

**ESTRUCTURA MUSCULAR FEMORAL DE XEROMELISSINAE
(HYMENOPTERA, COLLETIDAE)***

**FEMORAL MUSCULAR STRUCTURE OF XEROMELISSINAE
(HYMENOPTERA, COLLETIDAE)**

HAROLDO TORO y J. C. MAGUNACELAYA**

ABSTRACT

A comparative study of the posterior tibial muscles is made in the following species of Xeromelissinae: *Chilicola (Chilicola) rubriventris*; *Ch. (Oediscelis) vernalis*; *Ch. (Stenoediscelis) inermis*; *Ch. (Idioprosoptis) chalcidiformis*; *Chilimelissa luisa*; *Xenochilicola mamigna* y *Xeromelissa wilmottae*. In all the species with enlarged femora, the flexor muscle is highly enlarged and inserted dorsally in the basitibial area; the extensor muscle is not modified. The enlargement of the tibia is not related to the tarsal muscle size. The tibial muscles of the females and the males with not enlarged posterior femora are unmodified. *Neofidelia profuga* (Fideliidae) and *Leucospis hopei* (Leucospidae) are similar, when compared with Xeromelissinae, but the shape of the tibia and other characters point out a different function. The enlarged femora of *Pararhophites orobinis* (Anthophoridae), shows a larger extensor muscle. The presence of grasping structures in the posterior region of the males of Xeromelissinae suggest a role in mating.

Key Words: Hymenoptera; Xeromelissinae; muscles; enlarged femora.

INTRODUCCION

La existencia de fémures posteriores dilatados es un carácter frecuente en machos de varias especies de Xeromelissinae (Toro y Moldenke, 1979), presentándose también ocasionalmente en varios otros grupos de Apoidea e incluso en otros taxa alejados filogenéticamente dentro del orden Hymenoptera.

En numerosas oportunidades se ha asociado este engrosamiento del fémur con capacidad de salto (Bernard, 1951), sin haber hecho observaciones de comportamiento o realizado estudios de musculatura que fundamenten esa presunción. Sin embargo, algunas observaciones relativamente recientes hechas en Chalcidoidea, muestran un funcionamiento muy distinto, con una participación importante de las patas posteriores en la manipulación de las presas sobre las cuales ellos ovipositan (Cowan, 1979).

Se plantea el presente trabajo teniendo en cuenta un posible rol de prehensión y no de salto para las patas posteriores con fémures ensanchados de Xeromelissinae; la existencia de

este carácter sólo en machos induce a pensar en un posible rol de fijación durante el apareamiento.

Se hace un estudio de la musculatura de los fémures posteriores, pensando en que el desarrollo muscular puede dar buenos indicios de su función; se han realizado al mismo tiempo observaciones en otras especies de Apoidea y una de Leucospidae, tratando de tener una mejor información comparativa.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. J. Rozen del American Museum of Natural History, por habernos proporcionado material de *Pararhophites orobinis* colectados por él en Pakistán; al Dr. Z. Boucek del Commonwealth Institute of Entomology por la información proporcionada acerca del género *Leucospis* y a la Sra. Carmen Tobar por la colaboración prestada en la confección de los dibujos que acompañan al texto.

MATERIALES Y METODOS

Se utilizaron ejemplares secos, machos y hembras de las siguientes especies: *Chilicola (Chilicola) rubriventris* Spinola, 1851; *Chilicola (Oediscelis) vernalis* (Philippi, 1866); *Chilicola (Steno-*

*Trabajo financiado por la Dirección General de Investigaciones de la Universidad Católica de Valparaíso.

**Laboratorio de Zoología; Universidad Católica de Valparaíso; Casilla 4059; Valparaíso, Chile.

discelis) inermis Friese, 1906; *Chilicola (Idioprosopis) chalcidiformis* (Maede-Waldo, 1914); *Chilimelissa luisa* Toro y Moldenke, 1979; *Xeromelissa wilmattae* Cockerell, 1926; *Neofidelia profuga* Michener y Moure, 1955; *Leucospis hopei* Spinola, 1851 y de ejemplares conservados en líquido de *Pararhophites orobinis* Morowitz.

Se sacaron las patas posteriores de los ejemplares secos desprendiendo la articulación coxa-cuerpo. Considerando la fragilidad del material se tuvo especial cuidado de no romper la coxa u otras estructuras de los apéndices. En el caso de *P. orobinis*, conservado en líquido, la pata se secó con papel filtro y se dejó expuesta al aire durante 3 horas hasta que la cutícula estuvo totalmente seca.

Se procedió a pegar ambas patas, izquierda y derecha, a un portaobjetos por la cara externa e interna, respectivamente. Se utilizó como pegamento esmalte incoloro para uñas o un adhesivo instantáneo sintético. En el primer caso se colocó una gota de esmalte en un portaobjetos, cuidando que fuera lo suficientemente grande como para adherir toda la pata y sin preocuparse de que alguna o la mayor parte de ella quedase cubierta por el adhesivo. Se dejó secar durante seis o siete días a temperatura ambiente, hasta que el esmalte estuvo endurecido.

Cuando se usó adhesivo instantáneo, se tuvo la ventaja de poder disponer del apéndice, sólidamente fijado, dentro de un plazo no mayor de 30 min.

Se procedió luego a sacar cuidadosamente la cutícula, en pequeños trozos, con una aguja fina. En estas condiciones los músculos se desprenden con facilidad de su área de origen y permanecen fijos por sus puntos de inserción. Como toda la masa muscular se encuentra endurecida, por estar completamente seca, se observa muy bien toda la extensión y límites del origen del músculo, el número de fibras y su dirección.

Se observa también, a veces, que el músculo puede encontrarse dividido longitudinalmente en algunos fascículos producidos por la contracción debida a la deshidratación. Esta fasciculación no impide apreciar el tamaño total del músculo y, por cierto, no se produce en los ejemplares conservados en líquido.

Las observaciones y los dibujos que acompañan al texto fueron realizados con la ayuda de un microscopio estereoscópico Zeiss IVb.

RESULTADOS

En los fémures posteriores dilatados de los machos de *Ch. rubriventris* se observa un gran desarrollo del músculo flexor tibial; existe un gran fascículo, con fibras que se originan en una ancha banda longitudinal media en la cara interna (Fig. 1, int.), mientras en la cara externa (Fig. 2), que es la más convexa, el origen del flexor ocupa casi toda la superficie, con dos áreas distintas que corresponden a sus respectivos fascículos. El músculo extensor está constituido por pocas fibras que se insertan en una lámina membranosa dorsal, unida a un pequeño proceso tibial dorsal (Fig. 1, ext.).

El tendón del flexor es relativamente largo, de manera que los fascículos musculares toma, en parte, disposición pinnada, obteniéndose así ventajas mecánicas para la contracción. La inserción distal a semejanza de lo descrito para *Apis* (Snodgrass, 1956) se realiza en una placa a nivel de la articulación; en *Ch. rubriventris* esta placa se continúa, en el extremo proximal de la tibia, en una pequeña esclerificación en forma de V, cuyos brazos se introducen en una excavación tubular hasta alcanzar la cara anterior, marcándose externamente en la zona basitibial como un punto claro a cada lado; resultado de esta disposición el extremo proximal interno de la tibia toma forma bicóncava, dejando una protuberancia al centro que no tiene mayor relación con el músculo flexor (Fig. 2a).

El reforzamiento tegumentario necesario para resistir la presión puntual que genera el músculo flexor, se marca externamente, cerca del extremo proximal anterior de la cara externa, por un repliegue marcado en la zona basitibial.

En la tibia la dilatación ventral no corresponde exactamente a un aumento del volumen muscular o de área de origen de fibras. Las grandes proyecciones ventrales están vacías, de modo que no hay músculos extensores o flexores capaces de realizar movimientos tarsales especialmente fuertes. La dilatación tibial parece estar relacionada más bien como un sistema de ajuste a la forma particular del fémur o servir en parte como un mecanismo de resistencia a la flexión (Figs. 1 y 2).

Las patas posteriores de la hembra (Figs. 3 y 4) no presentan modificaciones especiales; los músculos extensores y flexores de la tibia son,

entre sí, de tamaño semejante, aunque ligeramente mayor el segundo que el primero. La inserción en la tibia es semejante al macho, pero las depresiones para los tendones hacia la cara anterior son pequeñas y ubicadas bien externamente, formando una zona basitibial muy poco marcada.

Los machos de *Chilicola (Oediscelis) vernalis* (Fig. 5), no difieren mayormente de lo descrito para *Ch. rubriventris*; la mayor parte del fémur se encuentra conteniendo un poderoso músculo flexor y un débil extensor dorsal. La inserción del flexor tibial se aprecia como una mancha clara en la zona basitibial; la mayor dilatación distal tibial no contiene musculatura. Las hembras (Fig. 6), no presentan modificaciones especiales externas ni de musculatura con respecto a *Ch. rubriventris*.

Los fémures de los machos *Chilicola (Stenodiscelis) inermis* (Figs. 7-8-9-10) son apreciablemente distintos de los anteriores, semejantes a las hembras y sin grandes modificaciones. La mayor dilatación ventral de los machos permite que el flexor se encuentre algo más desarrollado que el extensor, mientras que en las hembras alcanzan un desarrollo semejante. Las tibias de los machos, marcadamente deprimidas lateralmente, permiten el origen de los músculos tarsales, fundamentalmente hacia los bordes, tendiendo a dejar libre la zona media. Tanto en machos como en hembras el número de fibras musculares es apreciablemente menor que en *Ch. rubriventris*.

En *Ch. (Idioprosopis) chalcidiformes* (Figs. 11 al 14), los fémures del macho son fuertemente ensanchados, conteniendo un poderoso músculo flexor y un débil extensor; las áreas de origen del primero son proporcionalmente algo más largas que en *Ch. rubriventris*; el tubérculo ventral distal no contiene musculatura. Por su parte la tibia posee un área basitibial muy marcada, que en vista lateral forma un ángulo abierto con su borde externo; en ella se advierten claramente las inserciones del apodema que continúa al flexor tibial, como un punto claro a cada lado. La proyección distal de la tibia no contiene músculos tarsales. Hembras sin modificaciones.

El ensanchamiento de los fémures posteriores de los machos de *Chilimelissa luisa* (Figs. 15 y 16) es mucho menos marcado que en *Ch. rubriventris* o *Ch. chalcidiformis*; sin embargo el

mayor desarrollo comparativo del flexor se mantiene, con área de origen en los dos tercios proximales (*Chilimelissa* presenta como condición general, fémures posteriores no modificados). En el área basitibial se observan, muy notorios, los dos puntos claros que marcan la inserción del apodema del flexor tibial en la cara externa. El ángulo distal interno de la tibia, que es levemente proyectado, no contiene musculatura.

Las hembras poseen fémures delgados, sin características especiales (Figs. 17 y 18).

Xenochilicola mamigna (Figs. 19 a 22), no presenta modificaciones femorales en machos ni en hembras. El número de fibras musculares presentes es mucho más reducido que en las especies anteriores, probablemente en relación a su muy pequeño tamaño.

Los machos de *Xeromelissa wilmattae* (Figs. 23 y 24), presentan fémures posteriores fuertemente ensanchados, semejantes a *rubriventris*, pero mientras la dilatación de esta última es más marcada en la región proximal, el fémur de *Xeromelissa* se muestra más dilatado a nivel medio, lo que está relacionado con una mayor área de origen muscular. el músculo flexor es enormemente desarrollado, mientras que el extensor contiene relativamente pocas fibras unidas a una lámina dorsal (como en *rubriventris*).

En la base de la tibia la inserción del tendón, que prolonga al músculo flexor, es bien marcada por un punto claro a cada lado.

La fuerte dilatación tibial no corresponde a un aumento proporcional de los músculos tarsales, éstos tienen su área de origen fundamentalmente en la mitad proximal de la tibia. La forma de la tibia, por su cara interna, se ajusta muy bien a la concavidad que deja la cara interna del fémur más al trocánter.

En las hembras las patas posteriores no presentan modificaciones especiales (Figs. 25 y 26).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El engrosamiento de los fémures posteriores de los Xeromelissinae está directamente relacionado con el aumento de volumen del flexor tibial, mientras que en todos los casos estudiados el extensor se muestra pobremente desarrollado, con fibras unidas a una lámina dorsal. Esta construcción no permite ninguna posibilidad de salto; opuestamente, la gran cantidad de

fibras que componen el flexor indica, sin lugar a dudas, la función prehensora de las patas posteriores de los machos.

Varias otras estructuras interesantes se observan también en el mismo sentido:

- Una disposición semipinnada de las fibras del flexor, que se fijan a un apodema central, esta disposición permite la acción de un mayor número de fibras que, aunque más cortas, mantienen las mismas posibilidades de acortamiento del músculo, logrando al mismo tiempo una mayor fuerza en la prehensión.
- La tibia dilatada y comprimida lateralmente, no está relacionada con un aumento de área de origen de músculos tarsales. En todas las especies estudiadas aproximadamente el tercio distal no está ligado a musculatura. La compresión lateral debe entenderse entonces en relación a una función diferente, que puede ser una mayor resistencia a la fuerza de pandeo provocada por el flexor; esta mayor resistencia se obtiene por aumento de la sección y permite ejercer una presión considerable sin que hayan deformaciones que absorban al fuerza del músculo.
- La forma de la cara interna de la tibia que concuerda bien con la cara interna del fémur y parte del trocánter, produciendo: a) un contacto estrecho entre el borde interno y el fémur, excepto en el cuarto distal; b) la formación de una concavidad hacia la parte mesal de ambos segmentos y c) una relación más o menos variable en el cuarto distal, de acuerdo a las modificaciones presentes en el ápice de la tibia. Esta relación particular de la porción distal, induce a pensar en una función de valor intraespecífico, ya que allí se encuentran ubicadas modificaciones externas constantes y diferentes para cada especie.
- La prolongación del músculo flexor por un apodema que se ubica muy distalmente en la zona basitibial.

La fijación del apodema en la cara externa de la tibia permite una mejor compresión entre las superficies internas de tibia y fémur; esta misma situación hace posible una buena dirección para la contracción de las fibras musculares, aun cuando ya se haya logrado contacto. Por otra parte la inserción tan distal, en el área basitibial permite un alargamiento de la palan-

ca que hace el músculo con respecto al eje de rotación, con el consecuente aumento de potencia en la capacidad de prehensión (Fig. 2a).

La comparación de estas estructuras con otras especies de fémures posteriores dilatados indica:

1. Que en *Neofidelia profuga* (Figs. 27 y 28), la disposición de los músculos tibiales es muy semejante a *Xeromelissinae*. El extensor es muy débil mientras que el flexor es muy desarrollado; la inserción del apodema en la cara externa de la tibia, también semejante, aunque algo más alejada del eje de rotación; el punto claro de engrosamiento tegumentario, que se advierte en *Xeromelissinae*, no se aprecia en esta especie debido al color oscuro de la cutícula.

La estructura de la tibia, en cambio, se muestra bastante diferente: primero por presentar una menor sección de resistencia a la fuerza de pandeo, segundo por ajustar, más o menos bien al fémur, por su bordes externo y mesal, dejando hacia el centro un surco piloso libre y, tercero, por presentar un flexor del tarso muy desarrollado. El tamaño de este último está en relación con la estructura del primer segmento del tarso que forma un par de poderosas garras.

Aunque Rozen (1970), indica no haber sido pinchado por las patas posteriores de los machos, toda la organización de éstas apunta en ese sentido: el desarrollo del flexor tibial, la longitud de la tibia y su sección transversal relativamente menor comparada con *Chilicola*, el desarrollo del flexor tarsal y las agudas garras basitarsales.

Todo lo anterior parece indicar que, si bien las patas no son usadas contra depredadores, ellas desempeñan algún rol prehensor que es necesario determinar. Las características de la tibia se ajustan muy bien a la realización de una presión puntual efectuada por las garras del basitarso.

Las patas de la hembra no presentan modificaciones.

2. La estructura de *Pararhophites orobinis* (Figs. 29 y 30), es bastante diferente de las anteriores por el importante desarrollo del extensor tibial, que llega a ser casi tan grande como el flexor. Las caras internas del fémur y tibia son algo aplanadas, de manera de posibilitar un contacto estrecho; pero la mayor parte de la tibia se caracteri-

za por su sección casi circular que indica poca fuerza en una posible función prehensora.

Si bien el tamaño del flexor tibial, así como las caras internas de los segmentos involucrados (tibia y fémur), indican claramente la importancia de la prehensión en *Pararhophites*, el especial desarrollo del extensor plantea la posibilidad de salto o de extensión violenta de la tibia; ninguna de estas dos ha sido observada por Rozen ni tampoco la importancia de la prehensión (comunicación personal).

El análisis de estas estructuras no permite una mayor precisión del uso de los apéndices en el ambiente.

3. Se hizo también una comparación con *Leucospis* (Figs. 31 a 34); creíamos que ésta podría dar algunas luces especialmente interesantes, porque la función de las patas de este grupo ha sido postulada en sentidos diametralmente distintos en la literatura entomológica: Bernard (1951) sugiere la posibilidad de salto para los Chalcidoidea de patas engrosadas; mientras que las observaciones de Cowan (1979) indican que las patas posteriores de *Chalcis* (Chalcididae), son utilizadas en la manipulación de presas sobre las que ellos ovipositan; Cowan sugiere que las patas de *Leucospis* son utilizadas en este mismo sentido. Obviamente este último planteamiento indica una función prehensora, opuesta a la extensión violenta necesaria para el salto, señalada por Bernard.

A semejanza de lo que ocurre en Xeromelissinae el músculo extensor es débil, mientras que el flexor tiene un volumen considerable, con gran número de fibras.

De acuerdo a esta estructura las posibilidades de salto en *Leucospis* son prácticamente nulas, mientras que se encuentra todo lo necesario para realizar una prehensión eficiente.

Algunos otros aspectos son interesantes de mencionar: el borde dentado del fémur, la tibia angosta y delgada, el enorme desarrollo de la coxa y de su musculatura interna, la inserción del apodema del flexor tibial y la presencia de las mismas estructuras tanto en machos como en hembras:

— El borde dentado del fémur y la tibia delgada sugieren la importancia de una acción puntual, de modo que los dientes femorales ejercen una considerable presión, no tanto por la

fuerza con que actúa la tibia, sino por la escasa superficie de cada diente. El angosto borde interno de la tibia se ajusta a un surco suave que se forma por dentro de la corrida de dientes.

— El enorme desarrollo de la coxa y de su musculatura interna indica no sólo movilidad del trocánter y del fémur que lo acompaña, sino también una relativa fuerza en el movimiento, considerando la vecindad de la inserción de los músculos con respecto al eje de giro. Estas posibilidades de movilidad pueden considerarse bien relacionadas con la manipulación de presas propuestas por Cowan para las hembras; faltan observaciones directas que permitan determinar la funcionalidad en los machos.

Comparativamente, el escaso desarrollo de las coxas de los machos de Xeromelissinae indica una prehensión más bien estable, sin que haya cambio de posición una vez lograda la fijación.

Por otra parte, suponiendo una función de prehensión, la inserción proximal del apodema en la cara interna de la tibia, no proporcionaría a las fibras una muy buena posición de contracción, cuando la tibia se encuentra completamente flectada. Esta construcción está de acuerdo más bien con las posibilidades que da el grosor de la tibia y la presencia de dientes, mostrando la mayor importancia que adquiere la presión puntual en *Leucospis*.

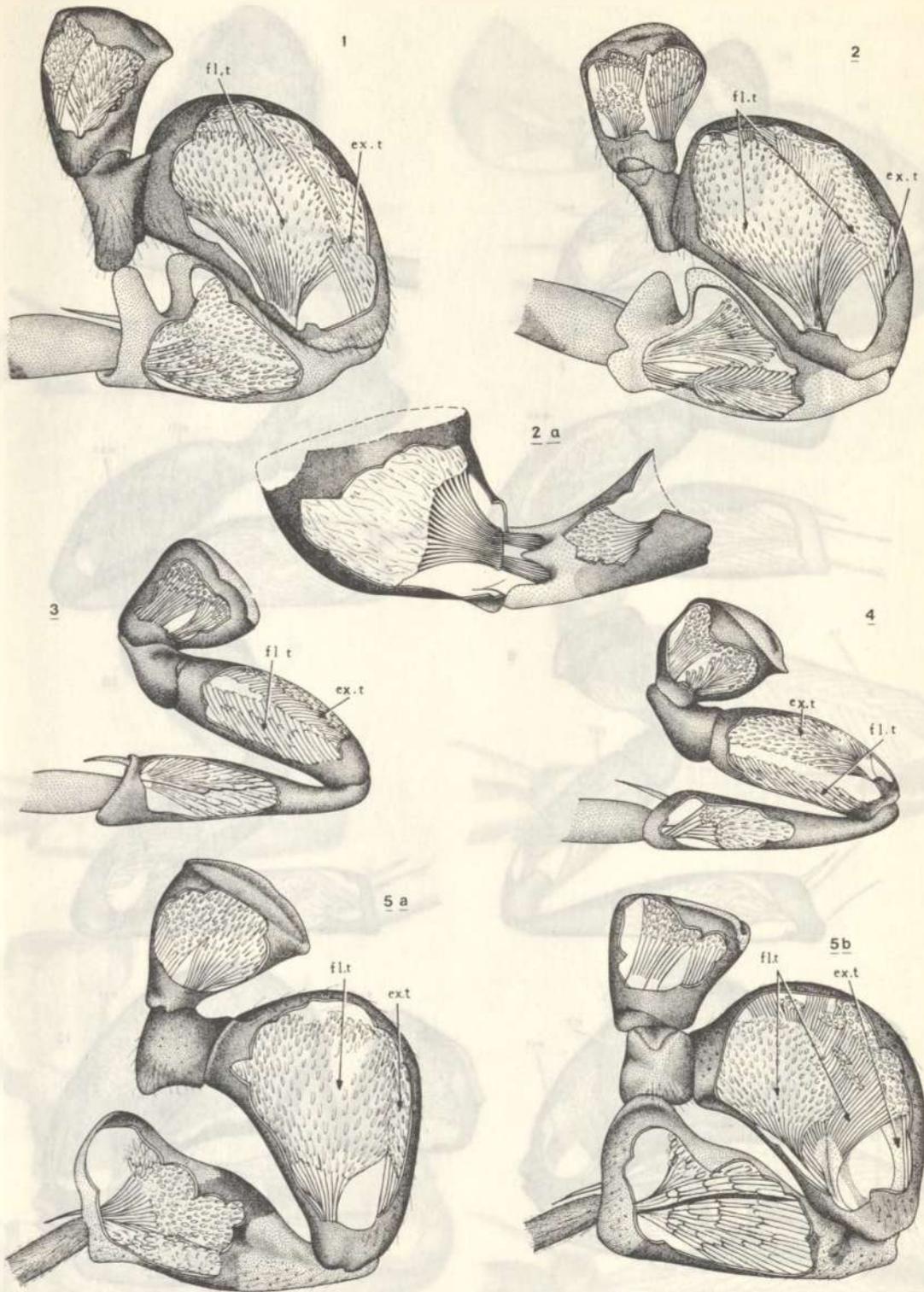
El desarrollo de fémures engrosados, con fuertes músculos flexores y las otras características que se han discutido más arriba conforman, para un buen número de Xeromelissinae, un carácter prehensor exclusivo de los machos, que debe tener una explicación en una función propia de este sexo y de la región posterior del cuerpo.

Nos parece lo más probable que esta función se encuentre relacionada con el apareamiento, vale decir, las patas posteriores deben ser usadas en fijar a la hembra para lograr contacto genital. Este rol se ajusta bien a la morfología descrita y acepta como muy importantes las diferencias específicas del cuarto distal de la tibia; el mecanismo de unión particular que puede originar esta zona, funcionaría bien como una barrera de aislamiento reproductivo.

Es interesante también destacar las posibilidades distintas que se encuentran en los fémures posteriores de Hymenoptera, en los cuales la función prehensora puede desempeñar roles muy variados.

BIBLIOGRAFIA

- BERNARD, F. 1951. Super-famille des Chalcidoidea. In *Traité de Zoologie*, Masson et Cie. Ed. T.X(1): 931-959.
- COWAN, D.P. 1979. The function of the enlarged hind legs in oviposition and aggression by *Chalcis canadiensis* (Hymenoptera, Chalcididae). *The Great Lakes Entomologist*, 12(3): 133-136.
- ROZEN, J.G. 1970. Biology, Immature stages, and Phylogenetic Relationships of Fideliinae Bees, with the Description of a New Species of *Neofidelia* (Hymenoptera, Apoidea). *American Mus. Novitates* 2427: 1-25.
- SNODGRASS, R.E. 1956. Anatomy of the honey bee. Comstock Publishing Associates. Cornell University Press. 334 p.
- TORO, H., A. MOLDENKE. 1979. Revisión de los Xeromelissinae chilenos (Hymenoptera, Colletidae). *Ann. Mus. Hist. Nat. Valp.* 12: 95-182.

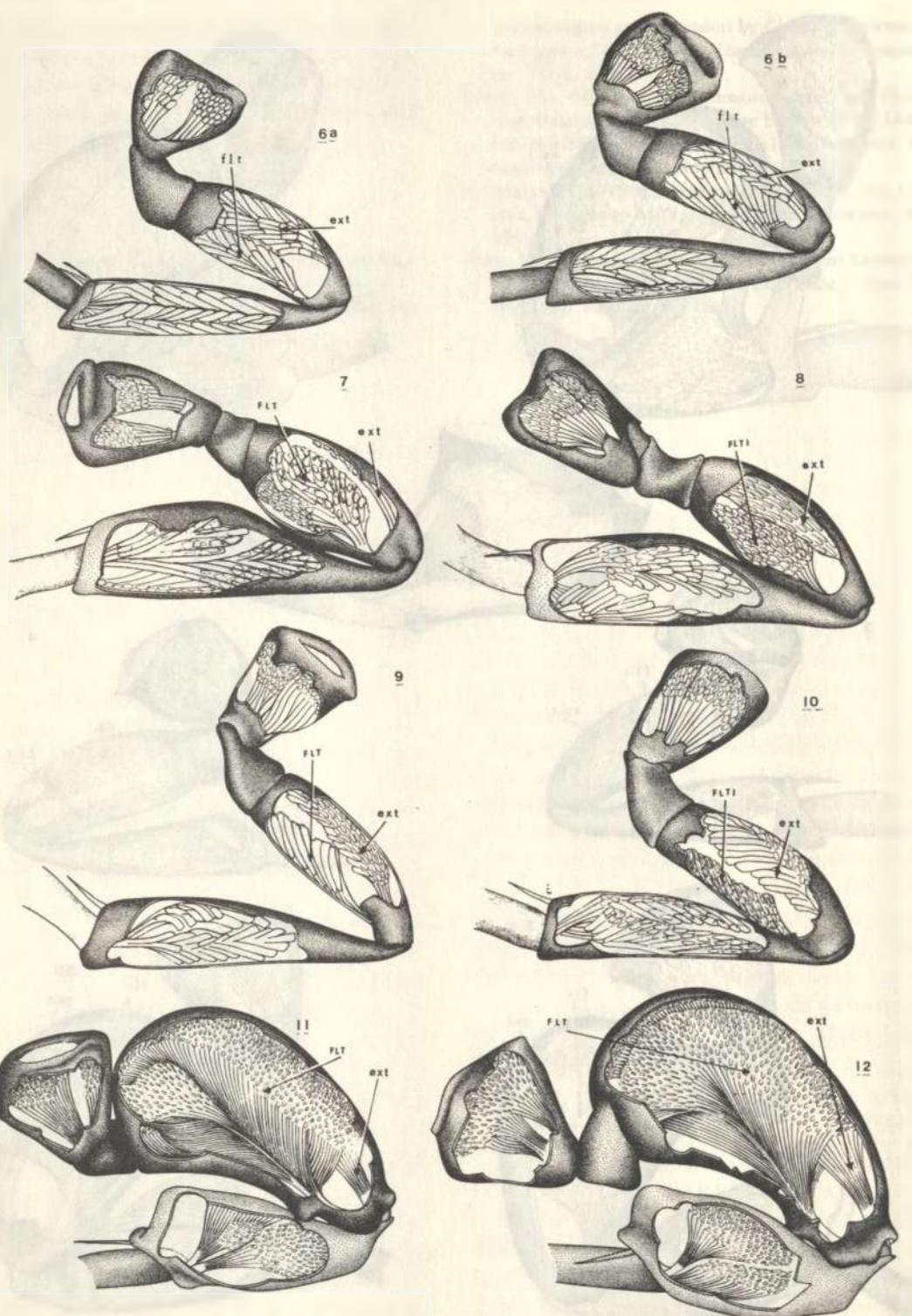


Musculatura de patas metatorácicas de *Chilicola (Chilicola) rubriventris* Spinola macho: Fig. 1 vista interna; Fig. 2 vista externa; Fig. 2a inserción del apodema del flexor tibial a través de las escotaduras de la base de la tibia.

Hembra: Fig. 3 vista externa; Fig. 4 vista interna.

Chilicola (Oeduscelis) vernalis Philippi, macho: Fig. 5a vista interna; Fig. 5b vista externa.

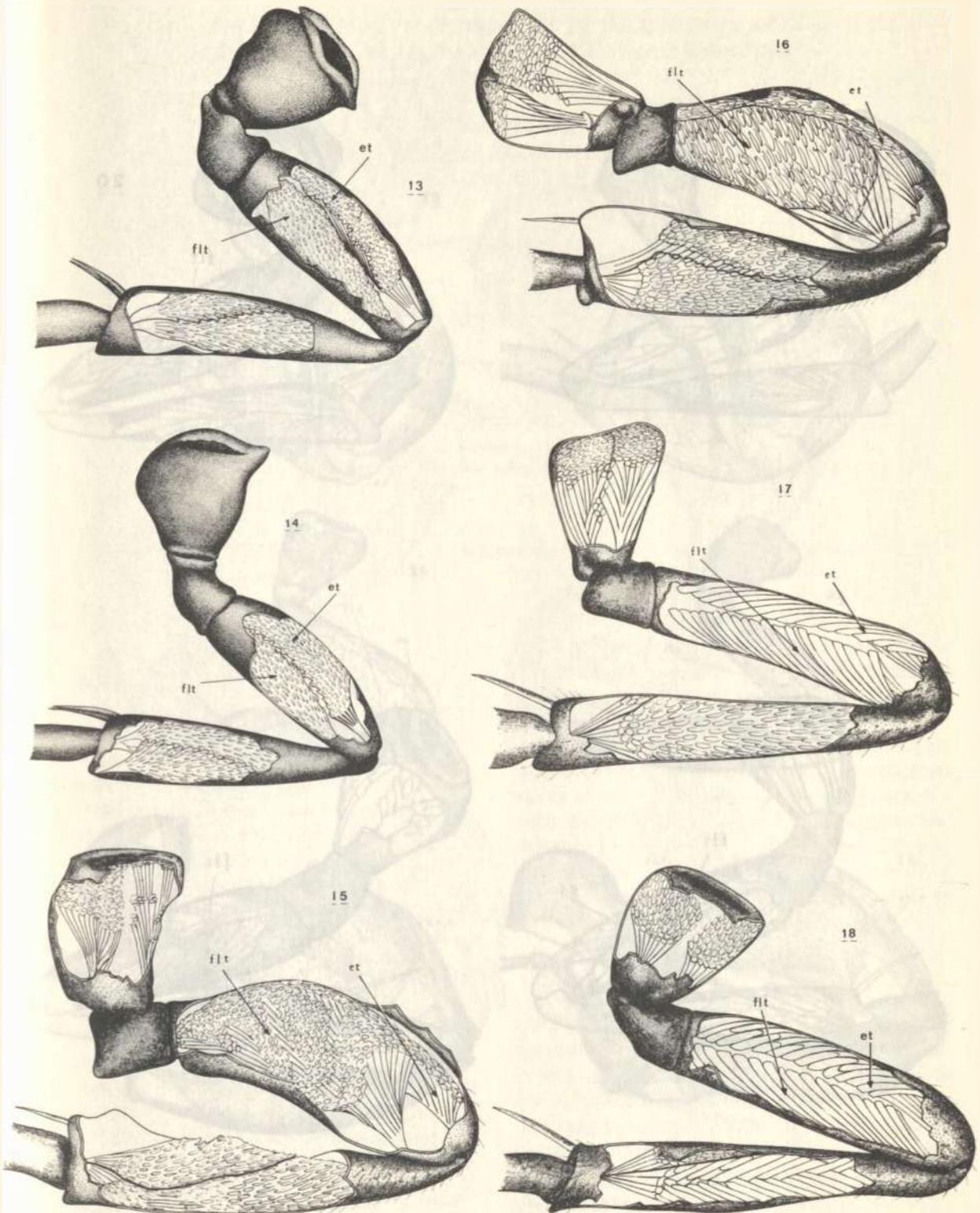
ext= extensor tibial; flt= flexor tibial.



Musculatura de fémures metatorácicos de *Chilicola (Oediscolis) vernalis* Philippi: hembra, Fig. 6a vista interna; Fig. 6b vista externa.

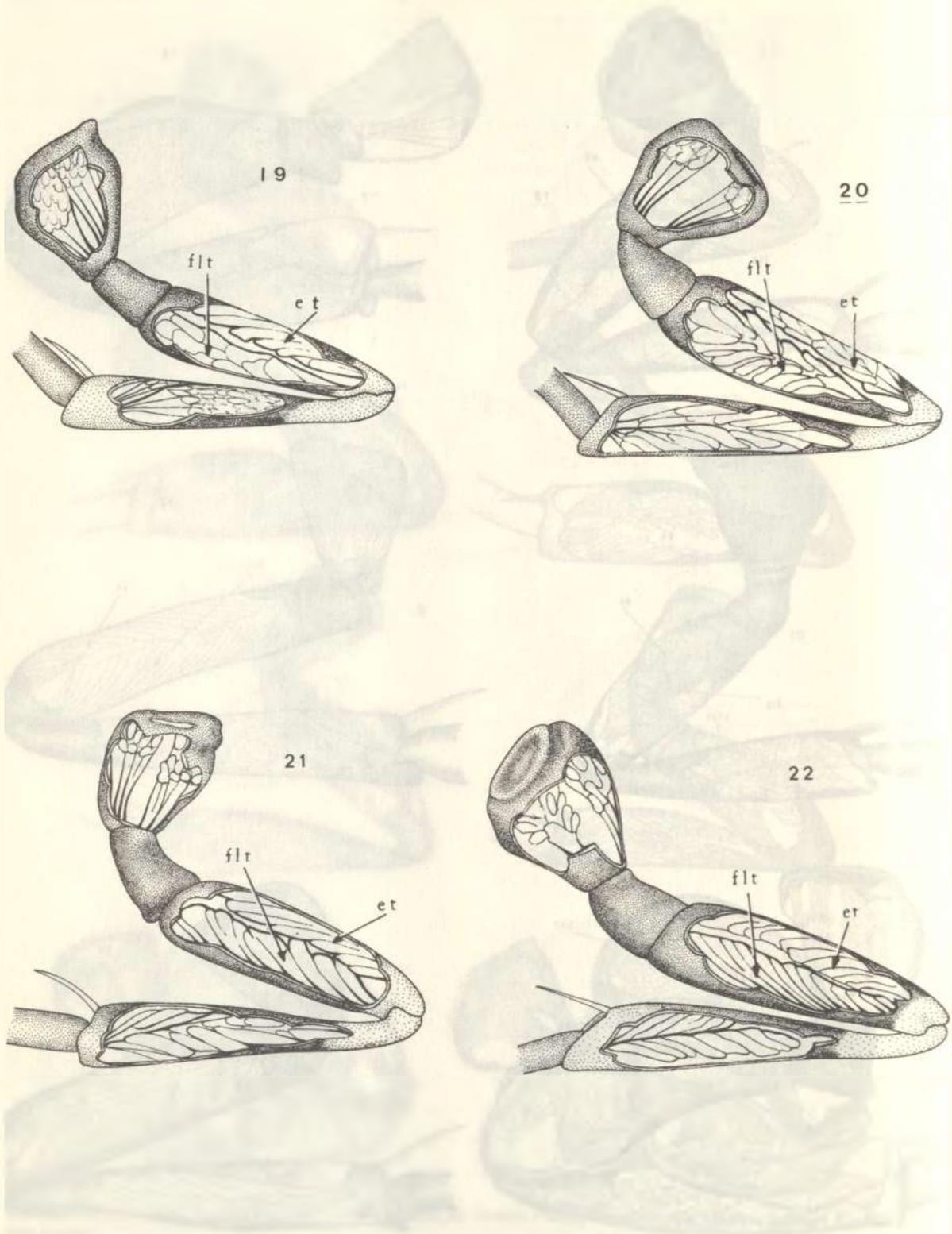
Musculatura de fémures metatorácicos de *Chilicola (Stenoediscelis) inermis* Friese: macho, Fig. 7 vista externa; Fig. 8 vista interna. Hembra: Fig. 9 vista externa; Fig. 10 vista interna.

Musculatura de fémures metatorácicos de *Chilicola (Idioprosoxis) chalcidiformis* Meade-Waldo: macho, Fig. 11 vista externa; Fig. 12 vista interna.

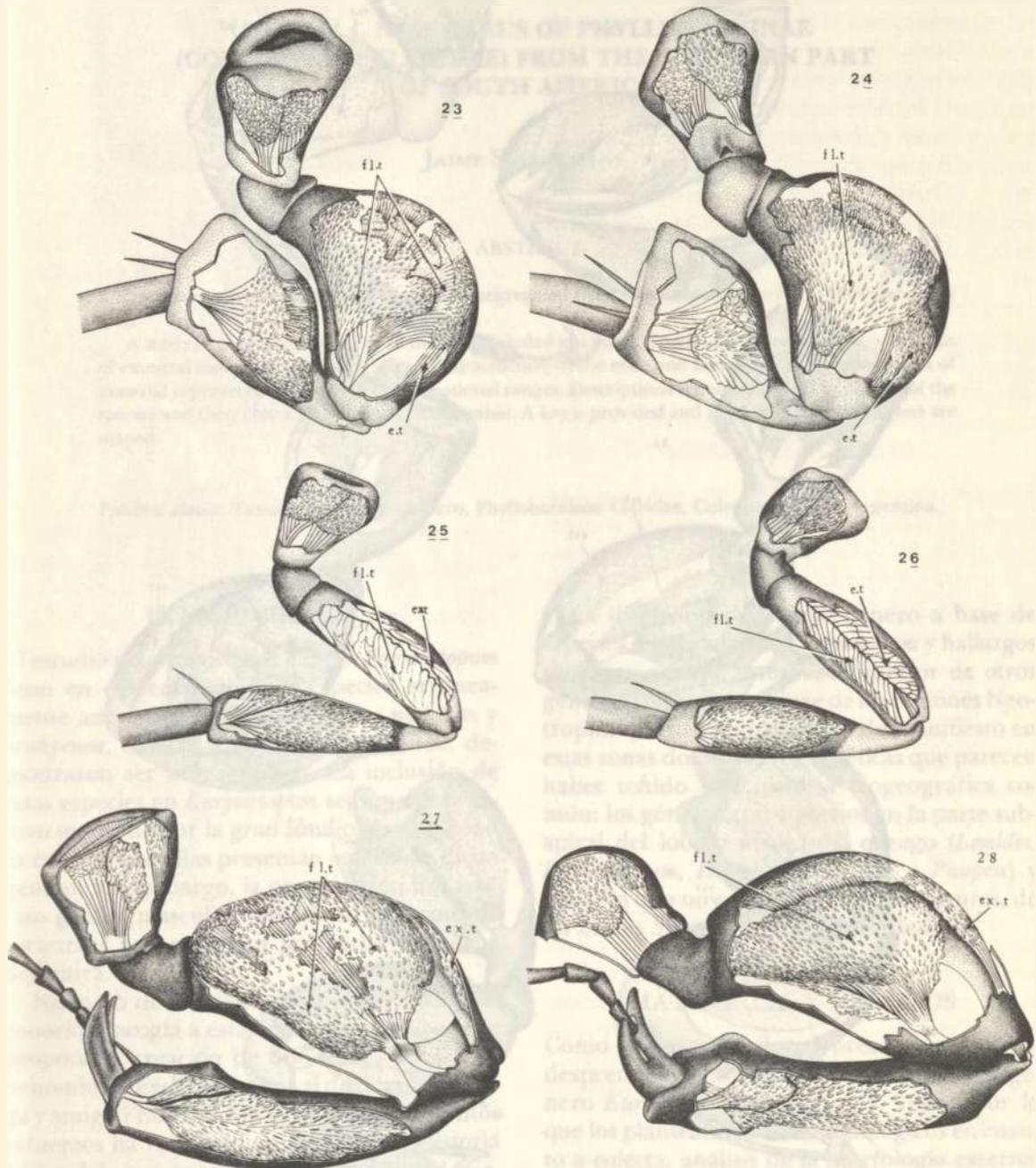


Musculatura de fémures metatorácicos de *Chilicola (Idioprosoxis) chalcidiformis* Meade-Waldo: hembra, Fig. 13 vista externa; Fig. 14 vista interna.

Musculatura de fémures metatorácicos de *Chilimelissa lusa* Toro y Mold.: macho, Fig. 15 vista externa; Fig. 16 vista interna. Hembra: Fig. 17 vista externa; Fig. 18 vista interna.



Musculatura de fémures metatorácicos de *Xenochilicola mamigna* Toro y Mold.: macho, Fig. 19 vista externa; Fig. 20 vista interna. Hembra: Fig. 21 vista externa; Fig. 22 vista interna.
et= extensor tibial; flt= flexor úbial.



Musculatura de fémures metatorácicos de *Xeromelissa wilmattae* Cock.: macho, Fig. 23 vista externa; Fig. 24 vista interna. Hembra, Fig. 25 vista externa; Fig. 26 vista interna.

Musculatura de fémures metatorácicos de *Neofidelia profuga* Mich. y Moure: macho, Fig. 27 vista externa; Fig. 28 vista interna.



Musculatura de fémures metatorácicos de *Pararhophites orobinis* Morowitz: macho, Fig. 29 vista externa; Fig. 30 vista interna.

Musculatura de fémures metatorácicos de *Leucospis hopei*: macho, Fig. 31 cara interna; Fig. 32 cara externa. Hembra, Fig. 33 cara interna, Fig. 34 cara externa.