con una presa, ya que el lugar exacto de aterrizaje en ese momento puede ser circunstancialmente muy variable.

El primer aprovisionamiento consiste en una sola ninfa de tamaño pequeño, ya que debido a que se realiza a comienzos de la estación, los ortópteros están todavía sin alcanzar su mayor desarrollo. Luego de este abastecimiento hay un cierre temporal de algunos días, cuya duración exacta no pudo ser determinada. El cierre es removido posteriormente, cuando la avispa inspecciona para constatar el estado de la larva y sus necesidades de mayor cantidad de alimento.

En las observaciones continuas de 11 h diarias realizadas sobre 10 nidos, durante un lapso de 9 días, se pudo apreciar que el segundo período de abastecimiento de la celdilla demora entre 1-6 días; el tiempo depende del número de presas que se consigan durante el día. En la mayor parte de los casos hubo un cierre temporal (7 de 10 casos), pero en 3 casos el nido permaneció permanentemente abierto.

Se realizaron varias observaciones de hembras en búsqueda de presas sobre los árboles, sin embargo la captura y paralización de langostas no pudo ser vista. Las presas acarreadas siempre mantienen cierta movilidad, pudiendo advertirse ligeros movimientos de palpos y antenas, temblores en las patas y también la realización de algunas funciones como aireación y eliminación de excretas, lo que concuerda con lo que ocurre en otras especies de *Sphex* (Krombein, 1984). La presa, así anestesiada, permanece en muy buenas condiciones de conservación, no se descompone ni adquiere hongos mientras está dentro del nido, pero apenas se saca al exterior se deshidrata rápidamente.

Si se protege adecuadamente puede durar por largo tiempo en laboratorio, pero no se recobra de la parálisis ni muda de cubierta corporal como hemos observado en algunas larvas de lepidópteros mordidos por vespídeos (Chiappa y Rojas, 1991).

Se puede observar hembras acarreado langostas desde la mañana hasta la tarde; sin embargo la mayor actividad de transporte es durante las horas de temperatura más alta del día. La presa es llevada hacia el nido en vuelo lento y colocada en el suelo junto a la entrada. Cuando la hembra ha descendido lejos del nido, porque la presa es muy pesada, o por algún otro motivo, ella se acerca realizando pequeños vuelos, semejantes a saltos, alternando con momentos en que arrastra la presa por el suelo. La mayor parte de las veces este recorrido toma un buen tiempo, porque ellas son asaltadas continuamente por los machos que detectan con facilidad el vuelo lento.

Durante las observaciones no se vio a las avispas realizar algún tipo de masticación o absorción de líquidos de las presas durante el transporte, como ocurre en otras especies (Brockman, 1985; Kurzewski, 1991). Hemos visto muchas langostas sin una de las patas posteriores lo que, posiblemente, es debido a un fenómeno de autotomía durante la caza.

Para el transporte de presas, las hembras toman la cabeza de la langosta con sus mandíbulas (en especial prefieren tomar la base de las antenas), al mismo tiempo que con los fémures del primer par de patas abrazan la zona del cuello y con los de las patas medias toman el cuerpo, usando eventualmente éstas y las posteriores para caminar arrastrando la presa (Figura 6).

La presa es abandonada por un tiempo corto de 7 a 30 seg en la entrada del nido, en "posición de

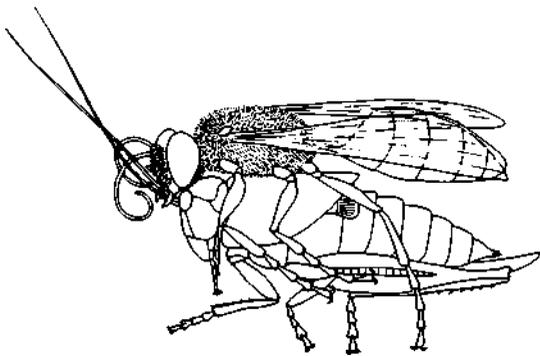


Figura 6. La hembra transporta la presa tomando con sus mandíbulas la cabeza, preferentemente las antenas; las patas medias abrazan el tórax de la langosta.

introducción", es decir, con la cabeza dirigida hacia la abertura del nido y el dorso hacia arriba, forma que es característica en especies de avispas de gran tamaño (Bohart y Knowlton, 1953). Durante este lapso las hembras realizan una inspección en el interior, se dan vuelta y aparecen de frente, tomando la presa por las antenas para introducirla al nido. Las avispas son capaces de reconocer la orientación de las presas, ya que si son puestas experimentalmente de otra manera, vuelven a ubicarlas adecuadamente, aunque para ello tengan que hacer un pequeño vuelo. Sin embargo, dentro de la celdilla, las langostas no tienen una posición determinada y se encuentran en diferentes direcciones.

La supuesta importancia de las antenas, en la manipulación y transporte de las presas, quedó confirmada cuando ellas fueron experimentalmente amputadas en algunas de las langostas dejadas a la entrada de los nidos. En estos casos la presa fue rechazada repetidas veces y finalmente abandonada o bien conducida a varios metros de distancia. Brockman (1985), describe una conducta semejante para *Sphex ichneumoneus*.

En experiencias en que se colocaban presas paralizadas a la entrada de los nidos, éstas eran aceptadas de inmediato cuando las hembras estaban cazando. En algunos casos incluso realizaban todas las conductas de caza, subiéndose sobre la langosta, tomándola con las mandíbulas por la cabeza y clavando el aguijón, en la base de las patas, como si la langosta no estuviera paralizada. Estas respuestas no se obtenían en forma indefinida, sino sólo hasta que se había llenado la celdilla; posteriormente se producía una actitud de rechazo de la presa, la que finalmente era arrojada fuera del nido. Cuando las hembras estaban realizando labores de limpieza, rechazaban reiteradamente las langostas ofrecidas.

Las especies de ortópteros más frecuentemente usadas como presas en la zona de Parral, son *Conocephallus vitticollis*, *Cosmophyllum olivaceum* y *Acanthodis miserabilis*, concordando con lo observado por Janvier (1926), quien también cita las mismas especies para otros lugares en Chile. En la zona también se encontraron las especies *Coryphoda albidicollis*, *Coniumoptera nothophagi* y otras tres no identificadas, todas de la familia Tettigoniidae. Curiosamente, en dos oportunidades, observamos transporte de larvas de *S. latreillei* (4º instar), sin embargo no fue posible determinar si ellas habían sido secuestradas de otros nidos o si correspondía a traslado de crías propias.

En áreas costeras de pastizales, donde aparentemente no hay ejemplares de los Tettigoniidae mencionados, se observó cacería sobre Proscopidae (V Región). Tal situación hace pensar en una conducta oportunista frente a la oferta del medio y una acción depredadora más amplia del género *Sphex*, que la conocida en base solamente de individuos de Tettigoniidae y Grillacrididae (Iwata, 1976). La frecuencia y tipo de presas encontradas dentro de los nidos parece reflejar la abundancia relativa de las especies, tanto en relación al área como a la temporada.

Se observa una gran cantidad de presas que son abandonadas sobre el terreno, lo que responde a dos circunstancias: 1) apareamiento múltiple, con asalto y fuerte competencia de los machos por entrar en cópula, generalmente con varios individuos involucrados; resulta así una conducta muy agresiva en que la hembra suelta la presa y, 2) por acción cleptoparasítica de otras hembras (Chiappa y Toro, 1994) (más raramente, las avispas son robadas por pequeños depredadores, como lagartijas). Aunque la mayor parte de las veces la hembra conserva la presa firmemente cogida entre sus patas hasta que el macho la deja en libertad luego de la cópula, otras sin embargo, sueltan la presa. En estos casos, cuando termina el apareamiento, la hembra emprende una búsqueda tratando de recuperarla pero, cuando la pareja se transporta a un lugar alejado el reencuentro es raro; las langostas abandonadas ya no son atractivas por falta de movilidad, aparte de que se secan rápidamente debido a las altas temperaturas del lugar. Lo anterior significa una pérdida importante de energía, sobre todo porque las presas son un recurso limitante para la población.

Respecto al abastecimiento, el comportamiento de los Sphecoidea muestra, en relación a otras subfamilias de Aculeata, una gran especificidad en la caza, observándose que es característico para una especie, tribu o para una subfamilia. Los géneros más especializados van a seleccionar sus presas también de manera más especializada, tienden a ser oligófagos, aunque no lleguen a ser monófagos, existiendo una relación positiva entre el tamaño de las presas y el número colectado para el aprovisionamiento de cada larva (Iwata, 1976).

El peso de las presas transportadas es algo mayor en promedio que el de las hembras (1,1 veces) (Tabla 5). Estas cifras están dentro de las estimaciones dadas para Sphecidae, donde las presas pueden ser hasta 4,5 veces más pesadas que las avispas (Iwata, 1976). El escaso peso encontrado por nosotros puede deberse a que las presas capturadas, a principios de la tempora-

da eran, en su mayor parte, ninfas; posiblemente más avanzada la época del año el peso promedio de las presas sea algo mayor. A nivel individuo no se apreció una relación directa entre el peso de la avispa y la presa, se pudo observar que hembras con distintos pesos transportaban presas de diversos tamaños, lo que sugiere ausencia o muy escasa selección de la presa en la búsqueda del recurso.

TABLA 5
PROMEDIO DEL PESO DE LAS HEMBRAS Y PRESAS

n= 30	X/grs	rango/grs
hembra cazadora	0.3371	0.277 - 0.451
presa	0.3718	0.264 - 0.481

El número de presas por celdilla varía entre 2 a 12 ($X = 5,5$; $n = 30$), el número máximo de 11 encontrado por Janvier cae dentro de este mismo rango. El número de presas enteras dentro de cada celdilla fluctuó entre 1 y 8 ($X = 2,72$; $n = 25$) y el de presas consumidas de 0-9 ($X = 2,48$; $n = 25$). El número de presas por celda probablemente refleja los tamaños variables de los ortópteros usados por *S. latreillei*.

La correlación entre el número de langostas consumidas y la longitud de la larva fue muy baja ($r = -0.181$; $n = 20$), probablemente debido al reabastecimiento de las celdillas; sin embargo está en relación a la tendencia, en cuanto a que se encontró un mayor número de ejemplares enteros en celdillas correspondientes a larvas más pequeñas.

De acuerdo a los resultados obtenidos el número de presas colectadas tiene, además, relación con el tamaño de la celdilla, de modo que se establece una correlación directa entre el volumen de ésta y el volumen de las presas (Figura 7). De la ecuación de la regresión lineal se puede estimar que el volumen de las presas corresponde aproximadamente al 25% del volumen total de la celdilla, diferencia atribuible a la disposición espacial de las presas.

Lo anterior puede ser interpretado como que el volumen de las presas, y no un cierto número de ellas, estaría determinando la conducta de transporte y el traslado de langostas, por lo tanto, el término de estas conductas estaría relacionado con la constatación del completo abastecimiento de la celdilla.

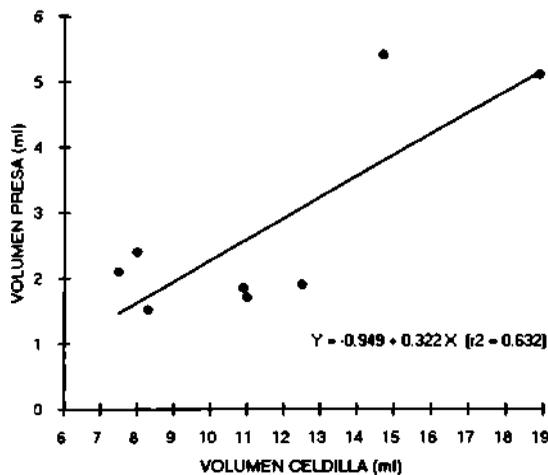


Figura 7. Regresión lineal de los volúmenes de las celdillas y sus contenidos.

Oviposición y cantidad de alimento

Las hembras colocan un solo huevo sobre la primera presa depositada en cada celdilla. El huevo es de color blanquecino, claramente visible, de 4,8 mm de longitud en promedio ($n = 5$). En todos los casos observados el huevo estaba colocado en la langosta, ventralmente entre las patas anteriores, con un extremo libre dirigido lateralmente, semejante a la posición que tiene en *Tachysphex japonicus* (Shibuya, 1933), *Sphex bilobatus*, *S. cognatus* (Evans et al., 1982) y *S. sericeus* (Krombein, 1984) (Figura 8). La posición del huevo parece estar relacionada con una mayor protección entre el primer par de patas, lo que no ocurre entre las patas medias y posteriores, particularmente estas últimas pueden perderse como se indicaba más arriba. Para Sphecidae se ha descrito que el lugar donde se coloca el huevo es aquél donde la hembra clavó el agujón; de este modo la larva puede succionar la hemolinfa que sale de la herida; se ha determinado también que la larva muere si se saca de ese lugar (Iwata, 1976).

Cierre del nido

El túnel del nido es cerrado con pequeños guijarros y pedacitos de hierbas secas recogidas de los alrededores de la abertura y acomodados con las mandíbulas. De vez en cuando la avispa se vuelve y arroja tierra suelta con las patas traseras, realiza alguna inspección, aplasta con la cabeza y vuelve a repetir las operaciones hasta que el nido queda totalmente tapado. No se observó que las hembras apisonaran la

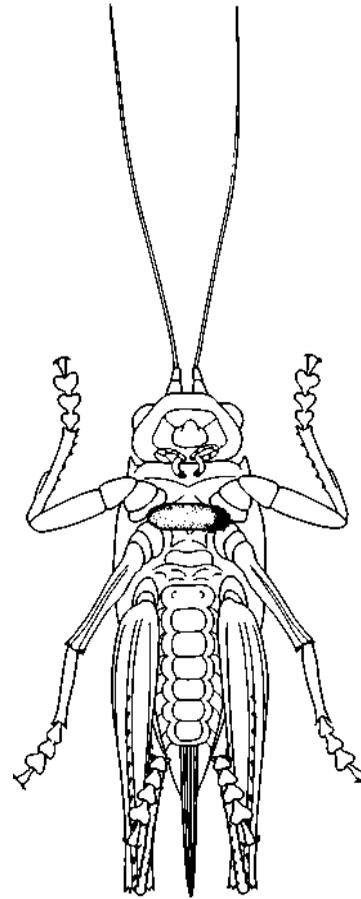


Figura 8. El huevo de la avispa es colocado entre las coxas anteriores; en este punto, la larva cuando nace encuentra fácil acceso al cuerpo de la langosta.

tierra con el abdomen como en *Tachysphex krombeini*, por ejemplo (Kurczewski, 1987).

Esta tarea se realiza generalmente en horas del atardecer; de 37 nidos observados el 70,3% fueron cerrados después de las 18:00 horas, sin embargo cuando la celdilla es abastecida más temprano o ha quedado a medio llenar el día anterior, el cierre puede ocurrir en otros momentos del día. Según Iwata (1976), una de las características más constantes de la conducta de los Sphecoidea que nidifican en el suelo es el cierre temporal de los nidos entre la caza de una presa y otra. El hecho también ocurre en *S. latreillei*, después de cazar la primera presa, ubicarla en el nido y ovipositar sobre ella; sin embargo durante el reabastecimiento el túnel se mantiene abierto durante parte o todo el proceso.

El cierre temporal y definitivo presenta una diferencia interesante en cuanto al tiempo que demora su realización; para el temporal el promedio ponderado es de 17,92 min ($r = 8-38$ min, $n = 15$), para el definitivo el promedio ponderado es de 28,77 min ($r = 16-71$ min, $n = 15$).

Desarrollo y emergencia

Las larvas crecen rápidamente y en pocos días están listas para hibernar, encerrándose en un capullo que ellas mismas fabrican (trabajo en preparación). El proceso de fabricación del capullo es realizado en una sola noche, luego que la hembra deja la última langosta. Al abrir el nido, al día siguiente del cierre, había una larva postdefecante con una envoltura recién confeccionada y todas las presas colocadas en la celdilla habían sido consumidas ($n = 9$).

En los últimos días de febrero, cuando ya casi no había hembras, se observó una zona con gran densidad de nidos terminados; éstos se podían visualizar fácilmente porque la abertura había sido sellada con la tierra producto de la excavación, más clara que la superficial; al excavar ocho de estos nidos pudimos encontrar los capullos de la temporada. La utilización de distintos tipos de materiales en la obstrucción de las galerías (pedacitos de hierba seca, granos de tierra, guijarros), son factores que, posiblemente, facilitan la salida del nuevo adulto, impidiendo de un año a otro, que la tierra se compacte demasiado y que el individuo emergente tenga dificultades en salir al exterior. En los túneles cerrados la dirección exacta de las galerías es difícil de determinar, lo único que se podía visualizar fácilmente eran las celdillas con el capullo y la larva hibernante en su interior.

Los individuos adultos que recién salían del nido emergían entre las 10 y las 18:30 h. En 4 días de observación se obtuvo un total de 13 ejemplares, 5 hembras y 8 machos en 4 m² de terreno, en plena temporada reproductiva. La emergencia se realiza durante toda la época de reproducción, lo que se confirmaba además por el color rojo muy intenso de los nuevos ejemplares, alas con bordes enteros y sin mayor desgaste.

Patrón conductual

En relación a la conducta de nidificación en el suelo, que presentan algunos Hymenoptera, Evans (1966a) indica tres objetivos principales: - construir un nido para proteger el huevo - ovipositar y - asegurar el alimento que requiere la larva. Estas tres fases

están relacionadas de distinta manera en las diferentes especies de Aculeata; en relación a ellas propone, para la familia Sphecidae, la siguiente secuencia de especialización en la nidificación;

$$VIO \rightarrow IVO \rightarrow IOV$$

(V: aprovisionamiento; I: construcción del nido; O: oviposición)

Esta secuencia es modificada posteriormente por Iwata (1976), separando el aprovisionamiento (V) en paralización (P) y transporte (T), agregando además la actividad de cierre (C).

De acuerdo a nuestras observaciones en hembras marcadas con nidos identificados ($n = 18$), se encontraron los siguientes resultados: 50% de los nidos fueron cerrados temporalmente, 22% permanecieron abiertos, el resto (28%) cerró definitivamente (porque probablemente ya estaban en la etapa final al inicio del control). De acuerdo a lo anterior, 72% de los nidos fueron abastecidos progresivamente. La secuencia de nidificación observada fue la siguiente: construcción del nido, transporte de una presa paralizada, oviposición sobre la misma, cierre temporal, transporte de 4-12 presas paralizadas y finalmente cierre definitivo del nido. Por ello se plantea el siguiente patrón conductual para *S. latreillei*, utilizando comparativamente la fórmula de Iwata (1976):

$$I(P T)I O C (P T)4-12 C$$

La fórmula concuerda con la propuesta para el género *Sphex* I P T O (P T)n C (Iwata, 1976) aunque existe cierre temporal después de la oviposición.

La secuencia establecida coloca a la especie en un grado de especialización intermedia:

(I V O), cuando se la compara con la fórmula de Evans (1966b), lo que no difiere del modelo encontrado para otros géneros de Sphecoidea, como *Iso-dontia*, *Pison*, *Trypoxylon*, *Sceliphron* y *Bembix*, pero es distinta de otras variaciones que se han encontrado en la Superfamilia, donde se dan todas las secuencias de especialización en las conductas de nidificación (Iwata, 1976).

El patrón de conducta semejante al de otras especies de *Sphex* y de otros géneros sugiere, concordando con Iwata (1976), que un patrón conductual no necesariamente puede o debe ser comprendido en su totalidad, desde su función y su relación causal, sino que debe ser entendido, además, en un contexto evolutivo.

No debería eliminarse la idea de que existen conductas que cambian en las especies y que los mismos

caracteres de comportamiento que en algunas se presentan rígidos, en otras pueden posibilitar una cierta o una total flexibilidad. Es decir, dentro de un grupo animal, un patrón conductual estricto puede progresar a una flexibilidad del comportamiento, como cuando las especies pasan de una vida solitaria a un modo de vida más agregado. En estos aspectos, *S. latreillei* es típicamente una avispa de vida solitaria, que presenta un patrón en su conducta de nidificación donde cada fase del comportamiento se cumple en forma independiente, sin referencia al objetivo final y además, debe ser concluida en su totalidad antes que se continúe con la fase siguiente; puede, sin embargo, haber

Caracteres primitivos

- sin cortejo
- excavan con las mandíbulas asistidas por patas anteriores y medias
- sin cierre en las celdillas
- sin galerías falsas
- cazan heterometábolos
- sólo paralizan la presa
- toman la presa con mandíbulas y patas
- dejan el huevo sobre la presa
- capullo sin poros
- no limpian la celda de restos de presas

De todos estos caracteres solamente un 25% son claramente especializados para *S. latreillei*, por lo que en líneas generales la conducta de nidificación corresponde más bien a un tipo primitivo. Los caracteres considerados se refieren particularmente a la conducta de las hembras, que acercan a la especie a comportamientos de géneros más especializados como *Bembix* (Kimsey *et al.*, 1981). Por lo demás hay algunos caracteres de calidad más bien intermedia, que son discutibles en cuanto a su condición de primitivos o especializados. Es el caso de la nidificación en áreas no tan extensas, alimentación en corolas abiertas o lejanía de la zona de caza respecto a la zona de nidos.

Hay que considerar, además, que la condición alcanzada por esta especie, según la comparación con los caracteres de Evans (1966a), tiene sólo un valor relativo, por la metodología utilizada en la evaluación de las características, pero es útil para establecer relaciones básicas entre los grupos o las especies.

La nidificación en agrupaciones de *S. latreillei*, en áreas con características bastante definibles, plantea un primer problema teórico en cuanto al rol de las

algunas posibilidades de respuestas diferentes, como la estrategia alternativa de cleptoparasitismo desarrollada por las hembras (Chiappa y Toro, 1994), la flexibilidad frente a las presas que captura o la fabricación de un cierre temporal durante el acarreo de presas.

En orden a discutir y realizar estudios comparativos de comportamiento Evans (1966a) seleccionó una serie de caracteres para analizar el grado de especialización conductual para la familia Sphecidae (la distinción parece ser intuitiva y no corresponder a un sistema hennigiano). Al comparar estos caracteres tenemos lo siguiente para *S. latreillei*:

Caracteres especializados

- preferencia por lugares secos
- construyen una sola celda
- con cierre temporal
- aprovisionamiento progresivo
- cierre final cuidadoso

condiciones ambientales externas. De acuerdo a Stephen *et al.* (1969), las agrupaciones son producidas y limitadas exclusivamente por estos factores (tales como temperatura, humedad, topografía, vegetación y parásitos), de manera que la vecindad de nidos no corresponde a un factor intrínseco de la especie.

Cualquiera que sea la mejor explicación, entre éstas u otras posibles, el área de nidificación juega un rol de mucha importancia para el proceso reproductivo, donde los individuos pueden interactuar e influir sobre las conductas de otros y donde todas las condiciones ambientales están bien ajustadas a los requerimientos de la especie. Al respecto, el hecho de que las hembras sólo transporten una presa para colocar el huevo y no se realice un abastecimiento masivo también concuerda con una menor abundancia de presas al principio de la temporada.

La persistencia de las áreas de nidificación a lo largo de los años ha sido ampliamente discutida (Thornhill y Alcock, 1983), su existencia refuerza también la idea de su importancia. Algunos de los siguientes factores pueden estar relacionados con esta permanencia.

- nacimiento de hembras y machos en el lugar. Se produce así un reconocimiento inmediato para las primeras, para regresar a un lugar seguro y alojar en su túnel de origen o en alguno vecino.
- ausencia de parásitos o depredadores en cantidad significativa como para reducir seriamente la población (de 70 nidos excavados, 8% de los nidos estaban parasitados); la circunstancia opuesta disminuiría el número de individuos, influyendo también en la situación anterior,
- disponibilidad de alimento, tanto de néctar para los adultos que visitan las flores, como de ortópteros que sirvan a los estados juveniles,
- existencia de espacios adecuados, en este caso, de lugares abiertos donde sea posible la percepción del medio, además vuelo expedito para interactuar con específicos, con existencia de perchas para los machos que faciliten la detección de hembras (por medio de mecanismos de visión, entre otros),
- condiciones climáticas o edáficas adecuadas, por ejemplo, donde no haya raíces densas que impiden la excavación o construcción de celdillas, la relativa estabilidad de la temperatura interna de los nidos o la calidad y estructura de los suelos.

Algunos autores relacionan la reutilización de las celdillas con la dormancia de las especies y la erosión de los terrenos. Así, según Evans y Matthews (1973), en *Trachypus peciolatus* (Sphecidae) hay indicios de reutilización de celdillas debido, probablemente, a que las generaciones no están separadas por un período de dormancia; en estas condiciones no se producen los problemas de erosión, que afectarían a largos períodos de permanencia de los jóvenes en el interior de los nidos. Aunque en *S. latreillei* existe un largo tiempo de dormancia larval, que dura alrededor de ocho meses, los problemas de erosión parecen ser menores por las condiciones del terreno y protección de la vegetación, lo que justificaría la reutilización de celdillas.

CONCLUSIONES

S. latreillei ha desarrollado una conducta de reproducción en relación a su tendencia gregaria y a la utilización de las mismas áreas de nidificación durante varios períodos reproductivos, ya que ellas conservan sus características ambientales.

El proceso de nidificación de las hembras comprende una secuencia de varias conductas, en un patrón que concuerda con el de otros géneros de la familia Sphecidae.

Se establece la siguiente fórmula conductual para la especie: I (P T)1 O C (P T)4-12 C. Esta fórmula es la misma para otros géneros de Sphecidae como *Isoodontia*, *Pison*, *Trypoxylon*, *Sceliphron* y *Bembix*.

Se observa aprovisionamiento progresivo o cuando menos en dos etapas, a diferencia de otros *Sphex*.

La comprensión de posibles relaciones filogenéticas, a través de este estudio, no es clara, siendo necesario el conocimiento de otras especies genealógicamente próximas y, particularmente, de algunas que habiten los mismos tipos de áreas geográficas.

AGRADECIMIENTOS

Nuestros sinceros agradecimientos al Sr. E. Gardeweg, del Fundo Castillo, por permitirnos realizar los estudios en su propiedad. También a los profesores Rodrigo Villaseñor de la Universidad de Playa Ancha (Colaborador del presente Proyecto FONDECYT), Otto Zöllner de la Universidad Católica de Valparaíso, quienes determinaron las especies vegetales; Jaime Solervicens de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, y Mario Elgueta del Museo Nacional de Historia Natural, quienes identificaron los Orthoptera.

REFERENCIAS

- ALTMANN, J., 1974. Observation study of behavior sampling methods. International Journal of Comparative Ethology. Vol. XLIX. Parts 3-4: 227-267.
- BOHART, G.E. y G.P. KNOWLTON, 1953. Notes on mating prey provisioning and nesting of *Sphex procerus* (Dahlbom). Proc. Ent. Soc. Washington. 55 (2): 100-101.
- BROCKMANN, H.J., 1985. Provisioning behavior of the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus*(L.) (Sphecidae). Journal of the Kansas Entomological Society. 58 (4): 631-655.
- CHIAPPA E. y M. ROJAS, 1991. Biología de *Pachodynerus peruensis* (Saussure). Eumenidae (Vespidae), características del nido y formas juveniles. Rev. Chilena Ent. 19: 45-50.
- CHIAPPA E. y H. TORO, 1994. Estrategias de aprovisionamiento de nidos en la avispa *Sphex latreillei*. Lepeletier (Hymenoptera: Sphecidae). Acta Ent. Chilena 19: 7-11.
- EVANS, H.E., 1966a. The behavior patterns of solitary wasps. Ann. Rev. Ent., 11: 123-154.
- EVANS, H.E., 1966b. The comparative ethology and evolution of the sand wasps. Harvard University Press. England. 566 pp.
- EVANS, H.E. y R.W. MATTHEWS, 1973. Observations on the nesting behavior of *Trachypus peciolatus* (Spinola) in Colombia and Argentina. Journal of the Kansas Entomological Society. 46 (2): 165-175.
- EVANS, H.E. y R.W. MATTHEWS, 1974. Observations on the nesting behavior of South American sand wasps (Hymenoptera). Biotropica 6(2): 130-134.

- EVANS, H.E., A.W. HOOK y R.W. MATTHEWS, 1982. Nesting Behavior of Australian wasps of the genus *Sphex* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Natural History*. 16: 219-225.
- IWATA, K., 1976. Evolution of instict: Comparative ethology of Hymenoptera. Smithsonian Institution and the National Science Foundation. Washington D.C.
- JANVIER, H., 1926. Observaciones entomológicas: Los esfexos de Chile. *Anales de la Universidad de Chile*. Año IV: 5-69.
- KIMSEY, L.S., R.B. KIMSEY y C.A. TOFT, 1981. Life story of *Bembix inyoensis* in Death Valley (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 54 (4): 665-672.
- KROMBEIN, K.V., 1984. Biosystematic studies of Ceylonese wasps. XII: Behavioral and life history notes on some Sphecidae (Hymenoptera: Sphecidae). *Smithsonian Contribution to Zoology*. N° 387: 1-30.
- KURCZEWSKI, F.E., 1987. Nesting behavior of *Tachysphex laevifrons* and *T. crassiformis* with a note on *T. krombeini* (Hymenoptera: Sphecidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 89 (4): 665-730.
- KURCZEWSKI, F.E., 1991. Nesting behavior of *Tachysphex tarsatus* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 64 (3): 300-323.
- SAIZ, F., 1980. Experiencias en el uso de criterios de similitud en el estudio de comunidades. *Arch. Biol. Med. Exp.* 13: 387-402.
- SHIBUYA, K., 1933. Biological notes on *Tachysphex japonicus* Iwata. *Trans. Kansai Ent. Soc.* 4: 51-64.
- STEPHEN, W.P., G.E. BOHART y P.F. TORCHIO, 1969. The Biology and external morphology of bees. With a synopsis of the genera of Northwestern America. Agricultural Experiment Station. Department of Printing. Oregon State University. Corvallis, Oregon. 140 pp.
- THORNHILL, R. y J. ALCOCK, 1983. The evolution of Insect mating systems. Harvard Univ. Press. Cambridge. 547 pp.
- TORO, H. y E. CHIAPPA, 1994. Hipótesis sobre factores determinantes de dimorfismo sexual en *Sphex latreillei* Lepelletier (Hymenoptera: Sphecidae). *Acta Ent. Chilena* 19: 13-19.