

## Tesis de Posgrado

# Contribución al conocimiento del comportamiento de nidificación de especies argentinas de Sphecidae (Insecta, Hymenoptera)

Genise, Jorge F.

1982

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

**Cita tipo APA:**

Genise, Jorge F.. (1982). Contribución al conocimiento del comportamiento de nidificación de especies argentinas de Sphecidae (Insecta, Hymenoptera). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_1743\\_Genise.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_1743_Genise.pdf)

**Cita tipo Chicago:**

Genise, Jorge F.. "Contribución al conocimiento del comportamiento de nidificación de especies argentinas de Sphecidae (Insecta, Hymenoptera)". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1982.

[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_1743\\_Genise.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_1743_Genise.pdf)

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO DEL COMPORTAMIENTO DE NIDIFICACION  
DE ESPECIES ARGENTINAS DE SPHECIDAE (INSECTA, HYMENOPTERA)

por JORGE F. GENISE

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Director de Tesis: DR. ABRAHAM WILLINK

Consejero de Estudios: DR. AXEL O. BACHMANN

BUENOS AIRES 1982

1743  
Ej: 2

CONTENIDO

	Pág.
Introducción.....	1
Materiales y métodos.....	10
Consideraciones sistémicas.....	18
Observaciones.....	22
I- El género <u>Bicyrtes</u> Lapeletier.....	23
II- El género <u>Microbembex</u> Patton.....	33
III- El género <u>Hemidula</u> Burmeister.....	37
IV- El género <u>Carlobembix</u> Willink.....	42
V- El género <u>Rubrica</u> Parker.....	43
VI- El género <u>Selman</u> Parker.....	54
VII- El género <u>Editha</u> Parker.....	58
VIII- El género <u>Stictia</u> Illiger.....	63
IX- El género <u>Bembix</u> Fabricius.....	73
X- El género <u>Trichostictia</u> Parker.....	80
XI- El género <u>Zyzyx</u> Fate.....	87
Consideraciones sobre la ecología de los Bembicini.....	92
Diferenciación de nichos ecológicos en Bembicini.....	93
Influencia de los factores meteorológicos sobre la actividad.....	102
Características de las agrupaciones.....	104
Evolución del comportamiento de nidificación.....	110
Comportamiento de cópula.....	111
Comportamiento de excavación.....	117
Estructura del nido.....	118
Nivelación del montículo.....	121
Cierre temporal del nido.....	123
Cierre definitivo del nido.....	126
Aprovisionamiento.....	127
Selección de presas.....	135
Mecanismos de transporte de presas.....	142
Introducción de la presa en el nido.....	154
Oviposición.....	156
Comportamiento de desecho de presas.....	159
Morfología comparada de las larvas de Bembicini.....	165
Consideraciones filogenéticas.....	169
Resumen.....	172
Bibliografía.....	176
Agradecimientos.....	184

## INTRODUCCION

Existen ciertos grupos de insectos que se caracterizan porque algunos aspectos de su biología fueron o son estudiados en forma intensiva y particular, por ejemplo, los estudios genéticos y citogenéticos sobre las Drosophila, los estudios fisiológicos sobre Rhodnius, los estudios parasitológicos sobre transmisores de enfermedades, etc. En este sentido los Hymenoptera se han caracterizado por los numerosos estudios sobre su comportamiento que se han realizado desde casi el comienzo mismo del estudio de las ciencias naturales.

Si bien es cierto que la elección de un grupo para un determinado estudio es el resultado a veces de la necesidad de controlar una plaga o combatir una enfermedad, o simplemente de la disponibilidad de material, en el caso de los Hymenoptera el estudio de su comportamiento se debe casi exclusivamente al interés del zoólogo en conocer los mecanismos que llevaron al desarrollo y mantenimiento de las sociedades de insectos, las cuales lo han maravillado desde siempre. Precisamente las dos grandes tendencias dentro de este estudio son: la que se interesa por la sociedad en si misma, tratando de esclarecer los patrones de comportamiento que permiten su subsistencia, y la que investiga los grupos de Hymenoptera no sociales en busca de modos que permitan ejemplificar la posible evolución desde la vida solitaria hasta la social.

Dentro de estas dos grandes tendencias, a su vez, los investigadores se han especializado, necesariamente, debido a la diversidad del grupo y su complejidad etológica, de manera que en general, dentro de la primera tendencia, hay especialistas en abejas sociales, avispas sociales u hormigas, ya que las sociedades de cada una de estas son lo suficientemente complejas como para no permitir el estudio simultáneo de más de una, y dentro de la segunda tendencia hay especialistas en avispas fitófagas, parasitoides y predadoras, debido en este caso principalmente a la diversidad de las especies involucradas.

Esta tesis abarca una tribu de avispas solitarias predadoras, los Bembicini, incluida dentro de la subfamilia Nyssoninae, de la familia Sphecidae. Las razones de la elección de esta tribu son varias: la presencia de patrones primitivos en algunas especies, y especializados en otras cercanamente emparentadas, lo cual constituye la situación ideal para el estudio de la evolución en etología; la ausencia de conocimientos sobre los hábitos de las especies de varios de los géneros exclusivamente neotropicales, contrastando con el amplio conocimiento sobre las de géneros de otras regiones geográficas, y secundariamente la ventaja de contar con una sistemática bien establecida (Willink, 1947) lo cual es siempre importante y no tan frecuente.

Creo interesante el análisis detallado de las razones de esta elección, debi-

do a que esto permitirá una mejor comprensión del panorama de conocimientos anteriores a esta tesis y las novedades aquí presentadas. En primer lugar, cabe destacar que el comportamiento de nidificación en avispas solitarias es casi totalmente instintivo, es decir fijado genéticamente, y como tal sujeto a escasa variación intraespecífica, lo cual permite manejar los patrones de comportamiento como caracteres estables y fijos para cada especie, facilitando la comparación entre ellas en los estudios filogenéticos. A esta facilidad se suma la gran diversidad de avispas solitarias, que permite manejar una amplia gama de posibilidades y combinaciones de la siguiente manera: si suponemos que cada especie posee 5 patrones de comportamiento estables y comparables, y le asignamos varios grados de especialización para cada patrón, desde a= primitivo hasta e= especializado, entre una avispa totalmente primitiva a la cual le correspondería la "a" en los 5 patrones, y una totalmente especializada, 5e, existirían  $5^5$  combinaciones posibles; si consideramos que el óptimo para un estudio evolutivo sería contar con una especie para cada combinación, resulta evidente que cuanto mas diversificado sea el grupo tantas mas posibilidades tendremos de acercarnos al óptimo.

Estas dos características que reúnen las avispas solitarias en general, y que son fundamentales para el estudio de la filogenia del comportamiento, también deben presentarse cuando se encara el estudio de un grupo en particular: una de ellas, la escasa variación intraespecífica, es general a todas, y por lo tanto la cumplen los Bembicini, y la segunda también es cumplida ampliamente ya que en la región Neotropical, y en la Argentina, hay representantes de 11 géneros de esta tribu. Conviene aclarar aquí que en general en las avispas solitarias las diferencias interespecíficas son escasas y las intergenéricas son las que cobran mayor importancia. Incluso, como veremos en el desarrollo de esta tesis, puede definirse un género por sus caracteres comportamentales. Por lo tanto resulta de mayor interés una tribu con muchos géneros, cada uno con pocas especies, como en este caso, que una de pocos géneros ricos en especies. Sin embargo para la elección de un grupo en particular, interviene de manera decisiva un tercer factor, que es el diferente grado de especialización de los patrones de comportamiento de las especies o géneros involucrados. Para explicar mejor este concepto creo necesario introducir brevemente la excelente obra de Malyshev (1966) "Genesis de los Hymenoptera y fases de su evolución": este autor divide la evolución hacia la socialización en fases, que representarían una combinación particular de patrones de comportamiento, indicadora del nivel alcanzado en esta evolución; en orden creciente de especialización reconoce 7 fases: la fase bethyloide comprende las avispas parasitoides que oviponen en la presa y luego la abandonan sin ocultarla, o bien, la dejan oculta en el propio refugio de la presa sin excavar un nido, y esta fase incluye la serie Parasítica, las superfamilias Bethy-

loidea y Scolioidea y algunas especies de Pompilidae y Sphecidae; la fase pompi-loide incluye las avispas que luego de oviponer en la presa la ocultan en un nido construido por ellas, y está representada por la mayoría de las Pompilidae y algunas Sphecidae; la fase sphecoide comprende las que construyen previamente un nido, luego ocultan allí su presa, y posteriormente oviponen en ella, estando representada por algunos géneros de Sphecidae y Pompilidae; la fase crabronoide incluye avispas que depositan en el nido varias presas en forma consecutiva e inmediata, después de oviponer en la primera, y está ejemplificada por la mayoría de las Sphecidae y algunos Vespoidea; la fase bembicoide corresponde a aquellas avispas en que el aprovisionamiento de las presas es progresivo, y por lo tanto las presas son traídas en la medida que la larva se alimenta, y consecuentemente en esta fase ya se cumple el primer requisito de una sociedad de insectos, el contacto entre la hembra y su descendencia con motivo de la alimentación, está representada por algunas Sphecidae y algunos Vespoidea; la fase moneduloide se diferencia de la anterior en que las avispas oviponen en la celdilla vacía antes de traer la primera presa, y está ejemplificada por algunas Sphecidae y Vespoidea; y la última fase, llamada vespoide, en la cual se cumplen todos los requisitos de la socialización: varias hembras cuidan a la vez varias larvas, por lo que existe interrelación entre individuos de la misma generación y de distintas generaciones, y los ejemplos clásicos son los de las sociedades de hormigas, abejas, Vespidae y un género de Sphecidae. Este esquema dado por Malyshev se encuentra representado en el gráfico 1, a los efectos de visualizar mejor algunos aspectos.

Ampliando lo que decía mas arriba, la búsqueda de modelos en Hymenoptera no sociales, que permitan ejemplificar la posible evolución de la sociabilidad, adquiere valor si observamos la situación de otros grupos sociales. Si tomamos por ejemplo las termitas, no existen grupos vecinos no sociales que permitan suponer las causas ni los mecanismos que llevaron a la constitución de esas sociedades y toda hipótesis planteada de esa manera carecería de fundamento firme. En el caso de los Hymenoptera la situación es ideal, ya que si bien probablemente jamás sabremos con certeza como se dio realmente la evolución, podemos idear hipótesis basadas en observaciones sobre grupos no sociales, que debido a este cercano parentesco manifiestan similares patrones de comportamiento que los sociales, aunque relacionados de otra manera, y podemos ir siguiendo los pasos de esta evolución pasando de un grupo a otro con pequeñas diferencias comportamentales.

Precisamente las diferencias mas importantes, y por lo tanto las mas interesantes para estudiar, son las que significan el paso de una fase a otra. La manera de encarar este problema es buscar el taxón de menor nivel que tenga representantes en dos fases; por ejemplo el caso ideal sería el de un género cuyas especies se encontraran distribuidas en dos fases sucesivas, ya que es de esperar, en

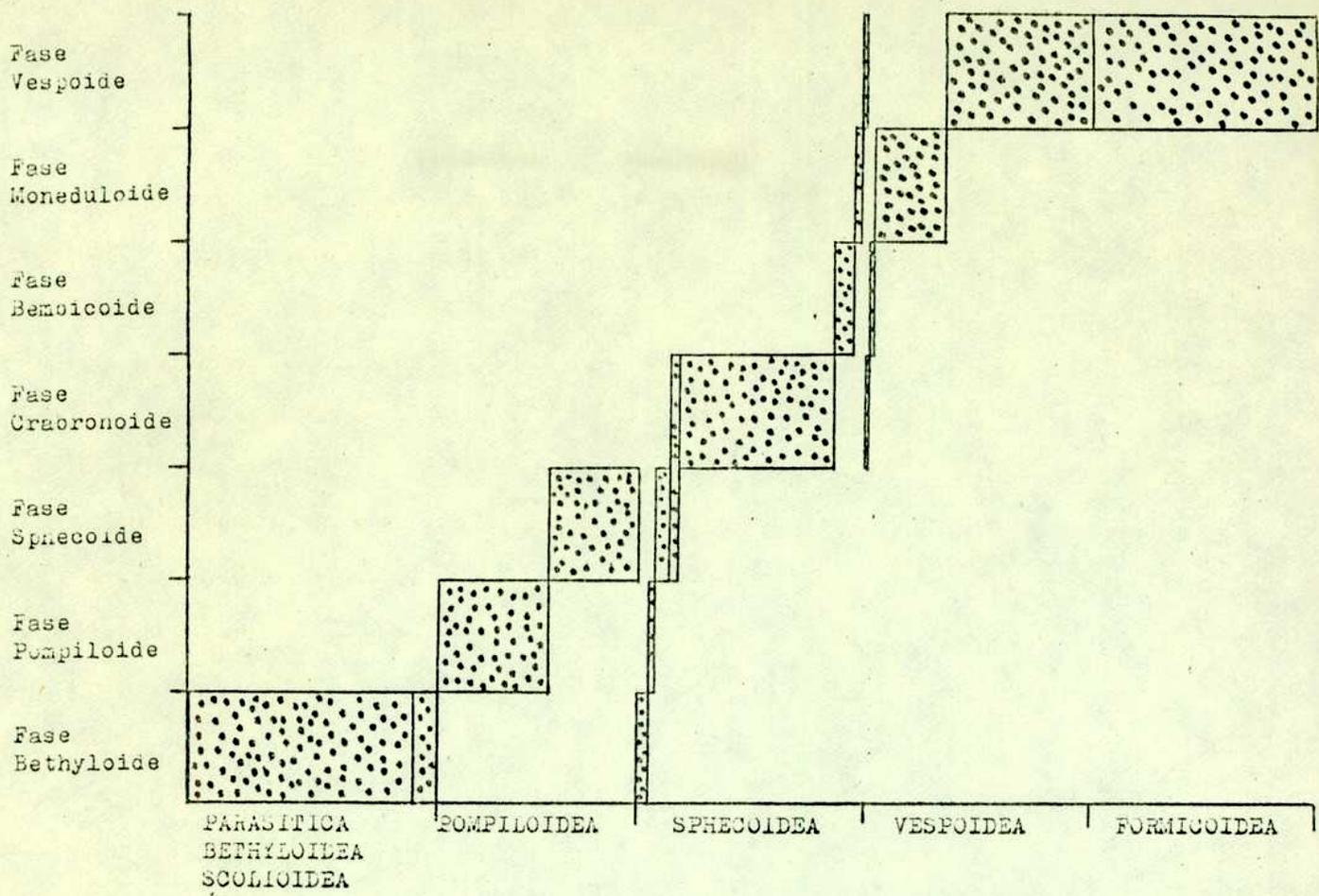


Gráfico 1.- Las superfamilias de Hymenoptera y la distribución de sus integrantes en las fases de Malyshev. Para la confección de este gráfico se han tomado datos de Malyshev (1966), Evans (1966), Evans y Eberhard (1970) e Iwata (1976). Se han omitido los Apoidea por presentar un comportamiento difícil de encuadrar en las fases, especialmente por sus hábitos fitófagos, aunque la mayoría de las especies estarían incluidas en una fase equivalente a la crabronoide y el resto en fases más especializadas. El número de especies estudiadas para cada superfamilia es el siguiente; Pompiloidea: 163 especies, de las cuales 18 pertenecen a la fase bethyloide, 78 a la pompiloide y 67 a la sphecoide; Sphecoidea: 455 especies, de las cuales 26 pertenecen a la fase bethyloide (12 de estas especies pertenecientes al género Larra probablemente representen un caso de regresión evolutiva y no de comportamiento primitivo), 15 a la pompiloide, 28 a la sphecoide, 312 a la crabronoide, 17 aprovisionan sus nidos con 1 o más presas por lo que pertenecen a ambas fases, 30 a la bemicoide, 18 a la moneduloide y 1 a la vespoide; Vespoidea: 361 especies, de las que 7 pertenecen a la fase crabronoide, 6 a la bemicoide, 111 a la moneduloide y 237 a la vespoide. Todas las Parasitica, Bethyloidea y Scolioidea pertenecen a la fase bethyloide, así como todas las Formicoidea a la vespoide por lo que no se ha calculado el número de especies involucradas. Estas cifras se hallan representadas en porcentajes en el gráfico.

primer lugar, que el patrón de comportamiento a analizar muestre la menor diferencia posible. Por ejemplo, si analizamos el cambio que implica la fase crabronoide (varias presas) buscaremos en el género Ammophila, que incluye algunas especies que cazan una sola presa, y otras que siempre cazan dos, lo cual es bastante infrecuente, y evidentemente denota un estado primitivo dentro de esta fase. En segundo lugar, es de esperar que el resto de los patrones de comportamiento en dos especies del mismo género se mantengan muy similares, y por lo tanto se anula una posible influencia. Un ejemplo de esto lo constituye el caso de Prionyx bifoveolatus (Sphecinae) publicado por mí (Genise, 1981): el paso de la fase pompiloide a la sphecoide implica la inversión del orden de dos pasos en la cadena de actividades de comportamiento; las avispas construyen primero el nido y luego traen la presa. La hipótesis de Malyshev (1966) es la siguiente: si llamamos A= cacería, B= construcción del nido, C= transporte de la presa, D= oviposición y E= cierre del nido, la secuencia para una avispa de la fase pompiloide es A, B, C, D, E, mientras que para una de la fase sphecoide es B, A, C, D, E; este cambio constituye una reorganización neuronal demasiado grande como para suponer una inversión directa, y por lo tanto este autor planteó un camino indirecto y supuso la omisión de un paso en la serie, lo cual parece haber jugado un papel importante en la evolución del instinto. Así, si se omite la cacería, la secuencia de dos ciclos de nidificación consecutivos será: (O, B, O, O, E) + (A<sub>1</sub>, B<sub>1</sub>, C<sub>1</sub>, D<sub>1</sub>, E<sub>1</sub>); al omitir la primera cacería se omite obviamente el transporte y la oviposición y si se supone que la avispa transporta la presa cazada en A<sub>1</sub> al nido previamente construido, (lo cual no sería difícil teniendo en cuenta la fuerte presión selectiva favorable a este comportamiento) tenemos que la secuencia resultante sería B, E, A<sub>1</sub>, B<sub>1</sub>, C<sub>1</sub>, D<sub>1</sub>, E<sub>1</sub>. Esta secuencia no es fácil de interpretar en primera instancia, ya que posee una E y una B<sub>1</sub> que aparentemente carecerían de sentido; sin embargo al investigar un género como Prionyx, que incluye especies de una y otra fase, y por lo tanto son esperables diferencias mínimas, se encuentra la respuesta: P. bifoveolatus, luego de construir el nido (B), realiza un cierre temporal, que por su duración y prolijidad tiene características de definitivo (E), y que por lo tanto demanda posteriormente, en vez de un simple destapado, una tarea muy cercana a su reconstrucción (B<sub>1</sub>). Si se toma otra avispa cualquiera, típica de la fase sphecoide, se habría encontrado probablemente un cierre temporal de escasa duración y complejidad, y una reapertura del nido consecuente con esto, de manera que la interpretación de E y B<sub>1</sub> sería difícil. Queda demostrado con esto la ventaja de investigar taxones cuyos representantes abarquen dos o más fases para encontrar con mayor facilidad posibles modelos de la transición entre las fases involucradas. Este es el caso de los Bembicini, ya que sus géneros se encuentran representados por especies de las fases crabronoide, bembicoide y moneduloide. De allí la primera razón de la elección

de esta tribu.

La segunda razón para su elección resulta del análisis de los conocimientos existentes sobre comportamiento para la familia Sphecidae (familia que fue elegida por su gran diversificación, que abarca la totalidad de las fases de Malyshev). La tabla 1 muestra las tribus de Sphecidae con la cantidad de géneros sobre cuyo comportamiento hay información disponible.

TABLA 1.- Estado de conocimientos sobre la etología de las Sphecidae.

Taxón	Géneros de los que hay datos etológicos de por lo menos una de sus especies.-	Géneros de los que no hay datos etológicos de ninguna de sus especies.-
<b>Ampulicinae</b>		
Dolichurini	4	1
Ampulicini	1	0
<b>Sphecinae</b>		
Sceliphronini	8	0
Sphecini	5	0
Ammophilini	5	1
<b>Pemphredoninae</b>		
Psenini	8	2
Pemphredonini	11	7
<b>Astatinae</b>		
Astatini	3	1
Dinetini	1	0
<b>Laphyragoginae</b>		
Laphyragogini	0	1
<b>Larrinae</b>		
Larrini	11	4
Palarini	2	0
Miscophini	8	6
Trypoxylonini	3	2
Bothynostetini	1	1
Scapheutini	0	2
<b>Crabroninae</b>		
Oxybelini	3	2
Crabronini	17	22

TABLA 1.- Continuación

Taxón	Géneros de los que hay datos etológicos de por lo menos una de sus especies.-	Géneros de los que no hay datos etológicos de ninguna de sus especies.-
<b>Entomosericinae</b>		
Entomosericini	0	1
<b>Xenosphecinae</b>		
Xenosphecini	1	0
<b>Nyssoninae</b>		
Mellinini	1	0
Heliocausini	0	1
Alyssonini	2	0
Nyssonini	6	11
Gorytini	15	15
Stizini	3	0
Bembicini	9	6
<b>Philantinae</b>		
Eremiasphecini	0	1
Philanthini	2	0
Aphilanthopsini	3	1
Odonthosphecini	0	1
Pseudoscoliini	0	1
Cerцерini	2	0

En principio, para darle unidad a un trabajo de esta naturaleza, es necesario tomar un determinado taxón, ya sea una tribu o una subfamilia; en segundo lugar la cantidad de especies involucradas debe ser suficiente como para permitir un estudio comparativo; por ejemplo las tribus Bothynostetini, Scapheutini, Heliocausini y Odontosphecini, cuyo estudio resultaría muy interesante por el escaso conocimiento existente sobre su comportamiento, cuentan a lo sumo con 2 géneros y pocas especies cada una, lo que significaría quizás un trabajo extremadamente corto que no permitiría extraer conclusiones de valor y otros taxones como Entomosericinae, Eremiasphecini y Pseudoscoliini, que se encuentran en situación similar, se descartan por no contar con representantes en nuestro país. Quedan entonces 6 tribus en las que el número de géneros cuya etología es conocida es similar al de aquellos cuya etología es desconocida, y la alta cantidad de especies involucradas permitiría encarar un estudio comparativo: Pemphredonini,

Miscophini, Crabronini, Nyssonini, Gorytini y Bembicini. De Pemphredonini y Miscophini no se encuentran representados en la región Neotropical géneros con etología desconocida; de los 22 géneros de Crabronini sobre los que no hay datos etológicos, solo uno es citado de la Argentina, 5 son citados de países limítrofes, 2 de países sudamericanos no limítrofes con la Argentina, y el resto de otras regiones; de los 11 géneros de Nyssonini sobre los que no se conoce nada sobre su etología, solo 3 son citados de la Argentina, pero los Nyssonini son cleptoparásitos y por lo tanto sus hábitos de reproducción no tienen relación directa con la evolución hacia la socialización; de los 15 géneros de Gorytini con etología desconocida, solo 2 han sido citados de la Argentina, y otros 2 de países limítrofes; y por último, y contrastando con el panorama de las otras tribus, 5 de los 6 géneros de Bembicini con etología desconocida se encuentran presentes en la Argentina, 2 de ellos endémicos, a lo que se suma que toda la información sobre otro género fue puesta en duda posteriormente. Completando este panorama, se puede decir que de los 14 géneros restantes, que no fueron mencionados mas arriba por estar distribuidos en otros taxones y cuya bionomía se desconoce, solo 1 se encuentra citado de la Argentina, y en general de los 226 géneros de Sphecidae, de 90 se desconoce la etología, de ellos 15 se encuentran citados de la Argentina, y de estos, 5 son Bembicini. Cabe destacar que contrastando con la ausencia de información para los géneros neotropicales, los Bembicini de otras regiones son los mejor estudiados, encontrándose resumida la información en la obra de Evans (1966), lo cual brinda una inmejorable oportunidad para realizar estudios comparativos.

Una tercera razón para elegir el estudio de los Bembicini es el aspecto ecológico. El comportamiento en Hymenoptera se encuentra moldeado por dos grandes grupos de presiones selectivas: la protección de la descendencia y la conquista de nuevos nichos ecológicos; el primero na orientado a los Hymenoptera hacia la adquisición de hábitos sociales, y el segundo ha provocado su extraordinaria radiación adaptativa, iniciando muchas líneas evolutivas distintas, representada cada una en general por pocos taxones, a veces pertenecientes a un solo género. Al estudiar el comportamiento de una determinada avispa, se pueden ver reflejadas mas conspicuamente las consecuencias de una de estas dos presiones, aunque las dos siempre se encuentran presentes. En el caso de los Bembicini la radiación adaptativa es grande, lo que proporciona un excelente campo para estudios ecológicos comparados.

Con lo expuesto creo ampliamente justificada la elección de este grupo como contribución al estudio del comportamiento de nidificación de las especies argentinas de Sphecidae.

Antes de comenzar con el estudio detallado de cada género resulta necesario

hacer una pequeña introducción a los hábitos generales de este grupo de avispas y de la terminología utilizada en la descripción de las actividades de nidificación.

Todos los Bembicini, al igual que el resto de las Nyssoninae, nidifican en suelo en general arenoso y suelto, en lugares asoleados y desprovistos de vegetación; allí cada hembra construye sus propios nidos, que constan de un túnel más o menos largo de longitud variada que penetra en el suelo en un ángulo de aproximadamente 45°, el cual termina en un ensanchamiento ovoide llamado celdilla. Un túnel puede dar acceso a una o mas de una celdilla, y se dice que el nido es unicelular o multicelular respectivamente; en los nidos multicelulares cada celdilla está conectada al túnel principal por un corto túnel lateral.

Solo las hembras de una especie de Bembicini, Bembix niponica, fueron observadas cuidando mas de una larva simultaneamente (Tsuneki, 1956); las estudiadas aquí solo atienden a una por vez, y por lo tanto hasta que un nido, o una celdilla, es cerrado definitivamente, no comienza la construcción de otro, u otra.

La excavación del nido la realiza generalmente echando arena hacia atrás con las patas anteriores; la arena se va acumulando detrás de la avispa, y esto provoca en muchos casos una actividad de nivelación de este montículo de arena, que es mas o menos compleja según las especies. Cuando la construcción del nido ha finalizado, la avispa puede traer la primera presa (la cual es depositada en la celdilla) y oviponer en ella, o bien oviponer en la celdilla vacía, según de que especie de avispa se trate. El tipo de presa, su modo de transporte y la forma de introducirla en el nido son aspectos que muestran diversidad intergenérica. Una vez que el huevo es depositado en la primera presa, la avispa puede traer sucesiva e inmediatamente todas las presas que la larva necesitará para su desarrollo y luego cerrar la celdilla definitivamente, lo cual es llamado aprovisionamiento en masa, o bien esperar que la larva nazca y desde ese momento ir trayendo presas en días sucesivos, a medida que la larva requiera alimento; este aprovisionamiento progresivo se prolonga hasta que la larva ha alcanzado su total desarrollo, lo cual sucede en general en aproximadamente 7 días, momento en que la avispa cierra el nido o la celdilla definitivamente, y la larva casi simultaneamente teje un capullo donde completará su metamorfosis.

El cierre del nido, lo realiza la avispa echando arena hacia adentro de este, formando un tapón; este cierre puede ser temporal en el caso de que la avispa luego vuelva a removerlo, por ejemplo, al traer otra presa; la avispa puede taponar la entrada de la celdilla, o sea la última porción del túnel, lo cual sería un cierre temporal interno, o bien la entrada del túnel, lo que sería un cierre temporal externo, o bien realizar ambos cierres, estos son construidos y removidos a veces al traer cada presa, y también son construidos en la última visita del día al nido, al finalizar la construcción del nido, y en otras oportunidades

semejantes. El cierre definitivo es el que se realiza cuando la avispa no volverá mas a un nido, porque la larva ya completó su desarrollo; en este caso en general todo el túnel es rellenado con arena, lo cual insume mucho mas tiempo, con actividades mas elaboradas, que un corto tapón de arena. Mas allá de esta definición estricta, puede haber una cierta gradación entre un cierre temporal y uno definitivo, no en lo que respecta a su significación, sino en lo referente al tiempo insumido y al grado de prolijidad que muestra la avispa. Cuando se trata de nidos multicelulares se habla de un cierre definitivo de cada celdilla, lo que en general significa rellenar con arena el túnel lateral que la conecta al principal.

Otra actividad relacionada con los diferentes cierres de los nidos es la construcción de túneles accesorios, que son cortos túneles construidos cerca de la verdadera entrada del nido orientados de cierta manera con respecto a esta , y que tendrían como resultado confundir a los parásitoides que intenten atacar el nido. Las avispas pueden pasar la noche en plantas vecinas o dentro de sus propios nidos, según las especies, o también frecuentemente agruparse en verdaderos racimos colgando de las ramas de los árboles; en dichos racimos generalmente participan todas las hembras y machos de una determinada agrupación.

Todas las actividades relacionadas con la nidificación la realizan las hembras, y los machos pueden o no estar presentes cerca de las agrupaciones de hembras. La cópula, que es la actividad principal de los machos, puede realizarse o bien unicamente al comienzo de la época de nidificación, apenas aparecen los adultos, o bien durante toda la vida repetidas veces.

La actividad de nidificación se restringe a los meses de verano exclusivamente; los adultos de la mayoría de las especies de la Argentina aparecen hacia fines de diciembre, y aunque no se conoce la duración de la vida, los últimos adultos mueren hacia mediados de marzo; otras especies pueden aparecer un poco antes, en noviembre, o bien posteriormente, en marzo, desapareciendo hacia fines de abril, ocupando así diferentes nichos ecológicos. Durante el resto del año lo único que queda de una agrupación son los capullos enterrados conteniendo larvas en diapausa. En resumen, las hembras trabajan durante el verano; los huevos depositados a principios de esta época de nidificación pueden completar su total desarrollo, emergiendo los adultos que se suman a la agrupación de la generación anterior; los huevos depositados hacia fines de la época de nidificación, cuando todos los adultos mueren, se desarrollan hasta el estado de prepupa, y como tales pasan todos los meses fríos dentro de sus capullos, para completar la muda imaginal en el verano siguiente.

1000 111

El estudio del comportamiento de avispas solitarias requiere un trabajo fundamentalmente observacional en el campo; el trabajo experimental en laboratorio cuenta con el inconveniente de que no existe un buen método para la crianza de avispas superiores solitarias, y la posibilidad de que ellas desarrollen sus actividades normalmente se ve bastante restringida por el espacio disponible. A pesar de esto, algunos autores han desarrollado métodos de crianza, por ejemplo Steiner (1962) y Simon Thomas (1966), que llevan siempre al análisis detallado del comportamiento de una especie, ya que cuando el método resulta acertado, los conocimientos que se pueden extraer sobre los mecanismos de estos comportamientos tan poco estudiados, son abundantes y muy valiosos. Es así que Steiner se ha destacado por sus estudios sobre Liris nigra y Simon Thomas sobre Philanthus triangulum; por otro lado Nielsen (1945) estudió en profundidad a Bembix rostrata, Tsuneki (1956) a Bembix niponica y Saerends (1941) a Ammophila campestris, y también se vieron en la necesidad de elaborar métodos o dispositivos que les permitieran por lo menos la observación de las actividades de las hembras bajo tierra. Sin embargo el caso de los investigadores europeos o norteamericanos es distinto del nuestro, ya que de la mayoría de sus especies existe información sobre su comportamiento en la naturaleza, mientras que en otras regiones, como la Neotropical, resulta más urgente un buen conocimiento sobre la mayor cantidad posible de especies en el campo, y solo una vez conseguido esto puede intentarse el estudio detallado de alguna especie en particular.

El mayor problema a resolver en el trabajo de campo es detectar la ubicación de la agrupación. Los Bembicini forman en general grupos de número variado de hembras, reunidos en un área de dimensiones diversas, y en general con límites precisos, impuestos generalmente por un cambio en el ambiente, por ejemplo en una sección de terreno desprovisto de vegetación en medio de un pastizal; estas agrupaciones, en las que no se requieren relaciones importantes entre las hembras, surgen principalmente por el aprovechamiento sucesivo, a través de las generaciones, de un mismo lugar, que brinda condiciones generalmente óptimas; esta localización hace que la distribución de las avispas en una determinada área sea muy irregular, y solo sea posible detectarlas ubicando la agrupación o los alrededores de ella. Es así que las áreas de distribución geográfica de las especies, brindadas en los trabajos sistemáticos, sean apenas una referencia, y aun tomando los datos de los rótulos de los ejemplares de las principales colecciones, solo es posible tener una idea de la localidad más cercana de la que puede encontrarse una agrupación. Pero aún así la detección de la agrupación bien puede fracasar, como me ha pasado en algunas oportunidades; en otras la ayuda de los coleccionistas fue fundamental: la especie Editha integra ha sido citada en la bibliografía de la provincia de Entre Ríos, y consultando en las colecciones fue posible establecer que podría encontrarse hacia las costas del río Uruguay, cerca de las locali-

dades de Colón y Concordia; en una primera recorrida por la zona, en enero, no fue posible hallar ejemplares de la especie, pero si con la ayuda del Dr. Mateo Zelich, naturalista de la zona, quien conocía la ubicación exacta de una agrupación, fue posible hacerlo en febrero (resultan igualmente importantes datos sobre el mes de recolección para la detección de agrupaciones). En ese lugar el había estado coleccionando la especie mencionada por varios años; se encontraba cerca de una huella poco transitada, que nunca acertaría recorrer un investigador no avisado, y mas allá de cualquier factor poco conspicuo, no parecía existir en ese sector de terreno nada que lo diferenciara de los campos de varios kilómetros a la redonda (este caso será tratado nuevamente en la sección correspondiente a agrupaciones). Es por esto que en las notas generales que acompañan a las descripciones de las actividades, he explicado con mucho detalle la ubicación de las agrupaciones y las fechas, para que eventualmente puede ser consultada por otros investigadores. También sería recomendable que en las colecciones reunidas con fines taxonómicos, estos datos fueran consignados con el mayor detalle posible.

Sorteada esta dificultad y localizada la agrupación, el trabajo consiste básicamente en observar diferentes individuos y anotar en un cuaderno de notas lo que se va observando; esta forma de trabajo, que es elemental, poco puede mejorarse con el desarrollo de la técnica o la acumulación de experiencia; la labor básica del etólogo es esa: quedarse horas cerca del ejemplar en estudio, observando con mucha paciencia, y tomando nota de lo que observa. La fotografía y la cinematografía han brindado algunos adelantos, y ambas técnicas fueron utilizadas para la realización de esta tesis; la primera brinda la posibilidad de acompañar con fotos el texto de los trabajos, pero también la ampliación de ciertas tomas puede ayudar a dilucidar o confirmar detalles por ejemplo la posición del huevo en la presa, la forma en que esta es tomada por la avispa, etc; la cinematografía es de mayor ayuda, ya que se puede mantener un permanente archivo de escenas para consultar en cualquier momento y realizar comparaciones; incluso en muchos casos una película revela detalles que durante el trabajo en el campo habían sido pasados por alto. En ambos casos conviene tener presente que las avispas manifiestan diferentes actitudes al ser enfocadas desde muy cerca con la cámara; algunas no aceptan su presencia hasta pasado un período de habituación, otras lo aceptan inmediatamente, pero en general pasados varios minutos las avispas estudiadas toleraban que se las estuviera enfocando a pocos centímetros sin manifestar ninguna alteración en su conducta.

Cada observación es registrada en un cuaderno precedida la hora (en todos los casos mencionados en esta tesis, la hora indicada corresponde a la hora argentina y no a la hora de sol), esto permite posteriormente el cálculo de la duración de cada actividad, a la vez de mantener un orden en las anotaciones; como en muchos casos la identidad de los ejemplares estudiados no podía ser establecida en el campo, se utilizaron letras y números para identificar los ejemplares hasta que

su determinación fuera posible. En todos los casos el material con el cual se trabaja: adultos y larvas de las avispas, sus presas, y especialmente aquella sobre la que se encuentra el huevo, son conservados con el mayor cuidado posible para poder consultarlos siempre que esto sea necesario. También se han elaborado formularios en los cuales se vuelcan los datos siguiendo un determinado orden, lo cual permite advertir permanentemente y sin errores los datos que faltan y los existentes; algunos de estos formularios se transcriben en las páginas siguientes.

En una agrupación numerosa resulta conveniente elegir algunos individuos para su estudio, de manera de obtener la mayor diversidad de datos en el menor tiempo posible; es decir, si tuvieran que estudiarse todas las actividades de la nidificación en un solo ejemplar, esto llevaría por lo menos 7 días, que en general es lo que tarda el desarrollo de la larva, con el inconveniente de que poco sabríamos sobre la posible diversidad individual; en cambio estudiando varios individuos de la misma agrupación que se encuentren realizando diferentes actividades, en menos tiempo se puede obtener mayor número de datos.

Algunos elementos simples, como por ejemplo señaladores de los nidos, pueden ser utilizados con buen resultado, ya que a pequeña distancia se puede perder por completo la ubicación del nido bien disimulado en un terreno uniforme. Otro método simple que da buenos resultados para conocer si la avispa visitó el nido durante nuestra ausencia, es ubicar sobre la entrada cubierta una pequeña piedrita la cual no dificulta la excavación de la avispa, y su ausencia evidenciará el trabajo del insecto para entrar al nido.

Para destapar la entrada de los nidos, cuando el túnel se encuentra total o parcialmente lleno de arena, utilicé un tubo de goma de diámetro menor que el del túnel, y cortado en bisel en la punta; situando un extremo en la zona donde se supone o se sabe que se encuentra la entrada y soplando por el otro, la arena suelta que cubre la entrada se dispersa, dejando al descubierto el túnel, que también se destapa de la misma manera utilizando la punta cortada en bisel para ir introduciendo el tubo de goma con mayor facilidad, y de esta manera ir descubriendo el recorrido del túnel. Cuando con una presión leve se detecta que el tubo choca contra una superficie compacta, es probable que se trate de algún tapón de arena interno cercano a la celdilla, y entonces, para no dañar su contenido, es aconsejable comenzar con la excavación, que se realiza con una pala que se introduce en el suelo apoyándola sobre el tubo de goma, y levantando la arena que se encuentra por sobre él. Cuando se llega al extremo del tubo es preferible dejar la pala y utilizar una cuchara para escavar mas prolijamente, tratando de localizar las celdillas, que seguramente se encontrarán cerca del extremo del tapón, y evitar así su destrucción.-

Relacionado con el estudio de la estructura del nido y su posterior ilustración, he desarrollado un método, utilizando acrílico para la obtención de mol-

FOTOS Y FILIACIONES

Avispas	Lugars	Fecha:
401 Lugar de construcción de nidos	0 0	
402 Cópula	0 0	
403 Forma de excavar	0 0	
404 Distribución de la tierra removida	0 0	
405 Aspecto de túneles accesorios	0 0	
406 Lugares de agujonazos	0 0	
407 Posición del huevo	0 0	
408 Transporte de la presa	0 0	
409 Introducción de la presa en nido	0 0	
410 Capullo	0 0	
411 Aspecto del nido concluido	0 0	
412 Alimentación del adulto	0 0	
413 Descanso nocturno	0 0	
414 Abide del nido	0 0	

HABITAT

Avispa:	Lugars	Fecha:
501 Lugar de construcción de nidos:		
502 Tipo de suelo:		
503 Grado de dureza del suelo:		
504 Periodo del año en que se encuentran:		
505 Condiciones meteorológicas generales:		
506 Ritmo de trabajos:		
507 Grado de gregarismo:		
508 Agresión entre hebras:		
509 Lugar de cacerías:		
510 Observaciones sobre la presa:		

CISRE DEL NIDO

Avispas	Lugars	Fecha:
601 Externo en túneles comenzados y desechados:		
602 Externo temporal durante la excavación:		
603 Externo temporal al concluir excavación:		
604 Interno temporal al concluir excavación:		
605 Externo temporal al depositar huevo en celdillas:		
606 Interno temporal al oviponer en celdillas:		
607 Externo parcial al traer primera presa:		
608 Interno parcial al traer primera presa:		
609 Externo temporal al traer cada presa:		
610 Interno temporal al traer cada presa:		
611 Final al concluir el nido:		

Reproducción de uno de los formularios utilizados para ordenar las observaciones realizadas en el campo.-

des. En general, la mayoría de los trabajos sobre comportamiento de nidificación de avispas cavadoras se encuentran ilustrados con dibujos del nido. Merisuo (1967) sugirió algunas técnicas para que estos dibujos tuvieran aspecto tridimensional, y por lo tanto se apreciará mejor su estructura; en ese mismo trabajo hace referencia a que ocasionalmente se han tomado fotografías de moldes de nidos pero no aclara nada más al respecto, ni cita bibliografía referida a este tema. Sin embargo, el antecedente más cercano es el de Nielsen (1931) quien cita bibliografía según la cual algunos autores utilizaron yeso para realizar los moldes con el inconveniente de su fragilidad, y a la vez propone la utilización de metal, el cual hay que fundir previamente en un calentador. Este método resulta poco práctico para un trabajo de campo, que siempre requiere el transporte de la menor cantidad posible de elementos. Posteriormente Linsley y Mac Swain (1956) estudiaron la estructura de los nidos de Cerceris californica utilizando moldes de yeso, que no llegaron a completar por la presencia de un tapón de arena húmeda en el túnel, e ilustran el trabajo con un dibujo. No existe más bibliografía al respecto, y la mayoría de los trabajos se encuentran, en el mejor de los casos, ilustrados con un dibujo del nido.-

La elección del acrílico, de uso común en odontología, para realizar los moldes, se basa en que por sus propiedades cumple con los siguientes requisitos: es lo suficientemente fluido como para llenar todas las cavidades del túnel al ser vertido y luego, al fraguar, adquiere una rigidez tal que permite extraer el molde sin riesgos de deformaciones o roturas durante la operación; además la cantidad de líquido que se escurre a través de los intersticios del terreno es despreciable en suelos compactos.-

El único elemento que es necesario transportar, además de los componentes, es un recipiente de vidrio donde mezclarlos, lo cual es muy conveniente para trabajos de campo.-

En este recipiente, se mezclan partes iguales de acrílico en polvo y de líquido autocurable. Estas proporciones aseguran que la mezcla posea características adecuadas de fluidez y tiempo de fraguado.-

Se vierte rápidamente para evitar que pierda fluidez, tratando de que no queden burbujas de aire atrapadas en el interior del nido, que luego puedan provocar deficiencias en el molde.-

Si la cantidad de mezcla preparada no fuera suficiente, se prepara una nueva porción y se le vierte, con lo que se adhiere a la anterior sin perjudicar la calidad del molde.-

Es conveniente, una vez que la cavidad ha sido llenada, seguir vertiendo un poco más de acrílico, que al desbordar forma una capa sobre la superficie del terreno, marcando así la inclinación exacta del túnel; además reemplaza al acrílico que se escurra a través de las paredes del nido.-

Después de media hora el molde está listo para ser extraído del terreno; sin embargo este tiempo puede variar si se alteran las proporciones de los componentes de la mezcla, y se reduce en días muy calurosos. Si <sup>no</sup> es necesario sacarlo en seguida, puede dejarse más tiempo, lo cual mejora el fraguado del molde.-

Para extraerlo el procedimiento difiere según el tipo de suelos: si es arenoso y suelto se puede retirar directamente la arena que rodea el molde. Si es compacto, se cava una zanja alrededor de la entrada del nido, cuyo diámetro depende de la presunta inclinación del túnel. De esta manera el molde queda rodeado de una porción de tierra; cuando se estima que la profundidad alcanzada es mayor que la del molde, se desprende y luego se reaspa cuidadosamente para quitar esta envoltura de tierra, para lo cual se puede sumergir en agua, que la desprende rápidamente y sin riesgos de romper el molde. Si éste llegara a suceder, por cualquier causa, una porción del mismo acrílico sirve para unir las partes.-

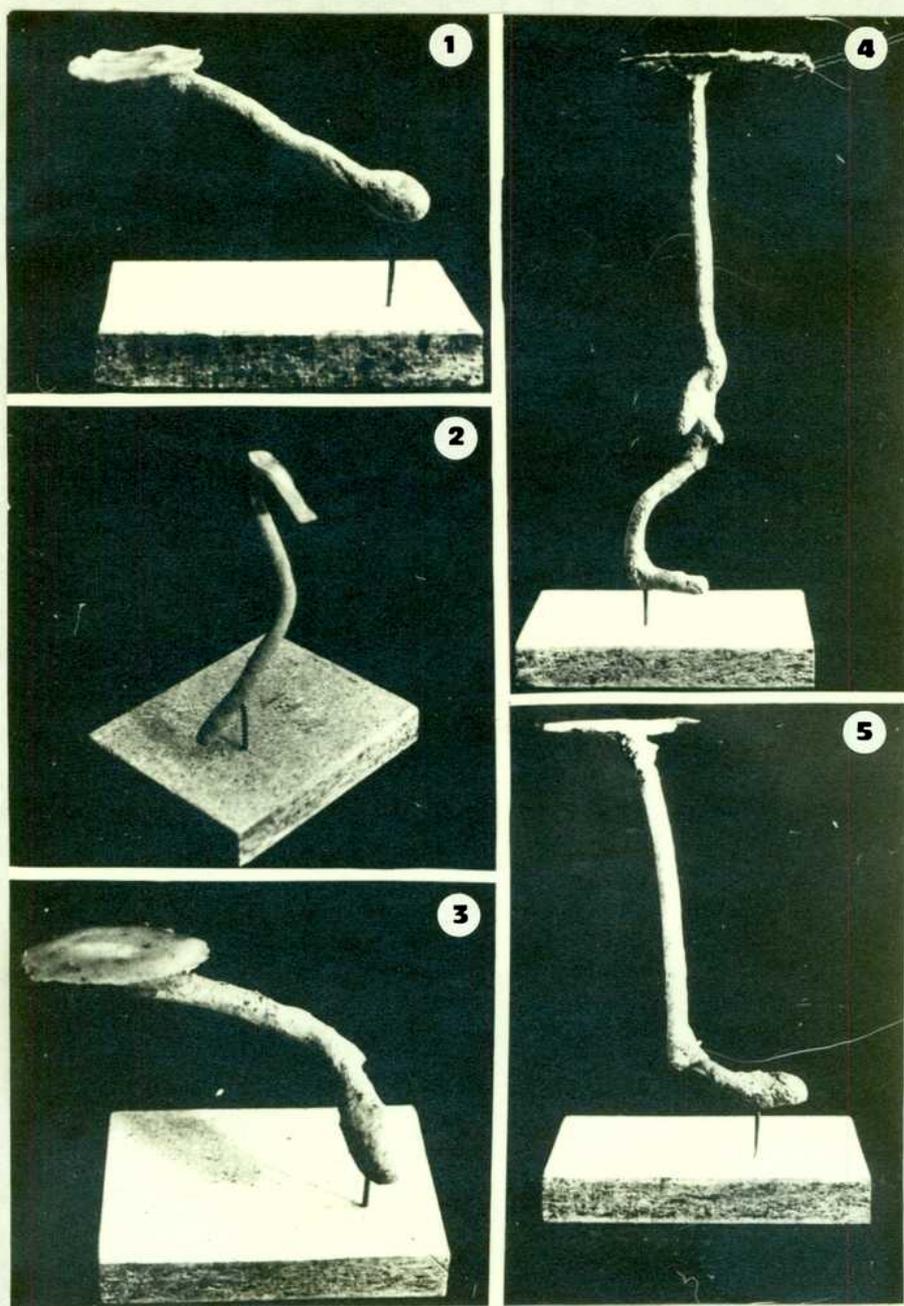
Al fotografiar el molde, la iluminación, con un reflector, desde una dirección única, asegura que se aprecie el volúmen y en parte la forma y la ubicación de la cámara; eligiendo el mejor ángulo se puede representar la tridimensionalidad del nido. En las figuras 1 a 5 se pueden apreciar los resultados de este método.-

Merisuo ( 1967 ) analiza la supuesta representación gráfica de un molde, comentando que los elementos auxiliares utilizados para dar sensación de profundidad al dibujo, lo cual se logra bien, molestan y alejan de lo natural. Las fotografías que presento en este trabajo, muestran que se puede representar la tridimensionalidad del nido sin elementos auxiliares que molesten, y aún más, evitando complejos dibujos.-

En nidos que tienen mas de una celdilla, con este método solo es posible representar una por nido, ya que nunca hay más de una abierta en cada momento; sin embargo como en el caso de Editha integra, muchas veces suele quedar algún resto del túnel lateral de otras celdillas que quedan marcado en el molde ( fig. 39 ) , también queda insinuada a veces la presencia de un tapón interno, como en el caso de Hemidula singularis ( fig. 19 ) , o la de un " espolón", como en el caso de Zyzyx chilensis ( fig. 79 ). En todos los casos el acrílico engloba las partículas de suelo de las paredes del túnel y de la celdilla, quedando en el molde un indicio exacto del tipo de suelo en que nidificaba la avispa; en los casos en que el nido se encuentre construido en arena pura, la filtración es máxima, y por lo tanto el diámetro del molde es superior al real, pero esta dificultad no es importante si consideramos que lo esencial es conocer la forma exacta, ya que las medidas pueden obtenerse directamente del nido.-

También fue diseñado un tipo de celdilla artificial para realizar estudios sobre el comportamiento subterráneo de las hembras, utilizado especialmente para Rubrica nasuta.-

Algunos autores utilizaron anteriormente celdillas artificiales en el trabajo de campo como Berends ( 1941 ) , Nielsen ( 1945 ) y Tsuneki ( 1956 ); sin embargo ningun



Moldes de acrílico de Bicyrtes discosa (fig 1), Cerceris zelichi (fig 2), Rubrica nasuta (fig 3) y Sphex dorsalis (figs 4 y 5).

de estos modelos se adapta totalmente a este estudio. La necesidad de analizar cierto número de casos obliga a que la instalación de las celdillas sea rápida y su observación fácil, y por otra parte el terreno medianamente transitado requiere una estructura sólida que, estando enterrada, resista cierto peso encima.-

Se tomó como base el trabajo de Tsuneki ( 1956); este autor destaca que la excavación debe comenzarse por encima de la celdilla que va a ser reemplazada por una artificial, para no modificar la entrada del nido y el túnel, lo cual podría provocar la desorientación de la avispa. Se varió la estructura de celdilla artificial utilizada, que en su caso, por tratarse de un terreno con otras características, era sólo un pequeño recipiente de vidrio.-

Esta celdilla (fig. 6) está hecha con un tubo de ensayo ( A ), el cual es colocado dentro de un frasco de vidrio ( B ), a través de una perforación de la tapa.

Este frasco tiene un fondo de telgopor (C) y espuma de goma (D) que ejercen una leve presión hacia adelante, permitiendo que la porción del tubo que debe sobresalir del frasco para introducirse en el túnel del nido, se mantenga bien ajustada a éste. Además, el frasco está cubierto internamente, en lo que será su base, con papel blanco (E), que permite una mejor visibilidad dentro del tubo en condiciones de baja iluminación. El frasco sirve como soporte y como protección, ya que resiste peso encima sin que se dañe la estructura del nido, permitiendo la observación del tubo a través de él.-

El procedimiento utilizado era realizar una excavación, comenzando por encima de la celdilla ( que se encuentra a 5-6 cm de profundidad) y reemplazarla por la artificial, con el contenido necesario para la realización de la experiencia. Al instalarla ( fig. 7 y 8 ) se rellenaba alrededor con tierra hasta dejar expuesta solo la parte superior del frasco, necesaria para observar el tubo; esta parte se cubría con un pedazo de tela (F), el cual quedaba a la vista en períodos de observación frecuente, y era cubierto con tierra cuando el nido no estaba en estudio. De mañana se quitaba la tierra, y la tela era descorrida cada vez que debía observarse la avispa, tratando de que la intensidad de la luz suficiente para poder ver, pero que no alterara su comportamiento.-

La avispa se adapta sin dificultad a esta celdilla artificial, y solo se alteraba su comportamiento si por descuido entraba luz muy intensa, en cuyo caso salían del nido, pero regresaban inmediatamente para seguir sus tareas normalmente.-

En los casos en que fueron necesarios datos meteorológicos, éstos fueron obtenidos en el lugar de trabajo, con instrumentos propios, con los siguientes métodos: la temperatura fue medida con un termómetro bimetalico, el cual era colgado a un poco más de 1 metro del suelo en la sombra producida por la vegetación mas cercana al lugar de nidificación, tratando de que no recibiera la influencia del viento. La temperatura así obtenida, es similar a la obtenida dentro de un abrigo meteorológico, estructura que es imposible de transportar, y conviene aclarar que de todos modos los valores obtenidos así son indicativos y no reales por dos motivos: en primer lugar la avispa se encuentra sometida a la radiación solar directa, al

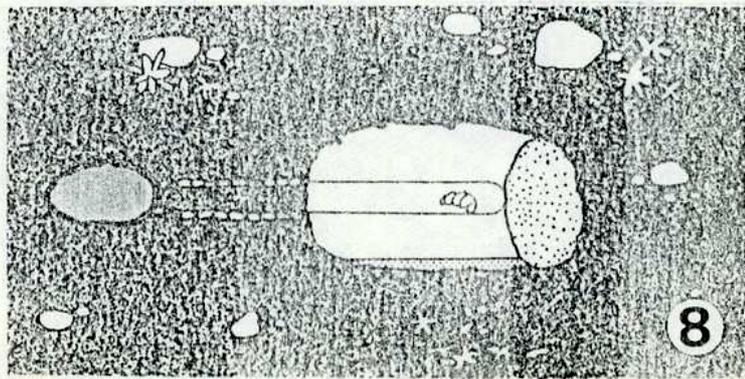
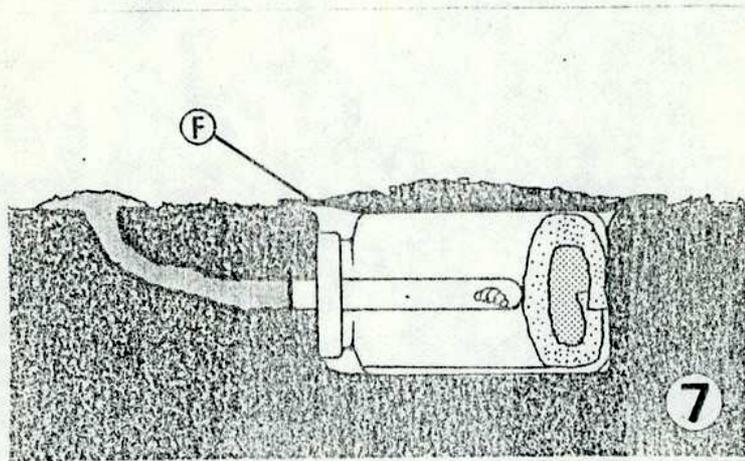
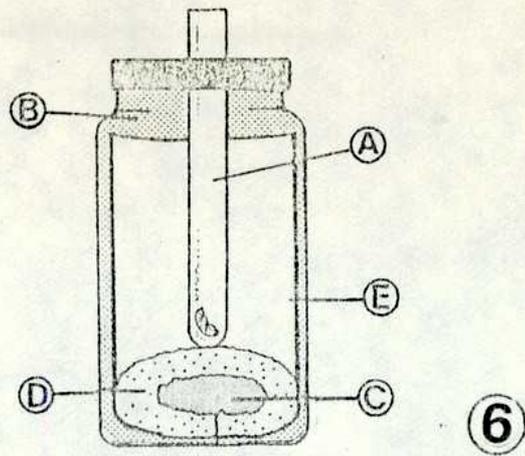


Fig 6, celdilla artificial: A, tubo de ensayo donde se ubican los contenidos de la celdilla reemplazada; B: frasco de vidrio que sirve como soporte y protección; C, telgopor; D, espuma de goma que junto con el telgopor ejercen una presión hacia arriba sobre A; E, papel blanco. Fig 7, corte del terreno que permite observar la forma en que la celdilla artificial es instalada; F, pedazo de tela que permite cubrir la tierra con facilidad y cubre el frasco en períodos de observación frecuente. Fig 8, aspecto que ofrece la celdilla durante su observación.

viento, etc., factores que modifican la temperatura real del insecto, y por otra parte al hablar por ejemplo, de un umbral para actividad, éste se encuentra a su vez influido por factores internos propios de cada individuo, que modifican estos umbrales; escaparía a los objetivos de este trabajo el control de todas las variables y la obtención de un valor mas preciso de la temperatura. La humedad y la presión atmosférica son obtenidas en igual situación que la temperatura. La nubosidad fue medida en octavos, es decir 8/8 significa cielo totalmente cubierto y 0/8 despejado. La luminosidad, factor que podría tener alguna influencia en la actividad de la avispa, fue medida con un fotómetro para fotografía, que a pesar de no contar con una escala con valores absolutos, sirve para medir las variaciones de la luminosidad y correlacionarlas con la actividad de las avispas; la forma de medición es explicada en cada caso en forma particular . El viento fue apreciado según la escala de Beaufort.-

WORLD MAPS AND TOTAL AFRICA

Ya se ha esbozado escuetamente en la introducción la sistemática de la familia Sphecidae, cuyas especies pueden reconocerse por dos características principales: el pronóto no llega a tocar las tégulas y no hay pelos plumosos. La sistemática de la familia Sphecidae fue establecida por Bohart y Menke (1976) en su obra "Sphecid Wasps of the World"; lo que aquí se resumirá se basa principalmente en ese trabajo y en el de Willink (1947) "Las especies argentinas de Bembicini", y daré los caracteres morfológicos principales que permiten identificar los géneros de Bembicini citados de la Argentina.-

La caracterización de las subfamilias de Sphecidae ha sido siempre difícil; si tomamos las Nyssoninae, no existe ningún carácter positivo que se encuentre presente en todos los géneros; la carena oblicua del escudo es el carácter más generalizado, pero está ausente en 10 de los 71 géneros que la integran; también dos espolones en la tibia intermedia es un carácter bastante general, pero sólo hay uno en los Bembicini, y en otros de sus géneros; por lo tanto una definición de la subfamilia debería basarse en caracteres negativos, y con muchas excepciones, resultando más conveniente pasar directamente a las claves de tribus para determinar el material.-

Las características principales que permiten diferenciar a los Bembicini del resto de las tribus de Sphecidae son: ocelos llamativamente reducidos o vestigiales; largo prestigmático de la primera celdilla submarginal del ala anterior, más de la mitad del largo de la celdilla, estigma del ala anterior más largo que la primera celdilla discoidal; labro por lo menos tan largo como ancho, carena oblicua del escudo presente, y el pronoto con un reborde simple basal entre las coxas. Un espolón en las tibias intermedias; como características complementarias podemos decir que se trata de avispa medianas, de entre 10 y 30 mm de longitud, robustas con abdomen sésil, en general negras con dibujos amarillos o blanquecinos, o bien con diseños ferruginosos, amarillos y rojos en algunos casos.-

La caracterización de los géneros de Bembicini citados de la Argentina puede resumirse en la siguiente clave, tomada en parte de Bohart y Menke (1976):

- 1- Palpos maxilares y labiales con 5 y 3, 4 y 2, o 3 y 1 segmentos respectivamente .....2
- Palpos de 6 y 4 segmentos respectivamente .....4
- 2- Celda marginal del ala anterior, en la mitad distal, alejada del borde del ala, mandíbulas, sin dientes.....MICROBEMBEX
- Celda marginal del ala anterior en su mitad distal, coincide con el borde del ala, Mandíbulas con dientes..... 3
- 3- Palpos con 4 y 2 segmentos respectivamente; ocelo anterior habitualmente reducido a una cicatriz transversal estrecha (a veces con vestigios de lente o con un lente semicircular).....BEMBIX
- Palpos de 5 y 3 segmentos; lentes de los ocelos aproximadamente semicirculares ..... ZYZZYX

- 4.- Ocelo anterior en forma de una cicatriz, raras veces con vestigio de lente..5  
 .- Ocelo anterior de forma mas o menos semicircular y con lente mas o menos bien desarrollada y translúcida.....7
- 5.- Angulos laterales del propodeo extendidos hacia atrás.....BICYRTES  
 .- Angulos laterales del propodeo no prolongados hacia atrás.....6
- 6.- Cicatriz ocelar anterior con forma de un círculo incompleto, ni deprimida ni escotada en la mitad; vértex, visto desde adelante, considerablemente deprimido por debajo del nivel de los ojos.....STICTIA  
 .- Cicatriz ocelar anterior más o menos transversal, o deprimida, o escotada en la parte postero-medial; vértex, visto desde adelante, no deprimido por debajo de los ojos.....RUBRICA
- 7.- Mandíbula sin dientes en el borde interior.....8  
 .- Mandíbula con diente subapical.....9
- 8.- Ocelo anterior semicircular, con borde anterior cóncavo; ocelos posteriores exteriormente aplanados; fémures en el macho mas o menos simples..HEMIDULA  
 .- Ocelo anterior elipsoide, constituyendo mas o menos 3/5 de un círculo; ocelos posteriores circulares; fémur anterior del macho muy aplanado y expandido; el intermedio con dientes muy irregulares.....CARLOBEMBIX
- 9.- Ojos cubiertos por pelos largos y densos; tergito VII de los machos con un lóbulo mediano redondeado; cora intermedia del macho con un largo diente o espina.....TRICHOSTICTIA  
 .- Ojos sin pelos, tergito VII del macho sin lóbulo mediano redondeado.....10
- 10.- Bordes internos de los ojos fuertemente divergentes hacia abajo; tergito VIII del macho truncado en el centro y agudo lateralmente.....EDITHA  
 .- Bordes internos de los ojos solo ligeramente divergentes hacia abajo; tergito VIII con proyecciones medianas y laterales escotadas.....SELMAN

Si consideramos ahora todos los géneros de Bembicini representados en el dendrograma de Bohart y Menke, construido sobre la base de caracteres morfológicos de los adultos, y que aquí se transcribe en la figura 9, vemos que los géneros endémicos de la región Neártica se diferencian de los endémicos de la región Neotropical, incluyendo a Bembix, porque poseen los ocelos en depresiones.

La distribución geográfica de los Bembicini es sumamente particular, y en general concuerda con los tres grupos de géneros de la siguiente manera: existen cuatro géneros endémicos de la región Neártica, Steniolia, Glenostictia, Stictiella y Xerostictia; dos géneros: Bicyrtes y Microbembex tienen sus especies repartidas casi en igual número en las regiones Neotropical y Neártica; el otro grupo de géneros que comparte el carácter de poseer el área mediana del escudo careada, comprende ocho géneros endémicos de la región Neotropical: Carlobembix, Hemidula, Rubrica, Selman, Editha, Zyzyx, Trichostictia y Stictia, y un género

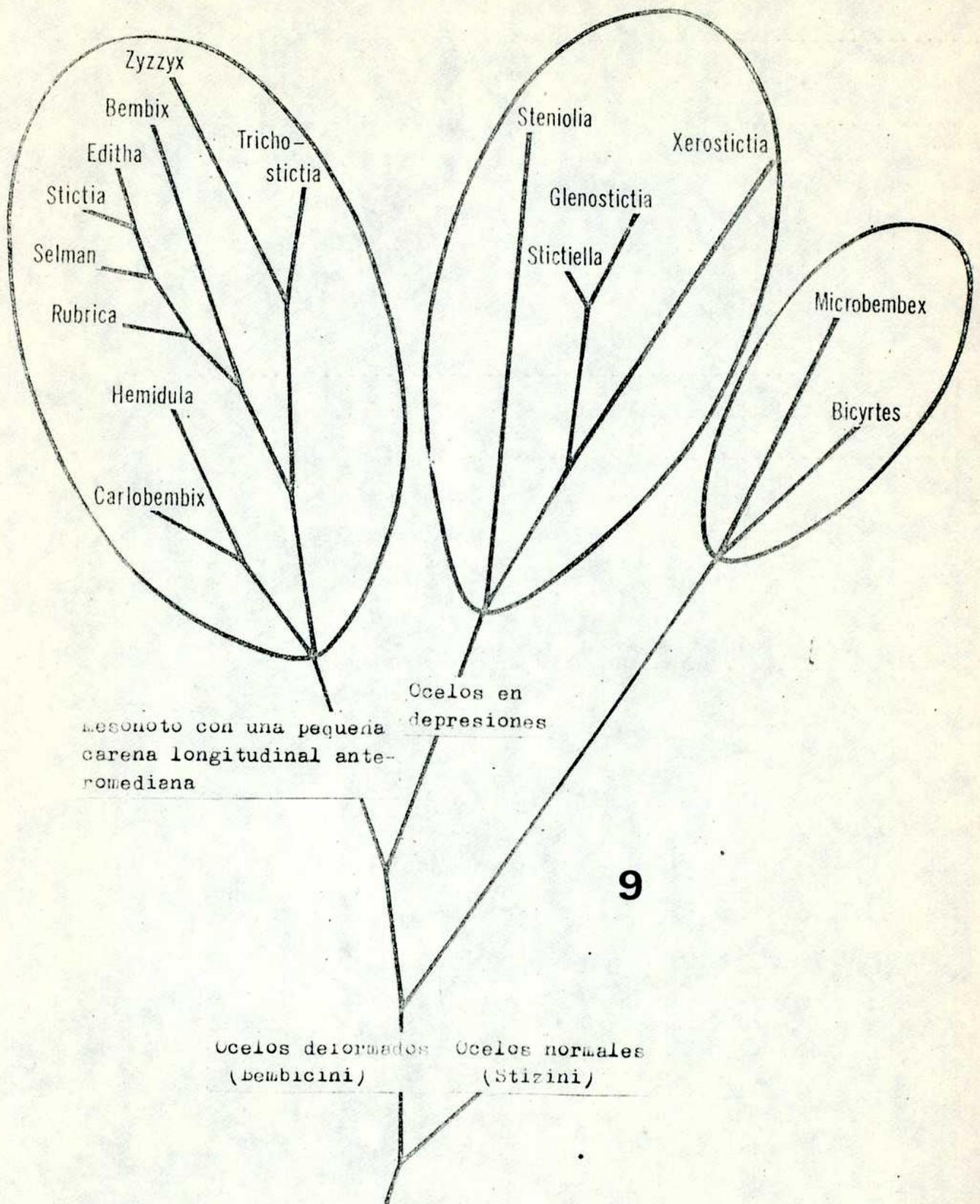


Fig 9, dendrograma sugiriendo las relaciones filogenéticas entre los géneros de Bembicini propuesto por Bohart y Menke (1976).

cosmopolita, Bembix; detallando mas, Carlobembix y Hemidula son endémicos de la Argentina, Selman, Editha y Zyzyx se encuentran además en países limítrofes, Trichostictia llega hasta el Perú, Rubrica se encuentra en toda América del Sur; y Stictia llega hasta el sur de los Estados Unidos de América del Norte.

La situación del género Bembix es una de las más particulares; incluye 329 especies, mientras que los demás géneros de Bembicini incluyen pocas: Bicyrtes, 23; Microbembex, 21; Carlobembix, 1; Hemidula, 2; Rubrica, 5; Selman, 1; Stictia, 26; Editha, 6; Trichostictia, 3; Zyzyx, 1, Stictiella, 16; Glenostictia, 11; Xerostictia, 1; y Steniolida, 15. Las especies de Bembix se encuentran distribuidas en todo el mundo, siendo el único género de Bembicini presente en las regiones Paleárticas, Etiópica y Australiana; en Australia hay 80 especies, en la región Etiópica alrededor de 90, y en América del Sur 11 especies, de las cuales solo 3 viven en la Argentina, 1 muy común y las otras dos poco frecuentes. Este extenso género se encuentra diferenciado en grupos de especies en algunas regiones, como la Neártica y la Australiana, donde fue bien estudiado; la extremada diversidad en su morfología y comportamiento podrían indicar que se trata de un taxón artificial que debería ser dividido.

A la vez resulta tan clara la subdivisión de la tribu planteada en el dendrograma, que habría sido apropiado la creación de subtribus, con lo que podría llamarse a estos grupos de géneros con sus nombres.

CONFIDENTIAL

I- EL GENERO BICYRTES LEPELETIER

El género Bicyrtes incluye 23 especies distribuidas en toda América; de ellas 11 se encuentran representadas en la Argentina, siendo el género mas numeroso en nuestro país. Fue estudiado el comportamiento de varias especies; Evans (1966) ha resumido los conocimientos sobre las neárticas hasta ese año, y agregado notas personales sobre tres de ellas especialmente: B. quadrifasciata, B. ventralis y B. fodiens. También en esa publicación resume notas aisladas, y de otros autores, sobre B. parata, B. capnoptera y B. burmeisteri, esta última de Méjico; posteriormente Alcock y Gamboa (1975) publicaron una nota sobre B. viduata. Sobre las especies de América del Sur ha habido quizás mayor número de notas, pero referidas a pocas especies; es así que Poulton (1917), Janvier (1928), Richards (1937), Callan (1954) y Evans (1976) publicaron sobre B. variegata, siendo el de Janvier el informe mas completo; Vesey-Fitzgerald (1940), Callan (1954), Richards (1937) y Brethes (1918) han publicado notas sobre B. discisa, y por último Evans y Matthews (1974) publicaron una nota sobre B. cingulata. Estas tres especies se encuentran representadas en la Argentina. En esta sección se describe el comportamiento de B. variegata, B. discisa y B. simillima, con datos obtenidos por mí en la estación experimental del INTA del delta del Paraná, cercana a Otamendi (prov. de Buenos Aires), siendo en el caso de las dos primeras el informe mas completo sobre su comportamiento hasta el presente, y en el caso de B. simillima el de una especie nunca estudiada hasta ahora. La ocasión de estudiar las tres especies en la misma área resultó inmejorable para profundizar en la diferenciación de nichos ecológicos, de allí la importancia de este estudio. También fueron realizadas observaciones en el Parque Nacional El Palmar, en la provincia de Entre Ríos. Las observaciones aquí presentadas, junto con las conclusiones correspondientes fueron publicadas por mí en dos trabajos separados, por realizarse las observaciones en distintos años (Genise, 1979 y 1982).

BICYRTES VARIEGATA (OLIVIER)(1) Notas Generales

Las observaciones fueron realizadas cerca de Otamendi (Buenos Aires) en febrero de 1979 y en el Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos) en diferentes meses de 1981. En el primer lugar había una agrupación de alrededor de 30 individuos que nidificaba en un arenal artificial de unos 20 m<sup>2</sup>. Es interesante señalar que en años posteriores este arenal fue trasladado a un par de cientos de metros de su primitivo lugar, y de alguna manera la agrupación volvió a establecerse en él. En el PN El Palmar esta especie fue estudiada en arenales naturales cercanos a las

orillas de los arroyos, donde formaba agrupaciones densas, o bien aparecían individuos aislados. Todos los autores encontraron a esta avispa nidificando en suelos de arena pura, generalmente cercanos a algún curso de agua, lo cual parece ser una característica de ella en toda su área de distribución, que abarca hasta el sur de los Estados Unidos.

Durante las observaciones en Otamendi pudo verificarse que la mayor actividad se desarrollaba, en enero y febrero, entre las 9:30 y las 18:00 hs, y que en días nublados la cantidad de individuos activos era notablemente menor. Posteriormente, en el PN El Palmar, estas observaciones pudieron ampliarse y detallarse. Allí, en diferentes arenales del parque, fueron seguidos en varios meses la cantidad de individuos que componían las agrupaciones de esta especie; estas observaciones son detalladas en la sección correspondiente a diferenciación de nichos ecológicos y aquí serán resumidas brevemente: el 5/II/81 fueron hallados dos arenales ocupados por sendas agrupaciones densas de B. variegata, y otros dos arenales con solo individuos aislados; en cambio el 10/III del mismo año, en estos mismos cuatro arenales, mas en un quinto donde no había ninguno en febrero, solo había 1 o 2 individuos de esta especie en cada uno. Es decir que ya a principios de marzo su actividad disminuye notablemente. Hacia fines de noviembre del mismo año realicé otro viaje al mismo lugar, y encontré que la situación era similar a la de marzo, con individuos aislados en varios arenales, por lo que, teniendo en cuenta la escasa variación individual que generalmente presentan las avispas en cuanto a su época de aparición, sería probable que en pocos días mas las agrupaciones comenzaran a desarrollar su máxima actividad.

La influencia de los factores meteorológicos sobre esta especie, puede consultarse en la sección correspondiente a Stictia flexuosa, donde he desarrollado un estudio comparativo entre ambas especies.

## (2) Construcción del nido

Demora 1 hora en la construcción del túnel y la primera celdilla. Cava con el primer par de patas, echando la arena hacia atrás; este movimiento es acompañado por rápidas inclinaciones del cuerpo, elevándose el abdomen cada vez que la arena es despedida hacia atrás, a la vez que la cabeza se acerca al suelo. Cada vez que se eleva el abdomen la avispa mueve hacia atrás varias veces las patas delanteras arrojando varias cargas de arena, lo cual es característico de las especies de este género y las diferencia del resto que lo hacen sincronicamente. La arena puede ser despedida hasta una distancia de 30 cm, y no queda acumulada. A medida que la arena, removida a mayor profundidad, se acumula en el túnel, detrás de la avispa, esta retrocede empujándola con las patas traseras y el abdomen; una vez fuera, la dispersa con el primer par de patas, repitiendo los movimientos descritos antes.

Cuando termina la construcción sale caminando hacia adelante y cubre la entrada del nido, arrojando arena hacia atrás, hasta que queda totalmente disimulada. Una vez cerrada una celdilla, la construcción de la siguiente demora 40 minutos. Los períodos de aprovisionamiento se alternan con los de construcción de nuevas celdillas; estas van siendo construidas en el extremo de cortos túneles laterales, que se comunican con el túnel principal mientras dura el aprovisionamiento.

### (3) Estructura del nido

El nido consta de 2 a 5 celdillas, que se encuentran entre 8 cm y 10 cm de profundidad; el túnel es recto o algo curvo, en ángulo de 30-35° con la superficie del terreno y mide alrededor de 12 cm de largo y 8-10 mm de diámetro. Las celdillas son aproximadamente horizontales y miden 25-30 mm de largo y 12-15 mm de diámetro.

### (4) Aprovisionamiento y oviposición

Esta actividad demora alrededor de 2 horas. La presa consistía en general de larvas del quinto estadio de Nezara viridula (Heteroptera, Pentatomidae). Ocasionalmente fueron halladas larvas de estadios anteriores, y en ningún caso otra especie. La presa es tomada con el segundo y tercer par de patas y llevada en vuelo con la parte ventral hacia arriba y la cabeza hacia adelante. En ocasiones, debido al excesivo peso de la presa, la avispa debía realizar gran cantidad de cortos vuelos cercanos al suelo, como si avanzara a saltos.

Como la entrada del nido se mantiene cubierta en todo momento en que la avispa no esté adentro, al llegar la descubre con el primer par de patas sin soltar la presa. Sin embargo, en una ocasión la arena que cubría la entrada se había compactado de modo de no permitir el ingreso de la avispa. Luego de intentarlo infructuosamente, dejó la presa a 10 cm de la entrada, fue a descubrirla, y luego volvió hasta la presa, la tomó y la introdujo en el nido.

En 10 celdillas revisadas, el número de presas aprovisionadas era variado, de 3 a 6; se encuentran ubicadas con la parte ventral hacia arriba y la cabeza hacia el fondo de la celdilla.

El huevo es depositado en la primera presa, en posición semierecta, adherido entre las coxas del primer par de patas e inclinado hacia su cabeza. El aprovisionamiento es en masa, y las presas se mantienen vivas varios días. Mientras dura el aprovisionamiento, la avispa cubre la entrada cada vez que va a buscar una nueva presa, sin utilizar el abdomen para apisonar la arena, pero cuando debe continuar el día siguiente, la forma de cerrarlo en la última visita del día es mucho más cuidadosa: utiliza el extremo del abdomen para apisonar la arena y luego, una vez cubierto el túnel, excava túneles accesorios de 5-10 mm de profundidad, alrededor de la verdadera entrada cubierta. En la mayoría de los casos estos túneles

accesorios se encuentran a 10 cm de la entrada, y la arena se arrojada sobre ésta; sin embargo, en ocasiones estas excavaciones llegaban a realizarse a mas de 50 cm de la entrada. Si estos túneles accesorios fueran cavados para obtener arena para disimular la entrada, a esta distancia no cumplirían su función; si sirvieran para desorientar parásitos, este comportamiento tendría consecuencias sociales, beneficiando a todos los individuos que nidificaran dentro de este radio, y favoreciendo su agrupación.

Cuando las avispas se retiran del arenal hasta el día siguiente, éste toma un aspecto característico por la presencia de gran cantidad de estos túneles accesorios repartidos por todo el terreno.

Para cerrar el nido definitivamente, antes de comenzar a construir otro, también apisona la arena con el extremo del abdomen, y excava túneles accesorios, demorando en total 15 minutos.

#### (5) Capullo

El capullo de B. variegata es ovoide, mide 18 mm de largo y 7 mm en su diámetro transversal mayor, donde se encuentran 5 poros. Está externamente recubierto de arena y los poros presentan una coloración parda.

### BICYRTER DISCISA (TASCHENBERG)

#### (1) Notas Generales

Como en la especie anterior, las observaciones fueron realizadas cerca de Otamendi (Buenos Aires) y en el PN El Palmar (Entre Ríos); en la primera localidad las observaciones fueron realizadas en febrero de 1979 y febrero de 1981, y en Entre Ríos, en distintos meses de 1981. El tipo de suelo elegido para la nidificación resultó ser muy variado: en Otamendi fue observada nidificando en suelo suelto y arenoso, con algo de vegetación, en 1979, observación similar a la de Brethes (1918), y posteriormente, en 1981, fue observada nidificando en suelo limoso y compacto, junto con Rubrica nasuta y Bicyrtes simillima, siendo este dato de importancia por ser pocos los Bembicini que aprovechan este tipo de suelo. En Entre Ríos fue siempre vista nidificando en suelos sueltos de arena pura, como lo observaron Richards (1937) en el norte de América del Sur y Callan (1954). El espectro que cubre esta avispa en su elección del tipo de suelo, debe ser probablemente el mas amplio conocido para un miembro de los Bembicini.

La época del año en que aparece muestra interesantes similitudes y diferencias con B. variegata: en Otamendi, donde ambas fueron observadas nidificando en suelo de tipo distinto, la época de nidificación coincide, mientras que en el PN El Pal-

mar, donde comparten el tipo de suelo, los primeros individuos de esta especie, que parece no formar agrupaciones densas, no aparecen antes de marzo, cuando ya quedan pocos ejemplares de B. variegata. Otras diferencias ecológicas entre estas dos especies corresponden al tamaño de la presa, y serán descritas en la sección correspondiente a diferenciación de nichos ecológicos. Durante noviembre, cuando B. variegata recién aparecía en el Pm El Palmar, también fue visto un ejemplar que parecía ser B. discisa, aunque no pudo ser capturado para su determinación, por lo que, teniendo en cuenta que no fue visto ningún ejemplar de esta especie en enero ni en febrero, podría sugerir que hubiera allí dos picos de actividad durante el año, en noviembre y en marzo.

### (2) Construcción del nido

Demora 40 a 50 minutos en la construcción del túnel y la primera celdilla. La forma de cavar es similar a la de B. variegata, pero se ayuda algo con las mandíbulas para aflojar el terreno, que es un poco más compacto que el que utiliza aquella especie. Cuando termina la construcción, igual que B. variegata, sale caminando hacia adelante, y arroja tierra hacia atrás para cubrir la entrada, pero además la apisona con el extremo del abdomen.

La construcción de cada nueva celdilla demora 30 minutos. Los períodos de construcción de nuevas celdillas se alternan con los de aprovisionamiento.

### (3) Estructura del nido

Los dos nidos revisados constaban de 3 celdillas, a 5 cm de profundidad; el túnel era algo curvo, en ángulo de 30-35° con la superficie del terreno, de 5-6 mm de diámetro y 7-8 cm de largo. Las dimensiones de las celdillas fueron 18-20 mm de largo y 10-12 mm de diámetro. La figura 1 muestra una foto del molde de acrílico del nido.

### (4) Aprovisionamiento y oviposición

Se prolonga por espacio de 7 horas aproximadamente. Las presas eran en general larvas del cuarto estadio de Nezara viridula. En 6 celdillas revisadas fueron encontradas 24 larvas de Euchistus sp. y 72 de Nezara viridula (Heteroptera, Pentatomidae). El transporte de la presa es como en B. variegata. Todas las celdillas revisadas contenían 16 presas, ubicadas con la parte ventral hacia arriba y la cabeza hacia el fondo de la celdilla.

El huevo es depositado en las mismas condiciones que B. variegata. El aprovisionamiento es también en masa, y las presas se mantienen vivas algunos días. La entrada se encuentra permanentemente cubierta durante el aprovisionamiento, pero

a diferencia de B. variegata, siempre utiliza el extremo del abdomen para apisonar la tierra, y no construye túneles accesorios. En la última visita del día, la avispa, además de cubrir la entrada, sigue echando tierra hacia ésta desde 4 cm a la redonda, pero sin llegar a formar túneles accesorios. Para cerrar el nido definitivamente, antes de empezar otro, hace lo mismo y demora 10 minutos en esta operación.

### BICYRTE SIMILLIMA (SMITH)

#### (1) Notas generales

Las observaciones fueron realizadas en la estación experimental del INTA, en el delta del Paraná, cerca de Otamendi, provincia de Buenos Aires, entre febrero y marzo de 1981; en años anteriores también fue observada esta avispa en enero, por lo que su actividad seguramente se desarrolla, como sucede con los Bembicini de esta área, entre fines de diciembre y principios de marzo.

La nidificación se realizaba en un terraplén artificial de tierra muy compacta, con una delgada capa de polvo superficial, y sin vegetación que produjera sombra (fig 10); el mismo lugar era utilizado por otro Bembicini: Rubrica nasuta; sin embargo, mientras que esta forma agrupaciones mas o menos densas, solo se encuentran pocos individuos aislados de B. simillima, igual que de B. discisa, que fue tratada antes.

No fueron observados machos cerca del nido, y la hembra no pasaba la noche en él ni en túneles en el suelo; probablemente lo hiciera en la vegetación. En un día despejado, con condiciones meteorológicas normales para esa época del año, la actividad comienza entre las 10:30 y las 11:00 hs y termina entre las 16:30 y las 17:00 hs.

#### (2) Construcción del nido

B. simillima excava con las patas anteriores arrojando tierra hacia atrás, a la vez que levanta el abdomen; pero a diferencia de otras especies del género, cada vez que levanta el abdomen las patas solo se mueven una vez hacia atrás, arrojando una sola carga de tierra; esta es despedida lejos de la entrada del nido, por lo que no se acumula gran cantidad cerca de este, aunque llega a formarse un pequeño montículo. La excavación es interrumpida frecuentemente para realizar cortos vuelos, durante los cuales la entrada queda descubierta. El tiempo que demanda la construcción no pudo ser medido, ya que la observación comenzó durante la construcción, pero el período hasta la conclusión del nido se prolongó por más de 1 hora, lo que confirma lo informado por Evans (1966), que las especies de este

género demoran entre 1 y 2 horas en la construcción de sus nidos. En ningún momento hay movimientos para distribuir la tierra removida, que es muy poca, acumulada cerca de la entrada; mientras cava, cada vez que sale del túnel, la avispa arroja tierra hacia atrás hasta que su cuerpo se halla totalmente fuera del nido, pero nunca retrocede mas que esto.

Cuando la excavación ha terminado, la avispa sale caminando hacia adelante y arroja tierra hacia atrás, apisonándola con el extremo del abdomen hasta cubrir la entrada (fig 12); la tierra utilizada es la del montículo cercano, por lo que en su centro, se forma una depresión parecida a otra entrada. Esta falsa entrada equivalente a un corto túnel accesorio o "quarry" (cantera) según la nomenclatura de Evans (1966b), forma junto con la verdadera una figura en forma de 8; en la figura 13 se muestra con un punto negro la entrada verdadera, con uno blanco la entrada falsa, con línea entera los límites del montículo, y con línea punteada parte del área donde cae la tierra removida.

Luego de cubrir la entrada no fueron observados vuelos de orientación de características especiales, como los descritos por Evans (1966) para algunas especies.

### (3) Estructura del nido

El nido estudiado estaba formado por un túnel de 24 cm de largo y 0,8 cm de diámetro, en el que podían reconocerse dos secciones: una anterior, de 5 cm, recta, que penetraba en el suelo con un ángulo de 45°, y una segunda sección de 19 cm de largo, algo curva, con un ángulo mayor respecto del suelo (60°) y formando un ángulo horizontal de 130° con la sección anterior. Este brusco cambio de dirección sugería que esta segunda sección pudiera ser un túnel lateral, y que siguiendo la dirección del primero podría encontrarse una celdilla ya cerrada; sin embargo fue practicada una excavación todo alrededor, que no dejó dudas de que se trataba de un nido unicelular, por lo menos en el momento de ser estudiado.

La celdilla, ovoide, se hallaba inclinada 30° con respecto a la horizontal, con su parte posterior dirigida hacia abajo; el largo era de 17 mm y el diámetro mayor de 12 mm; la profundidad era de 20 cm.

### (4) Aprovisionamiento y oviposición

Las presas eran transportadas con las patas intermedias, con el vientre hacia arriba y la cabeza hacia adelante; al llegar al nido la avispa descubre la entrada (fig 14), que siempre se halla cubierta durante el aprovisionamiento, con el primer par de patas, y al entrar desplaza la presa hacia atrás hasta tomarla con el tercer par de patas; luego sale caminando hacia adelante y cubre la entrada de la misma manera que al finalizar la construcción del nido. Sin embargo pueden mencio-

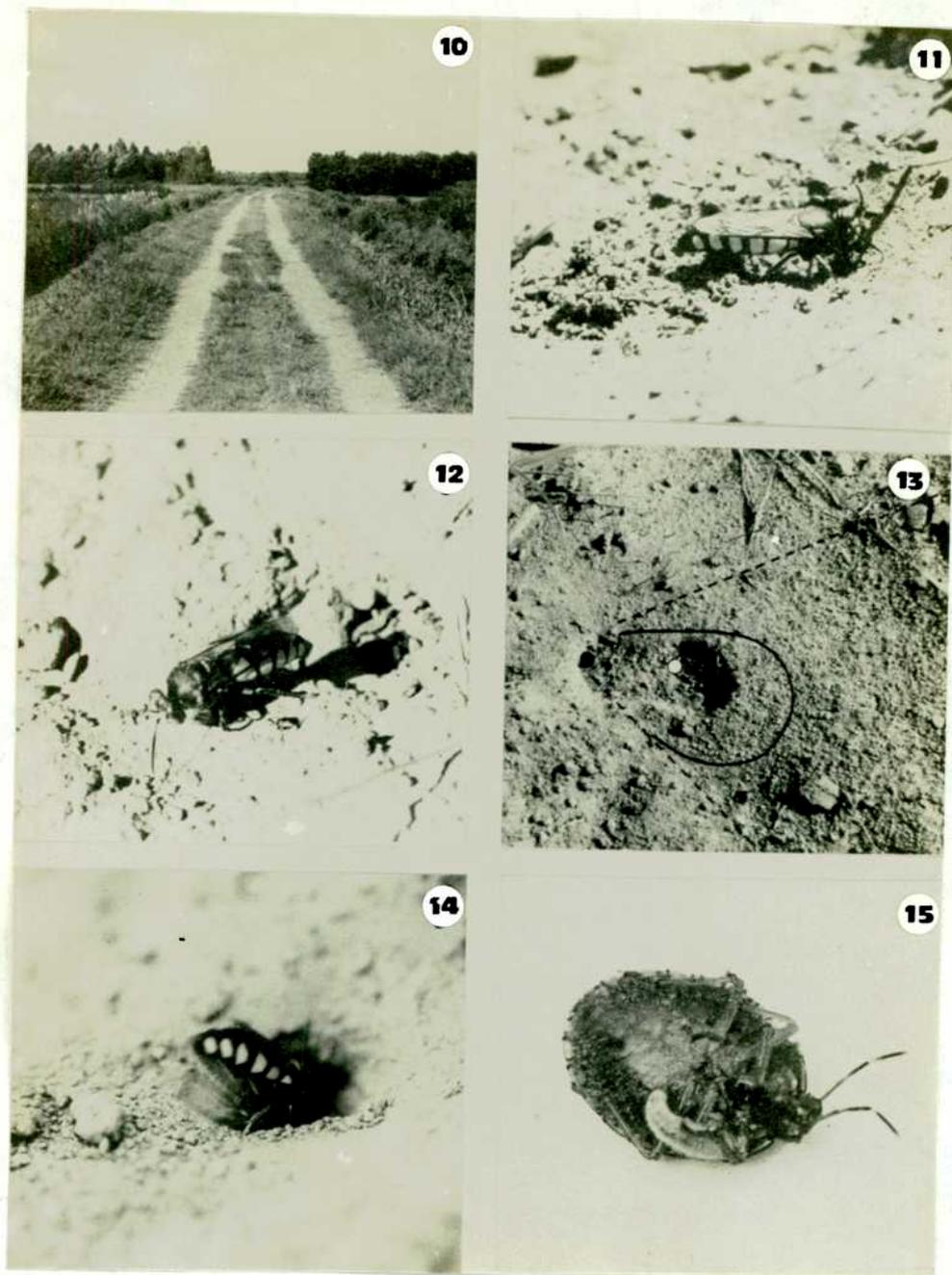


Fig 10, lugar de nidificación de B. simillima; fig 11 B. simillima excavando en la tierra húmeda; fig 12, tapando el nido; fig 13, aspecto del nido durante el aprovisionamiento; fig 14, entrando con la presa; fig 15, larva recién nacida ubicada en la misma posición en que fue depositado el huevo.

narse algunas variaciones interesantes: luego de una noche de lluvia, en la primera visita del día utilizó también las mandíbulas para destapar la entrada, y al arrojar la tierra hacia atrás no levantaba el abdomen, o sea que no había los fuertes movimientos de balanceo del cuerpo típicos de las especies de este género (fig 11); en ciertas ocasiones, al cubrir el nido utilizó toda la tierra del montículo, y por lo tanto el lugar quedó completamente nivelado; a veces, al no encontrar la cantidad necesaria de tierra suelta, desgranó con las mandíbulas los bordes de la entrada para cubrirla; también el uso del abdomen para apisonar la tierra es irregular, faltando en algunas oportunidades.

Las presas eran en su mayoría larvas del 5to estadio de Nezara viridula (Heteroptera, Pentatomidae); también fueron halladas 1 larva del 4to estadio de la misma especie, y una larva de otra especie de Pentatomidae, en total 11 presas capturadas durante dos días, y es probable que el aprovisionamiento de esta celdilla siguiera al día siguiente, lo que no pudo ser observado. La parálisis de las presas era parcial.

El huevo fue depositado en la primera presa, en la región ventral, a un costado del cuerpo entre las coxas y el borde del cuerpo, adherido al mesosterno (fig 15).

El aprovisionamiento es en masa; sin embargo es muy lento, de manera que la hembra, dos días después de oviponer, cuando la larva ya había nacido, seguía trayendo presas a la celdilla. Esta lentitud no fue provocada por el mal tiempo y por su interés particular será tratada en profundidad en la sección correspondiente a aprovisionamiento. Se transcriben a continuación los horarios en que fueron traídas presas durante el aprovisionamiento, para destacar su lentitud y regularidad: 28/II: 12:00, 14:30, 14:46 y 15:16 hs; 1/III: 11:46, 13:15, 14:25, 14:32 y 15:52 hs; al finalizar este día el nido fue abierto para su estudio.

#### BICYRTES CINGULATA (BURMEISTER)

Creo interesante comentar por separado parte de las notas sobre esta especie, realizadas por Evans y Matthews (1974), por ser una de las 4 especies representadas en la Argentina de la cual se conoce algo sobre su comportamiento.

Lo más importante de destacar es que estos autores encontraron que los nidos aparentemente eran aprovisionados progresivamente, ya que en dos de los tres que estudiaron, encontraron larvas con presas recién traídas, comportamiento que pudieron comprobar visualmente; incluso en uno de los nidos la larva ya era bastante grande, por lo que en principio se descartaría que pudiera tratarse de un caso de aprovisionamiento lento como en B. simillima, y más bien sería de aprovisionamiento progresivo. Este hecho es remarcable, ya que otras especies del género, como B. variegata y B. discisa, y la mayoría de las neárticas, aprovisionan sus nidos en masa. Como fuera planteado en la introducción, cuando se presenta un caso como este, donde dos patrones de comportamiento diferentes, pero relaciona-

dos filogenéticamente, se dan en un mismo taxón, se tienen grandes posibilidades de plantear hipótesis valideras sobre la evolución de dicho comportamiento. Esta discusión se realizará en la sección correspondiente a aprovisionamiento.

#### ETOLOGIA DE OTRAS ESPECIES DE BICYRTES

Teniendo en cuenta los estudios oportunamente citados sobre B. quadrifasciata, B. ventralis, B. fodiens, B. parata, B. capnoptera y B. burmeisteri, resumidos en el trabajo de Evans (1966) y la observación posterior de Alcock y Gamboa (1975) sobre B. viduata, se pueden resumir los datos de la siguiente manera: en general las especies prefieren los suelos sueltos y de arena pura, cerca de los cursos de agua; sin embargo B. viduata nidificaba en suelo muy compacto; la forma de excavar es única entre los Bembicini, arrojando varias cargas de arena, con sendos movimientos de las patas delanteras, cada vez que el abdomen es levantado, cuando el resto de los Bembicini arroja una carga de arena cada vez que levanta el abdomen; los nidos pueden ser desde unicelulares (quadrifasciata, ventralis, viduata) hasta con 5 celdillas (fodiens). El transporte de la presa y la oviposición es como en las especies neotropicales descritas aquí.

Resulta nuevamente interesante detenerse sobre el tipo de aprovisionamiento: para B. quadrifasciata, Evans (1966) describe que en la mayoría de los nidos el aprovisionamiento en masa rápido es el común, y por lo tanto las provisiones son completadas en el mismo día en que el nido es construido, o bien al día siguiente, no existiendo contacto entre la avispa adulta y la larva. Esto no ocurrió en dos de los nidos observados: en uno de ellos el cierre definitivo se realizó cuando la larva ya tenía tres días, aunque aclarando que si bien el día anterior había estado despejado, en los tres días anteriores a ese había llovido, y por lo tanto la avispa no había estado activa. El segundo caso lo constituye un nido que estaba siendo aprovisionado 3 días después de haber sido construido, sin aclarar las posibles causas. Para B. ventralis los datos son más completos: Evans (1966) cita datos de Parker (1917), que observó varias veces a esta especie introduciendo presas en nidos que contenían larvas bastante desarrolladas, aparentemente como consecuencia de la larga inactividad provocada por la lluvia. Los datos personales aportados por Evans (1966) indican que de 14 nidos observados, 3 contenían larvas; aun cuando estaban siendo aprovisionados, Evans tenía datos sobre el estado del tiempo precedente en uno solo de los tres casos, el tiempo se mantuvo bueno tanto el día en que fue construido como el siguiente, el tercer día llovió y el cuarto día, Evans tiene la seguridad de que la avispa entró al nido, por lo que supone que el aprovisionamiento seguiría; ese día el nido contenía una larva joven. En B. fodiens el aprovisionamiento parece ser en masa, no encontrándose casos de aprovisionamiento lento. En B. parata Hartman (1905) (según Evans, 1966) menciona que una avis-

pa fue vista aprovisionar su nido por un período mayor de tres días.

Todo esto indica que en algunas especies, o por lo menos en algunos casos, podría existir un aprovisionamiento en masa lento similar al de B. simillima, que los autores no habrían llegado a reconocer.

Creo importante describir los caracteres morfológicos sobresalientes de las larvas de B. quadrifasciata, B. fodiens y B. ventralis descritos por Evans y Lin (1956): todas comparten entre si y con las de Microbembex la posesión de un diente molariforme en las mandíbulas. Las larvas de las especies de ambos géneros pueden distinguirse porque el área lacinial de la maxila es espinulosa en Bicyrte y papilosa en Microbembex. En todas las especies de Bicyrtes la epifaringe es espinulosa incluso en su borde inferior, donde no se presentan sensilios en forma de barril.

## II- EL GÉNERO MICROBEMBEX PATTON

El género Microbembex incluye 21 especies de las cuales 5 se encuentran representadas en la Argentina: M. argentina, M. bidens, M. ciliata, M. patagonica y M. uruguayensis. De estas 5 se conocen datos sobre el comportamiento de 3; sobre M. argentina publicó algunas notas Willink (1947) en su revisión sistemática, y posteriormente Matthews y Evans (1974) dieron un informe mas completo; sobre M. ciliata fue Janvier (1928), bajo el sinónimo de sulfurea, quien publicó el informe mas completo sobre su comportamiento; también Richards (1937) publicó algunas notas, y posteriormente Matthews y Evans (1974) publicaron datos sobre esta especie; sobre M. uruguayensis, Llano (1959) describió detalladamente aspectos de su comportamiento, y posteriormente Alcock (1975) y Matthews y Evans (1974) (bajo el nombre de M. schrottkyi) publicaron sobre ella.

Esta importante cantidad de datos, la uniformidad en el comportamiento de todas las especies del género estudiadas, sumado al hecho de que de las dos especies sobre las cuales no hay datos eran de zonas poco accesibles, y era preferible dedicarse a especies de mayor interés, contribuyeron a que ninguna especie de este género fuera estudiada en detalle aquí. Sin embargo se proporcionará un resumen de la etología de especies de este género, considerando las estudiadas hasta el momento.

### (1) Notas Generales

Todas las especies del género estudiadas construyen sus nidos en suelo arenoso a veces en dunas casi totalmente desprovistas de vegetación. En la provincia de Entre Ríos observé a M. uruguayensis en un médano muy alejado de todo curso de agua y de cualquiera otra fuente de presas para un Bembicini típico; esta selección de lugar, de indudable ventaja en la competencia por el suelo donde nidificar, está favorecida por los hábitos alimentarios de las especies de este género, que aprovisionan sus nidos con todo tipo de artrópodos muertos, los cuales son frecuentes aun en las dunas mas desoladas.

Los adultos pasan la noche en cortos túneles que construyen especialmente, y que durante el día quedan descubiertos; estos túneles, que albergan tanto a machos como a hembras, son construidos cerca del área de nidificación.

### (2) Construcción del nido

La forma de excavar es la típica de los Bembicini, arrojando arena hacia atrás con sus patas delanteras. La estructura del nido varía sin embargo según las especies, y aun dentro de la misma agrupación, en diferentes períodos del verano. La

mayoría de los autores coinciden en que los nidos de todas las especies son unicelulares; el único que observó nidos multicelulares es Janvier (1928) en M. ciliata; pero posteriormente Matthews y Evans (1974) encontraron que los individuos estudiados por ellos también construían nidos unicelulares; cabe aclarar que muchas observaciones de Janvier fueron posteriormente puestas en duda por otros autores, y aquí se verá lo mismo en diferentes secciones.

En todos los casos observados, la forma del nido es la típica de un miembro de los Bembicini, es decir un túnel recto que penetra en el suelo en un ángulo de 35-45°; sin embargo Llano (1959) observó unos nidos de forma muy particular, ya que el túnel presentaba un codo en ángulo agudo de manera que la celdilla quedaba casi por debajo de la entrada. Este tipo de nido, único entre los Bembicini, serviría, según Llano (1959) para que la arena muy deslizable no llegara a la celdilla; sin embargo, observaciones posteriores sobre esta especie (Alcock, 1975) (Matthews y Evans, 1974) no confirmaron esta estructura, que por otra parte no parece necesaria para evitar que la arena tapone el túnel.

La selección, en especies de este género, de médanos extremadamente secos para nidificar, y los requerimientos de humedad lógicos de la larva, son factores que juegan un papel importante en la longitud del túnel y la profundidad de las celdillas, como lo comprobaron los estudios de Alcock y Ryan (1973) sobre M. nigrifrons: a lo largo del verano, la profundidad en la cual se encontraba la capa de arena húmeda, variaba, y con ella la profundidad de la celdilla, y por lo tanto la longitud del túnel, de manera que cuando la humedad se encontraba a 5 cm de profundidad, las celdillas estaban entre 11 y 23 cm; cuando dos meses después la humedad se hallaba a 17,5 cm las celdillas estaban entre 25 y 38 cm de profundidad, mientras que la longitud de los túneles variaba consecuentemente entre 15 y 57 cm. Para las especies citadas de la Argentina, las dimensiones dadas por los autores son los siguientes: para M. uruguayensis, según Llano (1959), la profundidad de las celdillas es de 25 cm, y según Alcock (1975), entre 8 y 13 cm, con túneles de entre 12 y 23 cm de largo, y según Matthews y Evans (1974) la profundidad era entre 11 y 12,5 cm y la longitud del túnel 18 cm; para M. argentina, según Matthews y Evans (1974) la profundidad era entre 12 y 13 cm, y la longitud del túnel entre 15 y 21 cm, y para M. ciliata, según estos mismos autores, la profundidad era entre 8,5 y 10 cm y la longitud del túnel entre 14 y 15 cm. Por ello en general se puede decir que la estructura de los nidos guarda bastante uniformidad.

### (3) Oviposición y aprovisionamiento

Las especies de Microbembex depositan el huevo en la celdilla vacía, y luego alimentan a la larva en forma progresiva; sobre estos rasgos del comportamiento

existe una total coincidencia en todas las especies estudiadas.

Sin embargo el tipo de alimento utilizado para la larva fue tema de controversias hasta hace pocos años; cuando Evans (1966) realizó su revisión sobre el comportamiento de Nyssoninae, el estado de los conocimientos era el siguiente: había muchos datos sobre M. mohodonta, una especie muy común en América del Norte, a los que Evans agregó sus propias observaciones, y todas coincidían en que esta especie utilizaba artrópodos muertos como alimento, que recogía de la arena cercana a los nidos. Evans (1966) incluso consiguió que la avispa llevara hasta crustáceos, que el mismo ponía cerca del nido. Sin embargo las observaciones para las especies neotropicales diferían: Janvier (1928) había observado que las presas de M. ciliata eran artrópodos comunes en la vecindad de los nidos; al revisar las celdillas encontró una gran variedad de ellos o sus restos, lo cual hasta ese punto de su relato coincide con Evans, pero posteriormente agrega haber visto tres cacerías de presas en pleno vuelo, lo cual se contradecía con algunas de las presas que el mismo había encontrado en los nidos: arañas, larvas de Coleoptera, etc. Por otra parte, para M. uruguayensis, Llano (1959) había informado que las avispas capturaban Carabidae, todos al parecer de la misma especie; pero es probable que estos datos hayan provenido exclusivamente del contenido de las celdillas, y que si bien el transporte de las presas fue observado, la cacería fue un hecho que este autor simplemente descartó, no esperando encontrarse con hábitos insólitos hasta ese entonces.

Otro comportamiento cuya observación puede haber influido para que estos autores pensaran en una verdadera cacería, es que las hembras, al transportar las presas, muy a menudo curvan el abdomen dando la sensación que le clavan el aguijón, lo cual fue interpretado como un comportamiento vestigial por Evans en primera instancia, y luego este mismo autor (1966) lo interpretó como un movimiento de acomodación de la presa, que es transportada con las patas intermedias.

Por lo tanto, a pesar de que Evans (1966) consideró en ese entonces a Microbembex como un género de necrófagos, quedó el interrogante planteado sobre si solo algunas especies serían necrófagas, o se trataría de todas las del género. Fue solo en 1970, que Goodman estudió a M. californica, en 1973, que Alcock y Ryan estudiaron a M. nigrifrons, y en 1976, que Evans estudió a M. hirsuta, confirmando los hábitos necrofágicos de estas especies neárticas. Pero fue en 1974 que Matthews y Evans, estimulados por las dudas que aun persistían sobre los hábitos de las especies neotropicales, en un viaje por esta región se dedicaron a estudiar a M. argentina, M. uruguayensis y M. ciliata, confirmando que alimentaban sus larvas con artrópodos muertos.

Posteriormente Alcock (1975) volvió a confirmar este hecho en M. uruguayensis, por lo que actualmente no quedan dudas de que efectivamente las especies del género Microbembex se caracterizan por alimentar sus larvas con artrópodos muertos, comportamiento solo compartido por algunas hromigas entre los Hymenoptera.

(4) Descripción de la larva

No se justifica una transcripción total de la descripción de la larva de M. argentina, proporcionada por Matthews y Evans (1974), pero necesariamente deben destacarse aquí algunos caracteres que comparte esta especie con M. monodonta, estudiada por Evans y Lin (1956). Ambas poseen un diente mandibular molariforme, rasgo compartido con las especies del género Bicyrtes, de las cuales se distinguen porque estas últimas tienen el área lacinal de las maxilas pilosa, y las de Microbembex la tienen papilosa. La epifaringe, otra estructura de mucho valor en la identificación de larvas de Bembicini, es similar en ambas especies de Microbembex descritas: es papilosa basalmente, y espinulosa hacia el ápice, donde no quedan áreas glabras ni se presentan sensilios en forma de barril.

### III- EL GENERO HEMIDULA BURMEISTER

El género Hemidula incluye dos especies, ambas citadas exclusivamente de la Argentina: H. singularis, que habita las salinas y suelos salitrosos de la franja subcordillerana desde Mendoza hasta Catamarca (existe una cita dudosa de Jujuy), y H. burmeisteri, citada principalmente de localidades cercanas a las Salinas Grandes (provincias de La Rioja, Catamarca, Córdoba y Santiago del Estero). El único antecedente sobre comportamiento de alguna de sus especies lo aporta Willink (1947) en su revisión sistemática de los Bembicini, quien encontró una agrupación de H. singularis nidificando en suelo salitroso; como recién comenzaba la actividad de los adultos no pudo observar nidos completos ni presas; sin embargo la mención del tipo de suelo, juntamente con los datos de recolecciones posteriores, hicieron suponer que se trataba de especies adaptadas a nidificar en este tipo de suelo, lo que facilitó la búsqueda de las agrupaciones para la realización de este estudio.

#### HEMIDULA SINGULARIS (TASCHENBERG)

##### (1) Notas generales

Las observaciones fueron realizadas en el extremo sur de las salinas de Llan-canelo, cerca de Carapacho, departamento de Malargüe, provincia de Mendoza, entre el 8 y el 13 de enero de 1982.

La nidificación no parece empezar hasta esa época del año en ese lugar, ya que todos los nidos observados estaban recién construidos y a lo sumo contenían una larva recién nacida; otros indicios son: el 8-I solo observé un nido, y con el transcurrir de los días fui hallando otros recién comenzados; sobre la superficie del suelo había una costra muy delgada y uniforme de sal, y cualquier excavación, por disimulada que estuviera, se destacaba, por lo que resultaría difícil pasar por alto un nido existente aún cuando la avispa no estuviera trabajando. También se veían todavía nidos viejos abiertos, que al ser excavados resultaron contener capullos vacíos, lo que indica que se trataba de los construidos el verano anterior. Según los lugareños estas avispas aparecen después de las primeras lluvias del verano (que habían tenido lugar en esos días), lo cual es lógico, considerando que la lluvia ablandaría la costra superficial de sal, endurecida durante la época seca, facilitando la salida de los adultos.

Las condiciones meteorológicas generales eran muy cambiantes, sucediéndose en el mismo día períodos de calma y alta temperatura con otros con viento intenso de diferentes direcciones y baja temperatura con nubosidad, siendo estos últimos los mas frecuentes. A pesar de esto fue posible determinar que las avispas comenzaban

su actividad a los 22°C, y cuando superaba los 28°C en las primeras horas de la tarde, decrecía el número de individuos activos. El viento no parece alterarlas demasiado; sin embargo el 12-I sopló viento del oeste muy intenso, que arrastraba mucha arena, y que imposibilitó el trabajo de las avispas.

La elección del tipo de suelo representa la característica fundamental de las especies de este género, lo que será tratado especialmente en la sección correspondiente a diferenciación de nichos ecológicos. El suelo era de los denominados solonchack y constaba de una costra superficial salina de 2 a 5 mm de espesor, una capa subyacente de arena con alto contenido de sal, de 55 mm de espesor, y por último, la capa donde se hallaba la celdilla, de suelo limoso con menor contenido de sal. Algunas características de este suelo pueden apreciarse en la figura 19, en la que el molde deacrílico del nido, debido al diferente grado de filtración de este compuesto, muestra un aumento en el grosor del túnel en la capa arenosa del suelo.

El salitral lindaba con el monte, donde se destacaban las abundantes flores amarillas de Chuquiraga sp. (Compositae), a las que otra especie de Bembicini, Zyzyx chilensis, acudía en gran cantidad a alimentarse y refugiarse; esta especie nidificaba en la arena del monte, estableciéndose una clara diferenciación de nichos con Hemidula singularis, que lo hacía cerca del borde, en el interior del salitral, más allá de donde llegaban las últimas plantas de Distichlis sp. (Gramineae y otras, que representaban la transición entre ambos ambientes (fig 16). Más hacia el interior del salitral la cantidad de nidos era menor, lo que probablemente obedece a la desventaja de alejarse de la principal fuente de presas, que eran los tábanos atraídos por los asentamientos humanos cercanos al borde del salitral. Nunca fueron observados ejemplares de H. singularis en las flores de Chuquiraga sp., pero si fueron observados internándose en el monte, hasta 1 km del salitral, en busca de tábanos atraídos por rebaños de cabras.

No fueron observados machos en el lugar de nidificación. En la mayoría de los casos las hembras pasaban la noche en los nidos, también los períodos de inactividad; sin embargo fueron registrados casos en que sin lugar a dudas esto no sucedía, por ejemplo el 13-I con 13°C a las 8:00 hs, la avispa no estaba dentro de un nido que contenía una larva recién nacida, que se alimentaba de la primera presa, y que poseía un tapón interno y otro externo.

La densidad de la agrupación era irregular, existiendo zonas donde las nidos se encontraban a pocos metros unos de otros y zonas sin nidos; la agresión entre hembras era frecuente.

## (2) Construcción del nido

Hemidula singularis al comenzar el nido cava con las patas delanteras, pero

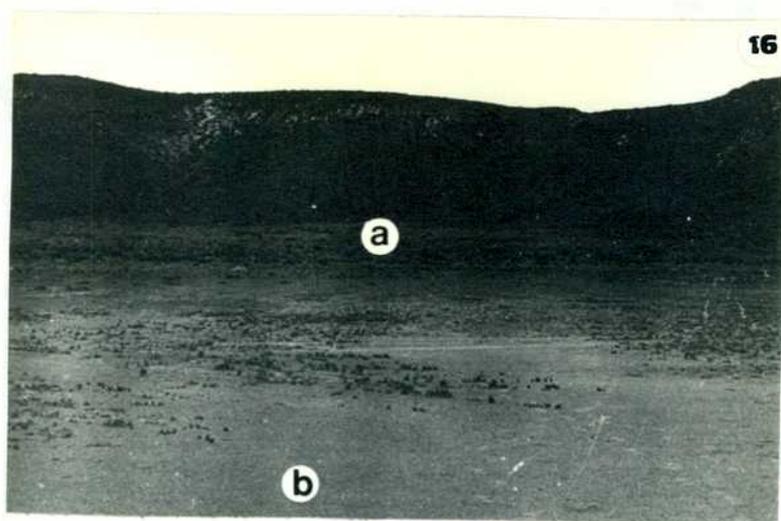


Fig 16, lugar de nidificación de Hemidula singularis en el salitral (b) y de Zyzyx chilensis en el monte (a); fig 17, acumulación de la arena removida en los primeros minutos de excavación; fig 18, dispersión de la arena minutos mas tarde.

ayudándose bastante con las mandíbulas para disgregar la costra superficial del suelo; la arena removida la acumula al principio con las patas delanteras en un montículo chato de figura de abanico alargado con vértice en la entrada, pero sin arrojarla lejos ( fig. 17). En un caso observado, luego de excavar 5 minutos, al salir del nido realizó el primer vuelo de orientación en forma de 8, con centro en la entrada, no alejándose más de un metro de ella. y al descender arrojó algo de arena removida mas lejos de la entrada. A medida que la excavación continúa la arena es llevada fuera del túnel ampujándola con el abdomen al retroceder y una vez fuera la avispa se aleja cada vez más de la entrada para distribuirla, alargándose consecuentemente el abanico de arena removida ( fig. 18); también aparece otro comportamiento al transcurrir el tiempo cuando la avispa vuelve después de desparramar la arena del montículo, al llegar a la entrada limpia totalmente de arena todo el borde de ésta.-

Al transcurrir el tiempo el abanico de arena removida se va alargando, no solamente por la actividad de la avispa, sino por efecto del viento: las partículas de arena aglutinadas son echadas hacia atrás por la avispa, pero al estar en el aire son llevadas por el viento y por lo tanto en vez de caer cerca llegan hasta casi 1 metro del nido, y aun sin la intervención de la avispa son arrastradas en menor medida por el viento. Si bien este efecto sólo puede tener lugar cuando el viento sopla en una dirección adecuada, pude comprobar que 8 de 10 nidos observados se encontraban orientados hacia el norte, que es de donde sopla principalmente el viento en ese lugar (la planicie desprovista de vegetación y el tipo de suelo, son otros requisitos que presenta un salitral para que este efecto tenga lugar). Es decir que la orientación del nido podría estar dirigida por una reacción reotáctica de la avispa que posteriormente favorecería la dispersión de la arena removida.-

Es así que la arena nunca queda acumulada, y el aspecto del nido durante la excavación es el de una porción de terreno triangular en la que se encuentran uniformemente distribuidas pequeñas partículas de arena aglutinada, con la entrada en uno de sus vértices.-

La construcción del nido demora 2 hs 10 min., a lo que pueden sumarse algunos minutos, hasta 1 hora de interrupción, antes de lo cual la avispa cierra la entrada del túnel en construcción echando algo de arena sobre ella, acción que repite al finalizar la construcción.-

### (3) Estructura del nido

Los nidos estudiados estaban formados por un túnel recto de 17 cm de largo y muy angosto, de 5 a 6 mm de ancho, terminado en una única celdilla ovoide de 1,5 cm de largo y 1 cm de ancho máximo; la inclinación del túnel con respecto a la horizontal era de 45° y la celdilla que se encontraba siempre a 10 cm de profundidad era horizontal o inclinada con el fondo hacia abajo. La fig. 19 muestra un molde de acrílico del nido.-

#### (4) Oviposición

El huevo es depositado en la región pleural de la primera presa, la cual es ubicada en la celdilla con la región ventral hacia arriba y la cabeza hacia el fondo; el huevo queda semierecto y dirigido hacia adelante (fig 20) y la parálisis de la presa es parcial. Luego de la oviposición la avispa tapona el túnel cerca de la celdilla y cerca de la entrada del nido (fig 19); para esto último puede utilizar el extremo del abdomen para apisonar la arena.

#### (5) Aprovisionamiento

Es progresivo; el transporte de la presa es mesopedal, y al llegar al nido la avispa cava con las patas anteriores, y sin soltar la presa se introduce directamente en el nido. Sin embargo, en una oportunidad, debido a lo angosto del túnel, la presa quedó atascada en la entrada; en este caso la avispa entró sola, giró dentro del nido, tomó la presa con las mandíbulas y la arrastró retrocediendo. Este comportamiento accidental es similar al descrito para Bembix citripes y para Trichostictia vulpina en las secciones correspondientes, y tiene importancia para explicar la evolución de esta actividad en Sphecidae.

Las presas eran especies de Tabanidae (Diptera) frecuentes en la zona, debido a la presencia de caballos y cabras; no fueron observados Diptera de otras familias y es probable que la cacería se realice revoloteando cerca de los mamíferos. Algunas hembras manifestaban un comportamiento interesante: cuando yo me acercaba a una de ellas, que no desarrollaba una actividad aparente, se dedicaba a seguirme cientos de metros por el salitral, volando a 30 cm del suelo y deteniéndose cerca de mí cada vez que yo lo hacía; este seguimiento que era independiente de la dirección que yo siguiera, no estaba directamente relacionado con la cacería ya que eran avispas que probablemente estaban esperando que la larva naciera y no necesitaban presas, pero podría representar una respuesta generalizada de la avispa hacia la presencia de un mamífero grande. En la sección correspondiente describo una serie de actividades inexplicables para Stictia arcuata, durante el período de espera hasta el nacimiento de la larva; este comportamiento de Hemidula singularis podría ser otro más de este tipo, con la diferencia de que en aquel caso las actividades estaban relacionadas con la construcción de nidos, y en este caso con la cacería. Esta relación podría servir para explicar que algunas avispas cacen presas innecesarias en esta etapa de la nidificación. En efecto en un nido que fue abierto encontré tres presas pero ningún huevo como si, al igual que se describe para Rubrica nasuta en la sección correspondiente, algunas avispas trajeran presas antes del nacimiento de la larva. Este tema será tratado en profundidad en la sección de oviposición. La ausencia del huevo, que también fue registrada en otros nidos, podría deberse de alguna manera a que el período

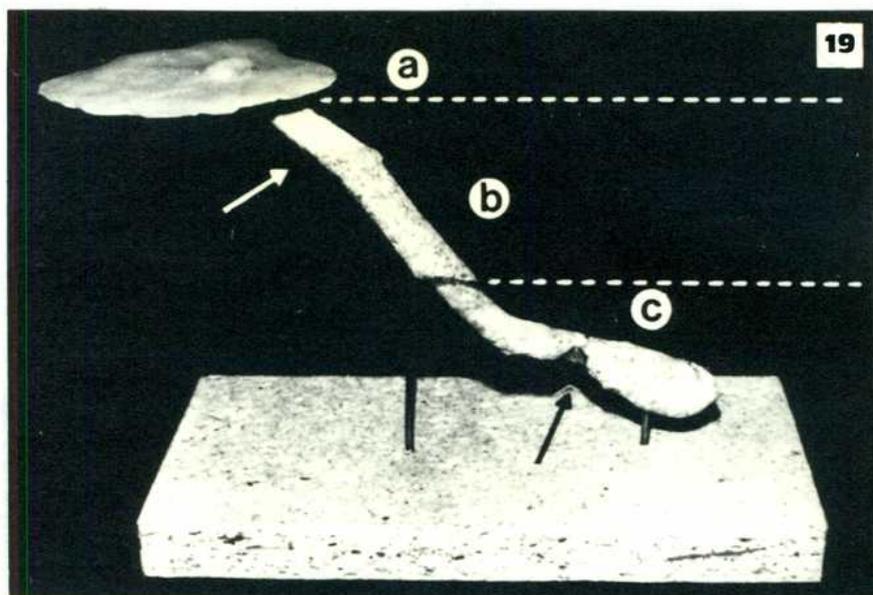


Fig 19, molde de acrílico del nido de H. singularis donde se indican las diferentes capas del suelo: (a) costra salina, (b) arena con alto contenido de sal y (c) suelo limoso con bajo contenido de sal, las flechas indican los tapones interno y externo del nido respectivamente, largo del túnel: 17 cm; fig 20, ubicación del huevo en la primera presa.

de nidificación recién comenzaba.

(6) Capullo

Era ovoide, de 22 mm de largo y 7 mm de ancho máximo; poseía 2 poros, ubicados uno a cada lado en la zona mas ancha.

(7) Larva

No fue posible obtener larvas maduras, ya que la época de nidificación recién comenzaba. El capullo descrito lo obtuve en un nido construido el verano anterior encontrándose la larva muerta y atacada por hongos en su interior.

HEMIDULA BURMEISTERI WILLINK

Son escasos los ejemplares de esta especie en las colecciones; las localidades señaladas en los rótulos indican que habita cerca de las Salinas Grandes; la especie fue descrita sobre un solo ejemplar cuyo rótulo decía "Santiago del Estero"; en la colección del Instituto Miguel Lillo existen 7 ejemplares, 2 de ellos colectados a principios de siglo en Barrancas y Río Dulce (Santiago del Estero), sin fecha precisa; 2 coleccionados en las Salinas Grandes cerca de Serrezuela, en la provincia de Córdoba, en XI-1975, y 3 en Saladillo (Salinas Grandes) en la provincia de Santiago del Estero, en XII-1975. Además de estos datos, M. Fritz observó esta especie también en las Salinas Grandes, en la provincia de Córdoba, a varios kilómetros de la localidad de Guanaco Muerto, y por último C. Porter me informó que L. Stange la había coleccionado en la localidad de Las Termas (Santiago del Estero) en terrenos salitrosos.

Con estos datos disponibles, he recorrido durante principios y fines de febrero las Salinas Grandes, por todas las rutas utilizables: la 9, la 60 y la 38, no existiendo otros caminos para ingresar con vehículo a ellas, pero sin resultado positivo; también recorrí otros lugares de Santiago del Estero con suelo salitroso, pero no hallé ningún ejemplar de esta especie.

La dificultad de localizar las agrupaciones de Bembicini ha sido puntualizada en varias secciones de esta tesis; sin embargo en este caso no creo que la falta de experiencia haya sido la causa, ya que fue la última especie buscada, cuando toda la experiencia sobre localización de agrupaciones y preferencias de Bembicini había sido ya adquirida; me inclino a pensar que podría relacionarse con la época de nidificación, ya que los únicos dos meses de los que hay registro son noviembre y diciembre.

IV- EL GENERO CARLOBEMBIX WILLINK

El género Carlobembix tiene una historia particular: cuando Parker, en 1929, publicó su revisión genérica de los Bembicini, la única especie de este género no llegó a sus manos, y por lo tanto pasó inadvertido; en 1947, cuando Willink publicó su obra "Las especies argentinas de bembicini" sucedió algo parecido: esta especie no se encontraba representada en las colecciones del país, y por lo tanto no figura en aquella revisión. Posteriormente fue el mismo Willink, quien bastante después, en un viaje a Europa, descubre en el museo de París cuatro ejemplares de una especie que por sus caracteres merecía la creación de un género nuevo monotípico, describiendo en 1958 la especie Carlobembix marthae. Los ejemplares del museo de París habían sido coleccionados por los hermanos Wagner, naturalistas que vivieron mucho tiempo en Santiago del Estero, mas precisamente en el pueblo de Icaño. La recolección de esas avispas fue hecha a principios de siglo, y en los rótulos puede leerse: "Santiago del Estero - río Dulce" y "Santiago del Estero - Troncal" (localidad que esta ubicada 40 Km al oeste de Salavina). Posteriormente, Manfred Fritz descubrió otro pequeño lote de 4 ejemplares en el museo de Zurich, pero esta vez en el rótulo reza: "Santiago del Estero - Rio Salado".

Esto es todo cuanto se sabe de esta especie: nunca fue coleccionada posteriormente; siguen siendo esos 8 ejemplares, cazados a principios de siglo, los únicos exponentes conocidos de esta especie. Las razones de esta ausencia no se conocen; se han realizado algunos viajes de recolección del Instituto Miguel Lillo a la zona de Icaño, pero no de especialistas en Hymenoptera, y en general puede decirse que una de las causas de que esta avispa no se encuentre en las colecciones, según las opiniones de Willink y de Fritz, es que esa zona esta muy mal explorada y que nunca fue estudiada por especialistas. También es destacable que a principios de siglo cuando estas avispas fueron coleccionadas, en la zona de Icaño había bosques chaqueños, ahora casi totalmente reemplazados por cultivos, lo cual también podría hacer mas dificultosa la búsqueda de esta especie. Merece destacarse que en la región de Icaño el río Dulce y el Salado están separados por apenas 50 Km, por lo que en las etiquetas del material de los hermanos Wagner se indica uno u otro indistintamente, siendo el área de recolección la misma.

Personalmente he recorrido algunas zonas de Santiago del Estero sin éxito, especialmente durante 1982 en oportunidad de buscar a Hemidula burmeisteri, en las cercanías de las Salinas Grandes, en el sur de la provincia, la búsqueda fue infructuosa. Creo simplemente que debería hacerse un estudio metódico en el sur de la provincia de Santiago del Estero, cubriendo diferentes épocas del año y ambientes; este estudio escapa por el momento a mis posibilidades, por la distancia a la zona de trabajo y la falta de recursos y es destacable que dicho estudio no solo podría llegar a aclarar lo relacionado con C. marthae, sino también con otros Bembicini con historias parecidas como Bembix latigenata y Hemidula burmeisteri también de esa zona.

V- EL GENERO RUBRICA PARKER

El género Rubrica incluye 5 especies, 2 de ellas representadas en la Argentina: R. nasuta (= R. surinamensis) y R. grávida; varios autores han publicado observaciones sobre comportamiento de estas dos, siendo los principales trabajos el de Evans et al. (1974) para R. nasuta, y el de Llano (1959) para R. grávida, por lo que habría resultado innecesario agregar otro estudio general sobre la etología de estas especies. Sin embargo, dada la abundancia de R. nasuta en los alrededores de Buenos Aires y otros lugares accesibles, fue posible profundizar en algunos hábitos en particular, por ejemplo las interacciones sociales en las agrupaciones (Genise, 1980a), la selección de presas (Genise, 1980b) y especialmente el comportamiento de desecho de presas (Genise, 1982a), comportamiento que fue observado por varios autores que no llegaron a entender su significado, y que fuera mal interpretado por Evans (1966, 1974), quien lo llamó de limpieza de celdilla, homologándolo al que ejecutan algunas especies de Bembix.

Se dará un resumen de las actividades de nidificación de cada especie, y en el caso de R. nasuta, se agregarán las observaciones personales mencionadas mas arriba, ya publicadas (Genise 1980a, 1980b y 1982a), otras publicadas como notas aisladas en otros trabajos, y observaciones inéditas.

RUBRICA NASUTA (CHRIST)(1) Notas Generales

Varios autores han estudiado esta especie en toda América del Sur: Brethes (1902), Bodkin (1917), Bondar (1930), Vesey-Fitzgerald (1940), Callan (1945, 1954), Llano (1959), Evans (1966) y Evans et al. (1974). Mis observaciones fueron realizadas en su mayor parte en dos lugares: Capilla del Monte (provincia de Córdoba) y en la estación experimental del INTA, en el delta del Paraná, cerca de Otamendi, en la provincia de Buenos Aires. Todas las observaciones citadas en la bibliografía, y las personales, señalan la preferencia de esta especie por terrenos desprovistos de vegetación y muy compactos, a diferencia de la mayoría de los Bembicini, que prefieren terrenos arenosos y sueltos. Esta característica resulta ser el rasgo ecológico fundamental de las especies de este género, que les asegura la explotación de un nicho particular; también es lo que hace que estas avispa sean de las mas frecuentes, no solamente en los alrededores de Buenos Aires, sino también en casi todo el centro y norte del país, allí donde haya una sección de terreno compacto, como sucede a veces en los alrededores de los caceríos en el campo, los caminos afirmados, etc.

En general, las agrupaciones son bastante densas, aunque pueden encontrarse

a veces individuos aislados; en una de estas agrupaciones, en Otamendi, tuve oportunidad de observar ciertas relaciones importantes entre las hembras. En un terraplén artificial de terreno bien compacto, se encontraba nidificando una agrupación de Rubrica nasuta; sobrevolando el área también había varios individuos de Hyperalonia morio, un díptero bombílido parasitoide de esa especie, cuya bionomía fue descrita por Copello (1933), y que, al detectar un presunto nido, se sitúa sobre la entrada descubierta y, sin tocar tierra, con rápidos movimientos del abdomen, lanza dentro del túnel 2 o 3 huevos; si es descubierto por la constructora del nido, es perseguido por ésta hasta ser ahuyentado.

En una ocasión, dos nidos se encontraban a 30 cm de distancia; en uno de ellos la avispa permanecía en el interior cavando, y por lo tanto, la entrada del nido estaba descubierta. Al detectarla un bombílido, se acercó, pero inmediatamente fue perseguido por la avispa del otro nido, que estaba en la superficie, evitando, al defenderlo, que el nido vecino fuera parasitado. Minutos más tarde la situación volvió a repetirse pero a la inversa, siendo esta vez beneficiada la avispa que antes había defendido la zona del ataque.

Según Evans (1966) la defensa de un territorio alrededor del nido, y la agresión entre hembras, son comportamientos que se presentan en algunas especies de Nyssoninae, y da ejemplos donde la cercanía de los nidos va acompañada de mayor agresión. Sin embargo, en este caso estos elementos se combinaban de manera tal que, si bien cada hembra defendía un territorio alrededor del nido, la agresión entre ellas era escasa y solo se acentuaba la defensa, mediante persecuciones a mayor distancia, ante la presencia de algún bombílido. Es decir, a cierta distancia otra avispa no provoca reacciones de agresión, pero un individuo de Hyperalonia morio si las provoca. Este caso será tratado en la sección correspondiente a agrupaciones.

Las hembras pasan los períodos de inactividad y la noche en la vegetación cercana; Bodkin (1917) y Vesey-Fitzgerald (1940) observaron grupos de individuos pasando juntos la noche en la vegetación; estos grupos de muchos ejemplares, que a veces cuelgan de las ramas de los árboles como verdaderos "racimos", son frecuentes también en otras especies de Bembicini.

Los individuos aparecen, por la mañana, entre las 9:00 y las 10:00 hs, sobrevolando la zona de nidificación por varios minutos, durante los cuales los machos persiguen a las hembras, aunque nunca fue observada la cópula; después de esto, comienzan las actividades de nidificación, que se prolongan hasta las 18:00 o 19:00 hs, no disminuyendo mayormente la actividad durante las horas de mayor calor. como sucede en otras especies de Bembicini.

## (2) Construcción del nido

La forma de excavar es la típica de los *Bembicini*, aunque en este caso, debido a la dureza del terreno, la avispa utiliza mucho las mandíbulas para disgregar las partículas de suelo, las que luego arroja hacia atrás con las patas delanteras. También tuve oportunidad de observar, en varias ocasiones, como eran sacadas del túnel en construcción algunas piedritas que obstaculizaban el paso: la avispa las toma con las mandíbulas y las arrastra retrocediendo hasta dejarlas varios centímetros del nido.

Evans et al. (1974) llaman la atención sobre un comportamiento que resulta único entre los *Bembicini*: la actividad de la avispa produce un montículo de tierra algo elevado, de forma ovalada, sobre la entrada, al cual mantiene mientras el nido está siendo provisionado, y que probablemente le sirva como punto de referencia. Este montículo es bastante conspicuo y permite la detección del nido, en ausencia de la avispa, para su estudio.

### (3) Estructura del nido

Existe gran cantidad de datos sobre las dimensiones del nido, siendo los más completos los proporcionados por Evans et al. (1974), ya que estos autores estudiaron agrupaciones de esta especie en diferentes zonas de América del Sur. Así la longitud del túnel, medida por estos autores, es de 9 a 22 cm; Brethes (1902) consigna 10 a 12 cm, Llano (1959) 17 cm, y mis observaciones indican alrededor de 10 cm, en terrenos bien compactos, y alrededor de 20 cm en terrenos algo más sueltos. La profundidad de las celdillas oscila entre 5 y 13 cm, correspondiendo estos extremos con los de la longitud del túnel, siendo los más profundos los que presentaban un túnel más largo.

Otro rasgo muestra también una interesante variación: los nidos eran generalmente unicelulares, pero Evans et al. (1974) los encontraron hasta con 5 celdillas. Estos autores muestran que estas variaciones respondían a agrupaciones de diferentes zonas geográficas: la agrupación estudiada en Colombia era la que construía túneles más cortos, las celdillas menos profundas, y 64% de sus nidos eran multicelulares (principalmente bi y tricelulares) mientras que una agrupación estudiada en Las Termas (Santiago del Estero) era la que construía los túneles más largos, y sus nidos eran todos unicelulares. Evans et al. (1974) descartan la posibilidad de que esta variación tenga una base genética, ya que existe una tendencia general de las avispas que nidifican en suelos compactos a construir nidos más cortos y multicelulares, lo cual se reflejaría en sus observaciones. Mis datos también confirman esta idea, ya que en Capilla del Monte, donde el suelo era algo más suelto, los nidos eran siempre unicelulares y con túneles largos (20 cm), mientras que en Otamendi, en terreno bien compacto, los nidos eran bicelulares y con túneles cortos, como se muestra en la figura 3.

(7) Aprovisionamiento

El aprovisionamiento es progresivo, durando alrededor de 6 días, hasta que la larva se encuentre completamente desarrollada. El transporte de las presas, que en general son dípteros de diferentes familias, es mesopedal. El huevo es depositado en la metapleura de la primera presa, la cual es del mismo tamaño que el resto de las que son traídas al nido.

Existen varios aspectos que tuve oportunidad de estudiar, en particular relacionados con el aprovisionamiento que describiré a continuación: las hembras, una vez depositado el huevo en la primera presa, pasan el período hasta el nacimiento de la larva visitando el nido periódicamente durante el día; sin embargo en dos ocasiones observé a algunas trayendo presas inmediatamente después de oviponer, presas que no sirven como alimento, y que son luego sacadas del nido como veremos mas adelante. Resulta interesante destacar este comportamiento, ya que en otros *Bembicini* estudiados, este período, hasta el nacimiento de la larva, durante el cual la avispa no puede realizar ninguna actividad directa relacionada con la nidificación, favorece la aparición de otros comportamientos de difícil interpretación, los cuales se analizarán en la sección correspondiente a oviposición.

Al estudiar el desecho de presas tuve ocasión de observar la introducción de la presa hasta la celdilla, lo cual, como veremos en las secciones pertinentes, resulta de vital importancia para interpretar la filogenia de esta actividad. La avispa llega al nido tomando la presa con sus patas intermedias, cava con las patas delanteras, y sin soltar la presa se introduce en el túnel; sin embargo al llegar a la entrada de la celdilla deja la presa y camina sola hasta llegar a tocar la larva. Una vez hecho esto gira, camina hasta tomar a la presa con la mandíbulas y retrocede haciéndola pasar por debajo de si hasta depositarla en la celdilla.

Otro aspecto interesante es la selección de presas: dentro de una determinada gama de presas posibles para una especie de avispas, cada agrupación local muestra características propias, dadas, como es lógico, por el tipo de presa disponible en el lugar, Pero dentro de la misma agrupación, los individuos pueden mostrar preferencias por alguna especie, o grupo de presas en particular, lo que lleva a encontrar nidos muy cercanos entre sí, cuyos contenidos son totalmente diferentes.

Aquí se presentan observaciones que aportan nuevos datos relacionados con este hecho; fueron realizados en enero de 1976 y 1977 en Capilla del Monte y en enero y febrero de 1979 y 1980 en Otamendi.

En el primer caso, en una agrupación de 10 individuos, 9 aprovisionaban sus nidos exclusivamente con *Hermetia* sp. (Diptera, Stratiomyidae) mientras que el restante lo hacía con gran variedad de otros dípteros, principalmente otras especies de Stratiomyidae (*Lobostigmina* spp.) y de Syrphidae, pero en ningún caso con *Hermetia* sp. El año siguiente (1977) la agrupación constaba de 4 individuos, de

de los cuales 3 cazaban Hermetia sp., y el restante otros dípteros comunes en las flores, como el año anterior. El lugar donde las avipas nidificaban estaba rodeado por grandes extensiones con Mirabilis jalape (Nyctaginaceae); principalmente en esta planta se encontraba un gran número de individuos de Hermetia posados sobre sus hojas al sol, pasando allí gran parte del día; sus flores, de corola tubular, estrecha, no son en general visitadas por los dípteros.

En la agrupación de Otamendi fue posible observar otro hecho relacionado con la selección de presas: su variación a través del tiempo. Durante enero y febrero, todos los individuos cazaban principalmente Eristalis sp. (Syrphidae), el díptero más común en las flores. Ocasionalmente se encontraba en los nidos alguna especie de Tabanidae y Stratiomyidae. En cambio hacia fines de febrero y en marzo, cuando las Syrphidae se hicieron menos abundantes, aumentó casi hasta la exclusividad la frecuencia de especies de Tabanidae en los nidos.

Es remarcable también la cacería en algunas oportunidades de otros insectos (no Diptera). Evans et al (1974) encontraron un individuo llevando una especie de Libellulidae (Odonata); en otra ocasión una de Hesperidae (Lepidoptera) y en dos ocasiones vio nidos con algún resto de Lepidoptera (Hesperidae y Pyralidae). Este comportamiento accidental también es conocido en otras especies de Bembicini, especialmente la cacería de Hesperidae, como veremos en varias secciones aquí, y es interpretado como una falta de discriminación por parte de la avispa al encontrarse con un lepidóptero en una situación similar a la de un díptero.

Durante el aprovisionamiento, al cerrar el nido temporalmente, algunas avispas construyen un corto túnel accesorio en sentido opuesto a la entrada.

##### (5) Comportamiento de desecho de presas

El traslado de presas fuera de sus propios nidos en Rubrica nasuta fue observado anteriormente por otros autores; en todos los casos las observaciones coinciden en que solo algunas hembras de una determinada agrupación lo hacen durante su primera visita matinal al nido, pero nunca fueron estudiadas las causas que lo provocan, ni su significado. A pesar de esto, fue llamado "comportamiento de limpieza de celdilla" por Evans (1966), denominación que se mantuvo hasta el presente.

Para aclarar los interrogantes relacionados con este comportamiento, se llevaron a cabo observaciones de las hembras, relacionando la existencia de actividades de desecho con el contenido de la celdilla; las conclusiones de este estudio plantearon la necesidad de observar los hábitos subterráneos de las avispas, lo que a su vez propició el diseño de una celdilla artificial apropiada para el caso, descrita en el capítulo sobre métodos.

Brethes (1902) fue quien primero observó a R. nasuta sacando presas que previamente había introducido en el nido, y trató de explicar este hecho de varias maneras: la avispa desechaba presas que estuvieran dañadas; o bien sacaba las que sobraban cuando la larva completaba su período alimentario (locual desestimó inmediatamente, al comprobar que el desecho de presas se producía aun cuando la larva era joven); y finalmente planteó la posibilidad de que la avispa que sacaba las presas del nido no fuera su propietaria. Ninguna de estas explicaciones lo satisfizo, y pasó mucho tiempo antes de que el tema fuera nuevamente abordado.

Evans (1966), basado exclusivamente en la descripción de Brethes (1902) y en la existencia de actividades de desecho de presas en especies de Bembix, desconocidas en 1902, y similares a las descritas por Brethes, creyó que esto confirmaba también la presencia en Rubrica nasuta de un comportamiento de "limpieza de celdilla", como lo llamó. Esta denominación se mantiene hasta el presente, aunque nunca fue comprobada con observaciones directas del contenido de las celdillas para verificar su "limpieza".

Posteriormente, Evans et al. (1974), estudiando el comportamiento de nidificación de R. nasuta en diferentes países de América del Sur, comprobaron la existencia de desecho presas únicamente en las agrupaciones de la Argentina, denominándolo comportamiento de "limpieza de celdilla", pero basados sólo en los hábitos de la avispa y sin verificar el contenido de las celdillas, ni las razones de que sólo algunas hembras lo realizaran.

Otros autores, que anteriormente habían estudiado aspectos de la nidificación de esta especie en países del norte de América del Sur, al igual que Evans et al (1974), tampoco observaron actividades de desecho de presas en esa zona, lo que parecería, según estas observaciones, ser típico de las agrupaciones de la Argentina.

Las observaciones preliminares citadas más arriba, y las personales, mostraban que algunas hembras de una agrupación, en su primera visita matinal al nido, tomaban presas previamente provisionadas, o, en menor proporción, restos de ellas, con sus mandíbulas, las sacaban del nido, y una vez fuera, volaban cierta distancia para dejarlas caer, y volver a repetir el procedimiento otras veces más, durante algunos minutos.

Con el objeto de determinar por que solo algunas hembras presentaban este comportamiento, y conocer por lo tanto sus causas, fueron realizadas observaciones relacionando su presencia con los contenidos de las celdillas, al finalizar su primera visita matinal al nido. Este momento se reconoce porque la avispa cubre la entrada del nido al salir, lo que realiza únicamente al finalizar con el desecho, o bien, cuando sale por primera vez del nido sin presas, lo que indica que ya no sacará ninguna. Durante el desecho la entrada queda descubierta.

Se mencionan a continuación las observaciones más importantes, realizadas en Otamendi (prov. de Buenos Aires) en el verano de 1979:

## Avispa

- RS1: 3-I-79. Hubo desecho de presas. Luego de esto quedaron en la celdilla la larva en la parte anterior y algunos restos hacia el fondo. En otra celdilla del mismo nido había un capullo y un volumen de restos igual a él, situación frecuente en todas las celdillas que contienen capullos.
- RS3: 4-I-79. No hubo desecho. La celdilla estaba vacía. En otra fecha se dio el mismo caso en la avispa RS19. Esta es una causa obvia, pero importante de mencionar, por ser una de las tres posibles, y darse con frecuencia.
- RS4: 4-I-79. No hubo desecho. En la parte anterior de la celdilla se encontraba la larva, ya muy desarrollada, y en la parte posterior una gran masa de restos de presas. En otras fechas, se repitió este mismo caso con las avispas RS2, RS16, RS17, RS18, y RS22.
- RS6: 6-II-79. Hubo desecho. En la celdilla, antes de que esto sucediera, había 5 presas enteras y una larva de mosca cleptoparásita. No había larva de avispa, que probablemente había sido destruida por la de la mosca. Una de las presas que fue sacada del nido, tenía adherida la larva de la mosca.
- RS7: 11-II-79. No hubo desecho. En la celdilla se encontraba la primera presa con el huevo de la avispa. En otras fechas, se repitió este mismo caso con las avispas RS8, RS9, RS10, RS11, RS12, RS13, RS14 y RS15.
- RS23: 17-III-79. Hubo desecho de 2 presas, que accidentalmente se encontraban en la mitad del recorrido del túnel; luego de sacarlas de la manera habitual, siguió cavando por 5 minutos más hasta llegar a la celdilla que se encontraba vacía.
- RS24: 18-III-79. Hubo desecho de 3 presas. En la celdilla se encontraban estas 3 en la desembocadura del túnel, luego la larva pequeña, y detrás de la larva, hacia el fondo de la celdilla algunos restos de presas y 6 presas enteras que no fueron tocadas.

Otras observaciones: se puede citar la presencia de hormigas en el túnel como una cuarta causa de ausencia de desecho, ya que en este caso la avispa no sigue cavando hasta llegar a la celdilla sino que, al detectar su presencia, cubre prolijamente el túnel y no regresa más al nido. En los casos citados anteriormente de avispas que traen presas al nido antes del nacimiento de la larva, puede agregarse que estas presas son desechadas al día siguiente.

Estas observaciones permitieron sacar las siguientes conclusiones:

- 1) En ningún caso se realiza una "limpieza de celdilla", ya que siempre quedan dípteros o restos de ellos en su interior, principalmente una voluminosa masa de restos que va acumulándose entre el fondo de la celdilla y la larva, al ir transcurriendo el período alimentario. Por lo tanto, para este comportamiento, que no puede ser llamado de "limpieza de celdilla", se propone el nombre de comportamiento de desecho de presas, que parece más apropiado por describir el hecho

terior y demasiado causal que la eliminación se produjera en el escaso tiempo que transcurre entre la oviposición del cleptoparásito y la destrucción del huevo de la avispa.-

No obstante no debe descartarse la idea de que el desecho de presas pudiera ser realmente efectivo en la preservación de un nido contra algún tipo de cleptoparásito con otros hábitos. Evans (1957) sugiere la eliminación de detritívoros del nido como ventaja adaptativa del comportamiento de desecho en especies de Bembix

Las conclusiones llevan a la necesidad de estudiar el comportamiento subterráneo de los individuos para poder evaluar las hipótesis planteadas.-

Los experimentos realizados consistieron en modificar la ubicación relativa de la larva y las presas de la celdilla artificial, así pudo ser confirmada, un año más tarde y en el mismo lugar, la hipótesis planteadas por las observaciones en la superficie: en todos los casos, con la primera visita matinal, las hembras descubren el túnel avanzando hasta llegar a tocar la larva con las antenas. Cuando la larva era depositada en el fondo de la celdilla y las presas al frente, se provocaba el comportamiento de desecho y todas las presas eran llevadas afuera; si la larva era ubicada al frente de la celdilla y las presas en el fondo, estas últimas no eran tenidas en cuenta.-

No siempre eran sacadas todas las presas anteriores a la larva, a veces quedan una o dos, que la avispa era capaz de evitar sin necesidad de sacarlas. En un caso la avispa sacó presas que rodeaban a la larva, es decir que no se interponían en el camino; además después tomó la larva con las mandíbulas y la trasladó hasta el fondo de la celdilla; sin embargo todo esto probablemente fue debido a una alteración producida por el exceso de luz incidente sobre la superficie artificial.-

También se intentó probar el espectro de objeto, más allá de la propia presa, que desencadenaban el comportamiento de desecho: una piedrita se llevaba afuera, arrastrándola, como sucede en la mayoría de las avispas cavadoras (sería arriesgado decir si lo que impide que vuele con ella, como en el caso de las presas, es su peso o el hecho de ser una piedra). Como los objetos de materia orgánica animal (presa, capullo, etc.) que son llevados en vuelo con ella, son además livianos se introdujeron en el tubo bolitas de papel o pasto para comprobar la reacción de la avispa ante objetos livianos de otro origen, estos nunca fueron llevados afuera simplemente la avispa se esforzó en pasar entre ellos, moviéndolos levemente.-

Cuando fueron introducidas partes secas de otros insectos (por ejemplo un tórax de Sceliphron asiaticum) este fue llevado afuera, y luego de volar con él, dejó caer. Por lo tanto, este comportamiento no es desencadenado únicamente por las presas, sino por otros objetos de materia orgánica animal que sean transportables en el vuelo.-

Con estos datos pudieron extraerse las conclusiones que se presentan en la sección correspondiente a desecho de presas.-

(6) Cierre definitivo del nido:

Pude observar muchas veces el cierre definitivo de nidos en Capilla del Mote ( Córdoba). Las avispas arrojan tierra suelta hacia el interior del túnel, y se introducen caminando hacia atrás para apisonarla con el extremo del abdomen; cuando el túnel se encuentra ya lleno, la avispa camina por los alrededores de la entrada arrojando tierra en diferentes direcciones y arrastrando piedritas con las mandíbulas sobre el terreno que, por efecto de sus actividades, había quedado desprovisto de ellas, es decir que pasa muchos minutos trabajando de esta manera hasta que el nido queda completamente disimulado.-

(7) Descripción del capullo

Sobre el capullo de R. nasuta se ha planteado una duda en cuanto al número de poros presentes. Bréthes ( 1902) describió el capullo de R. nasuta y le adjudicó 2 poros; posteriormente Evans ( 1966) preparó un gráfico de la longitud del capullo versus el número de poros en especies de Nyssoninae, el cual en general mostraba que a mayor longitud del capullo , mayor número de poros; este esquema R. nasuta quedaba en una posición anómala, ya que el número de poros era menor que el esperado. Posteriormente Evans (1974) encontraron que los capullos de R. nasuta poseían 4 a 6 poros, que aunque era un número bajo, se acomodaba mejor al esquema, además la estructura del poro era diferente de las conocidas, estando formado cada una por una protuberancia en cuyo extremo se abría gran cantidad de pequeñas perforaciones. Mis observaciones confirman las de Bréthes (1902), ya que en la agrupación de Capilla del Monte todos los capullos poseían 2 poros, mientras que en la de Otamendi en general el número era 4, por lo que según los datos hasta el presente el número de poros varía entre 2 y 6 .-

(8) Descripción de la larva

Evans et. al. (1974) proporcionaron una descripción de esta larva; sin embargo importante la redesccripción parcial de la epifaringe: la zona pilosa por debajo de las áreas sensoriales es semicircular, dejando un espacio desnudo en la región apical y central, donde hay 14 sensillos en forma de barril ubicados en fila, bordeando la zona pilosa ( fig. 21). Esta distribución de la zona pilosa es igual a la encontrada en especies de Selman, Trichostictia y Stictia. Otro carácter importante es que los dientes mandibulares extra apicales son agudos, a diferencia de los dientes descriptos para aquellos géneros que son siempre romos.-

Material estudiado: un ejemplar colectado por mi en Otamendi, provincia de Buenos Aires, en enero de 1980.-

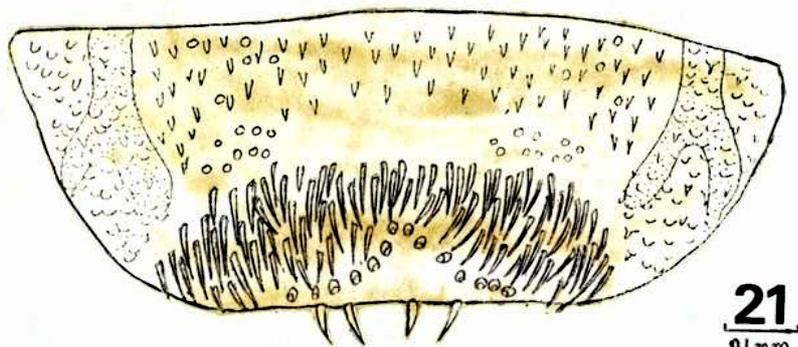


Fig 21.- Epifaringe de Rubrica nasuta

RUBRICA GRAVIDA ( HANDLIRSCH)

Sobre esta especie han publicado observaciones Poulton (1917), Bondar (1930) y Llano (1959); principalmente es este último autor el que proporciona el informe mas completo sobre su comportamiento. Personalmente no tuve oportunidad de observar el comportamiento de esta especie, solo observé agrupaciones nidificando en terrenos muy compactos, similares a los de R. nasuta , lo que por otra parte es la característica de todas las especies del género, confirmada también en R. denticornis según Bodkin (1917). Los datos conocidos indican que el comportamiento es muy similar al de Rubrica nasuta , por lo que no se justifica transcribirlos aquí. Ambas especies poseen una distribución geográfica similar, por lo menos en la Argentina, lo que hace suponer que existen algunas diferencias en sus hábitos que le permitan ocupar nichos ecológicos distintos, Por ejemplo, estando en una zona de Entre Ríos donde ambas están citadas, solo observé R. nasuta y no pude encontrar R. gravida, a pesar de haber estado allí en varios momentos diferentes del verano.-

El Dr. José M. Gallardo ha hecho extensas observaciones y estudios sobre esta especie, que me ha comentado personalmente, y que juzgo muy valiosas; creo que la publicación de esas notas tan completas harían innecesario, por el momento, otro estudio sobre esta especie.-

VI- EL GENERO SELMAN PARKER

Selman es un género que incluye una sola especie, endémica de la Argentina, distribuida principalmente en la zona seca del oeste y el norte y la provincia de Entre Ríos. Evans y Matthews (1974) solo publicaron una breve nota sobre su biología por lo que puede decirse que las observaciones aquí presentadas constituyen el primer informe completo sobre su comportamiento, y fueron publicadas por mi recientemente (1982).-

SELMAN NOTATUS (TASCHENBERG)(1) Notas Generales:

Las observaciones fueron realizadas en el Parque Nacional El Palmar, provincia de Entre Ríos, en enero de 1981. En esta área, esta especie aparece hacia fines de diciembre y deja de verse a principios de marzo; en ese momento solo se vieron 1 ó 2 ejemplares en los lugares donde había agrupaciones densas en enero y febrero.-

La nidificación se realizaba en suelo muy arenoso, cubierto de Paspalum guaraniticum (Gramineae), cerca de arroyos (fig. 22); la elección de este tipo de ambiente representa la característica fundamental de este género, ya que los demás Bembicini nidifican en suelos desprovistos de vegetación, o por lo menos donde ésta es muy espaciada, o rastrera; en este caso las plantas median alrededor de 40 cm de alto y estaban densamente agrupadas. Este tema será tratado mas extensamente en la sección correspondiente a diferenciación de nichos ecológicos. Las agrupaciones de S. notatus eran bastante densas y no estaban acompañadas de otras especies de Bembicini, excepto si había arenas periféricas desprovistos de vegetación, pues en ellos podían encontrarse individuos aislados de Bicyrtes variegata, Bembix citripes y Stictia arcuata.-

En general no fueron observados machos cerca de los nidos; solo una vez un macho se lanzó sobre una hembra y los dos cayeron a tierra con sus cuerpos entrelazados, y permanecieron allí unos segundos, pero no fue posible advertir si la cópula tuvo lugar. Las hembras fueron observadas varias veces alimentándose en las flores de Richardia stellaris (Rubiaceae) que crece en las zonas marginales de los pastizales de Paspalum guaraniticum.-

Otra observación digna de destacarse es el sonido particular que hace esta avispa al volar que, tal cual fuera notado por Evans y Matthews (1974), es similar al de otros Bembicini de alas cortas y al de ciertos dípteros, y se puede describir como un zumbido agudo. El valor adaptativo de este carácter no es muy evidente, aunque podría servirle a la avispa para acercarse mas a su presa si esta la confundiera en primera instancia con otro díptero.-

No fue observado donde pasan la noche estas avispas, pero no lo hacen en sus nidos, por lo que es probable que lo hagan en la vegetación. La mayor actividad se

realiza entre las 9:30 y las 16:30 hs, aunque es posible encontrar individuos aislados fuera de este horario; durante estas horas la temperatura se mantuvo, en los días de observación, entre 27°C y 40°C a la sombra, lo que indica la preferencia de esta avispa por temperaturas altas, reflejada en su área de distribución, restringidas a las zonas áridas de Cuyo y la provincia fitogeográfica del Monte en el noroeste argentino, la provincia Chaqueña y Entre Ríos.-

Se observó agresión entre hembras que nidificaban a menos de 25 cm de distancia entre sí.-

## (2) Construcción del nido

S. notatus excava con las patas delanteras, echando la arena hacia atrás (fig. 23); al introducirse en el túnel pasa allí unos segundos y luego, al salir, no se aleja de la entrada para desparramar la arena removida, sino se ubica con la cabeza casi sobre ésta, gira la parte posterior del cuerpo hacia uno y otro lado arrojando arena, que queda acumulada en forma de abanico cerca de la entrada; posteriormente el montículo se agranda y pierde esta forma.-

Al concluir la excavación, que demora alrededor de 1h 30 min, la avispa sale caminando hacia adelante, y arroja arena hacia atrás hasta cubrir la entrada; utiliza el extremo del abdomen para apisonar la arena; ésta es tomada en su mayor parte del montículo, que queda con una depresión central alargada, con aspecto de túnel accesorio en dirección opuesta a la entrada (fig. 25); La porción de terreno que rodea la entrada toma un aspecto parecido al descrito para Bicyrtes simillima en la sección correspondiente; este aspecto se mantiene durante todo el aprovisionamiento, lo que hace a estos nidos muy característicos y conspicuos.-

## (3) Estructura del nido

Los nidos estudiados estaban formados por un túnel en forma de una "S", de 11-18 cm de largo, terminando en una celdilla ovoide de 1,8-2,0 cm de largo y 1,2-1,5 cm de ancho máximo; la inclinación del túnel con respecto a la horizontal era de 30°-35°, y la celdilla, que se hallaba entre 7 y 10 cm de profundidad era horizontal o algo inclinada con el ápice hacia abajo. La figura 27 muestra un molde de acrílico del nido.-

## (4) Aprovisionamiento y oviposición

Las presas eran principalmente pequeños Diptera de la familia Asilidae; sin embargo fue observada una interesante modalidad: la presa seleccionada para depositar el huevo era una especie Therevidae, mas pequeña que las demás, y parecería que no fuera utilizada como alimento (fig. 26). En general fueron halladas siempre las mismas especies de presas en los nidos, pero fue observada una hembra, transportando un ejemplar de Tabanidae de gran tamaño. Las presas son transportadas con las patas intermedias, con el vientre hacia arriba y la cabeza hacia ade-

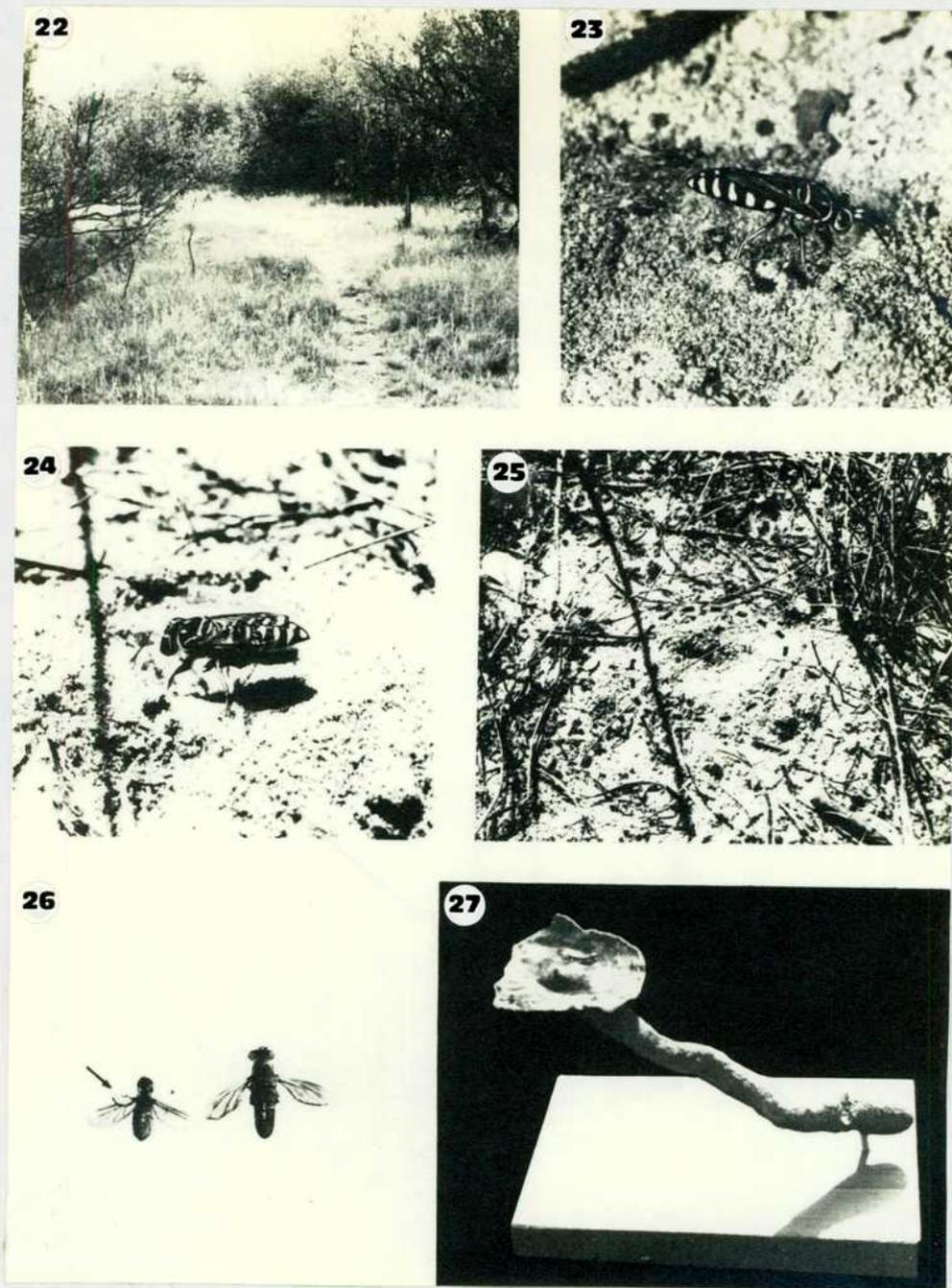


Fig 22, lugar de nidificación de Selman notatus; fig 23, S. notatus cavando; fig 24, llegando con una presa al nido; fig 25, aspecto del nido durante el aprovisionamiento, se destaca el montículo con una depresión que es el túnel accesorio opuesto a la entrada; fig 26, izq, presa con el huevo, der. presa habitual; fig 27, molde de acrílico del nido, longitud del túnel: 18 cm.

lante. Al llegar al nido ( fig. 24), la avispa descubre la entrada, que siempre se halla cubierta durante el aprovisionamiento, con el primer par de patas. Al salir vuelve a cubrirla. En algunos nidos se encontró un tapón interno de arena en la entrada de la celdilla, pero es posible que sea omitido cuando el aprovisionamiento se hace más activo. El huevo es depositado en la primera presa, en la región pleural del tórax, cerca de la base del ala ( fig. 26). El aprovisionamiento es progresivo.-

#### (5) Capullo

Es ovoide, de textura arenosa, mide 21 mm de largo y 7 mm de diámetro mayor, donde se encuentran 5 poros. Fue observada una particularidad en los dos casos estudiados, pero podría tratarse de una anomalía: la larva se encontraba ubicada al revés, es decir con la cabeza hacia el lado aguzado del capullo, el que habitualmente se halla en contacto con la región caudal de la larva. Las heces se encontraban ubicadas en el mismo extremo en que se hallaba la cabeza de la larva, por lo que ésta debió darse vuelta después de defecar.-

#### (6) Descripción de la larva

Cuerpo: Largo: 16 mm, ancho máximo: 6 mm. Forma del cuerpo como en la fig. 28. Superficie dorsal convexa, la sección anterior se encuentra curvada de manera que la cabeza no es visible; en esta posición fueron encontradas las dos dentro de sus capullos. Lóbulos pleurales pronunciados. Cada segmento dividido dorsalmente en tres secciones, lo que resulta más evidente en los primeros abdominales. Tegumento liso con manchas circulares pigmentadas en los segmentos torácicos. Cuerpo sin pelos. Peritremas espiculares de igual tamaño, atrio similar al de Editha integra (fig. 41).

Cabeza: Alto: 2 mm, ancho máximo: 1,8 mm. Sutura coronal corta ( 0,4mm). Bandas parietales ausentes. Frente sin manchas. Tegumento sin puntuaciones ni pelos (fig. 29)

Labro: Margen anterior con una leve depresión central. Superficie con puntuaciones, en la mayoría de ellas se insertan pelos largos. Margen apical con sensillos en forma de barril, y algunos pelos largos dirigidos hacia el centro. Una mancha pigmentada grande a cada lado de la línea media y otra central junto al clípeo ( fig. 30).-

Epifaringe: Región lateral pigmentada y pilosa, con algunas espínulas. Áreas sensoriales pigmentadas con 8 poros cada una. Región entre áreas sensoriales, una zona semicircular pilosa, y en el extremo central y apical una región con 9 sensillos en forma de barril, desprovistos de espínulas o pelos. El resto de la epifaringe es espinulosa ( fig. 31).-

Hipofaringe: Muy pigmentada y pilosa.

Maxilas: Región posterior con algunos pelos. Región oral como en Editha integra ( fig. 44).-

Labio: Región posterior con algunos pelos. Región oral con una franja pilosa central y espínulas en los costados ( fig. 45).-

Mandíbulas: con dos dientes extra apicales de punta roma y un esbozo de tercer diente junto al apical ( fig. 46).-

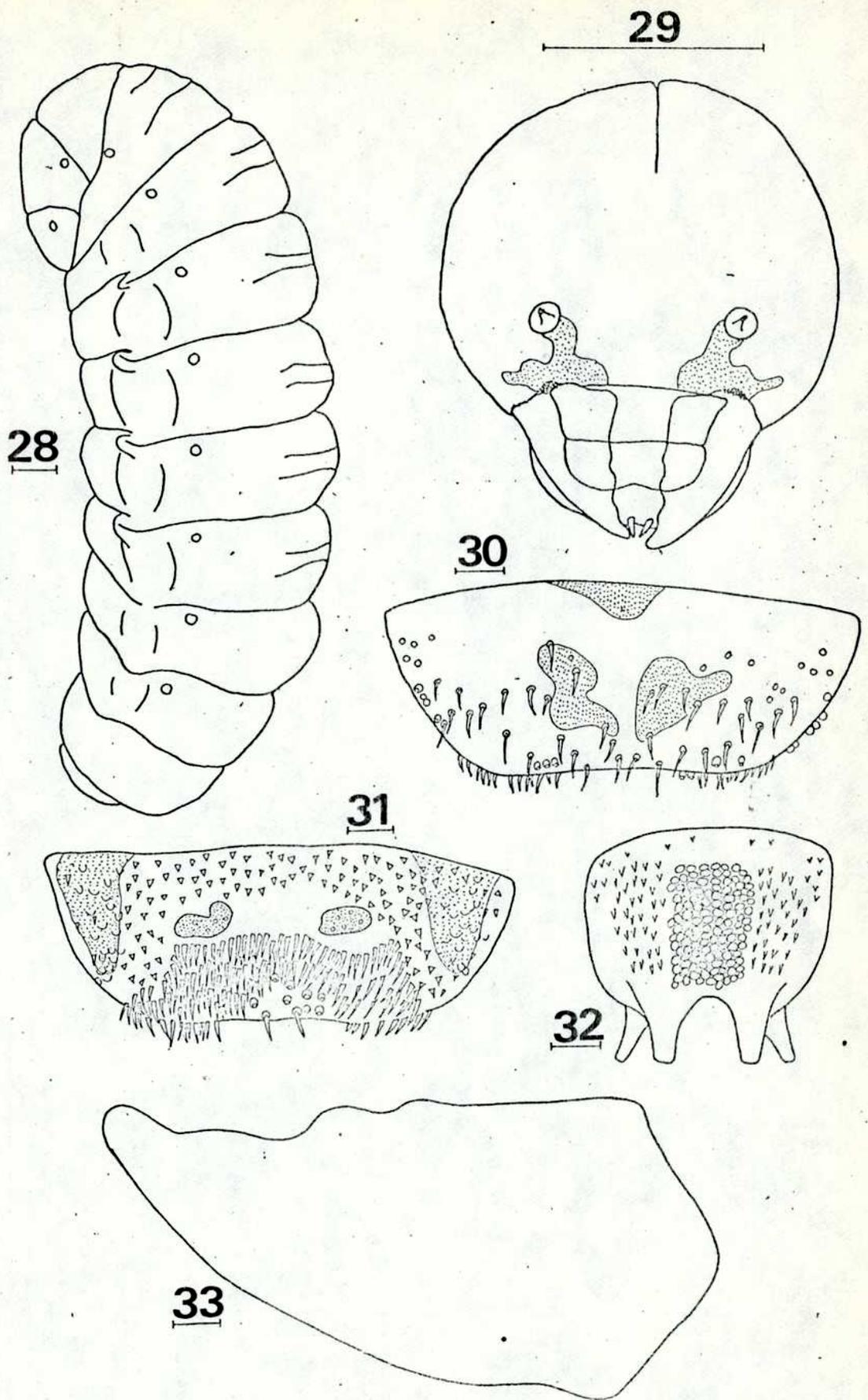


Fig 28, aspecto general de la larva de Selman notatus; fig 29, cabeza; fig 30, labro; fig 31 epifaringe; fig 32, labio; fig 33, mandíbula. Todas las figuras corresponden a Selman notatus. Escala figuras 28 y 29: 1 mm, las restantes 0,1 mm.

Material estudiado: 2 ejemplares seleccionados por mi en el Parque Nacional El Palmar, provincia de Entre Ríos en enero de 1981.-

VII-EL GENERO EDITHA PARKER

El género Editha es exclusivamente neotropical e incluye 6 especies, una de ellas representadas en la Argentina, E. integra. Sobre este género puede decirse que nada se sabía sobre la biología de sus especies, ya que Poulton (1917), Bondar (1930) y Richards (1971) solo habían publicado notas sobre el tipo de presa, que en el caso del segundo autor mencionado eran datos erróneos. Las observaciones presentadas aquí fueron publicadas por mi recientemente, (Genise 1982)

EDITHA INTEGRA (BURMEISTER)(1) Notas Generales

Las observaciones fueron realizadas en un campo ubicado junto al camino que une la ruta nacional 130 con el balneario de Villa Elisa, sobre el arroyo Perucho Verne, en la provincia de Entre Ríos, en marzo de 1981.-

En este lugar Editha integra se halla en estrecha relación con las flores de una compuesta, Bupatorium subastatum, donde se alimentan los individuos de ambos sexos y las hembras desarrollan su cacería; la planta florece hacia fines de febrero y principios de marzo, que es cuando se puede encontrar aquí a la avispa; a fines de enero, en una recorrida por el lugar, cuando todavía no había flores, no fueron observadas avispas. A pesar de esto no es posible asegurar con certeza que antes de esta fecha no hubiera adultos alimentándose en otras flores, distantes de este lugar. El Dr. Mateo Zelich, que me condujo hasta este campo, ha estado coleccionando esta especie en este lugar por muchos años, lo que indica que se trata de una agrupación antigua.-

El lugar de nidificación era un campo de suelo arenoso, con vegetación compuesta principalmente por Schyza chyrium (Graminea) (fig. 34); entre las plantas quedaba bastante suelo descubierto, donde se encontraban los nidos; la situación es algo similar a la descrita para Selman notatus, pero en aquel caso las plantas se encontraban mucho más juntas. Rodeando el campo y junto al camino había gran cantidad de Eupatorium subastatum, adonde la avispa se dirigía a alimentarse y cazar; incluso lejos de este lugar de nidificación era posible encontrar Editha integra sobre las flores de plantas de E. subastatum aisladas, lo que muestra la estrecha relación entre ambas.-

la agrupación era bastante laxa, distribuyéndose los individuos espaciadamente; sin embargo había lugares donde era posible encontrar varios nidos separados por 2-3 m solamente; no se encontró en ese campo ninguna otra especie de Bembicini.-

Como ya fuera dicho, los machos eran frecuentes en las flores de E. subastatum donde a veces perseguían a las hembras, pero la cópula no fue observada. Las avispas no pasan la noche en los nidos.-

(2) Construcción del nido

La forma de excavación es similar al resto de los Bembicini, como diferencia se

puede mencionar el mayor uso de las mandíbulas, pero esto podría deberse a la dureza del suelo. La arena removida es desparramada de manera similar a la descrita para Trichostictia guttata. Al concluir la excavación, la avispa sale caminando hacia adelante y echa arena hacia atrás para cubrir la entrada, apisonándola con el extremo del abdomen; como comportamiento característico de esta especie se puede mencionar la construcción de un corto túnel accesorio, en sentido opuesto al de la verdadera entrada, que se excava al finalizar la construcción del nido, y se mantiene durante todo el aprovisionamiento. A diferencia del Selman notatus, que también lo construye, la entrada del nido de E. integra queda completamente disimulada, por lo que es posible distinguir los nidos de ambas especies.-

### (3) Estructura del nido

Los nidos estudiados eran bicelulares; estaban constituidos por un túnel principal de 20-25 cm de largo y 0,8 cm de ancho; este túnel poseía una primera sección recta de aproximadamente 15cm, seguida de una más corta, de alrededor de 5 cm, que forma un ángulo horizontal de 120° con la primera, en cuyo extremo se encontraba la primera celdilla construida; la segunda se hallaba al final de un corto túnel lateral de 1 cm de largo, el cual se originaba en la unión de las dos secciones del túnel principal, con el que formaba un ángulo horizontal de 90°. De esta manera, tal como puede apreciarse en la figura 39, que muestra un molde de acrílico, el aspecto general es de un túnel de 15 cm bifurcado y curvado en su extremo. La inclinación del túnel es de 45°, respecto de la horizontal, y las celdillas se hallaban a una profundidad aproximada de 12 cm. Las celdillas son horizontales, ovoides de 30 mm de largo y 18 mm de ancho en su diámetro mayor.-

### (4) Aprovisionamiento

El rasgo característico de esta especie, y probablemente de todas las del género, es el aprovisionamiento con Lepidoptera adultos. En los nidos estudiados fueron encontradas las siguientes especies: Euptoieta claudia, Junonia evarete y Phyciodes itra (Nymphalidae); Colias lesbia (Pieridae), Hamearis sp. (Ericinidae); Appia appia, Pyrgus orcynoides e Hylephyla phyleus (Hesperidae). También fueron hallados restos de Satyridae, que no fue posible determinar, y el Dr. Zelich, quien determinó los lepidópteros, también observó a Editha integra transportando ejemplares de Papilionidae, lo que amplía el espectro de familias utilizadas como presas, registrado en la bibliografía. Justamente las únicas tres menciones sobre comportamiento de este género se refieren solo a la presa: Poulton (1917) mencionó 6 especies de Hesperidae como presas de Editha adonis; Bondar (1930) dice que E. adonis caza Lepidoptera de varias familias y E. magnifica caza Homoptera, dato que fue puesto en duda por Evans (1966), y por último Richards (1971) cita a E. magnifica cazando Phoebis sp. (Pieridae). Según estos datos es posible afirmar que las especies del Editha no serían específicas en su cacería, sino que cazarían cualquier especie de Lepidoptera que se encuentre en el lugar, siendo por lo tanto más cazadas las

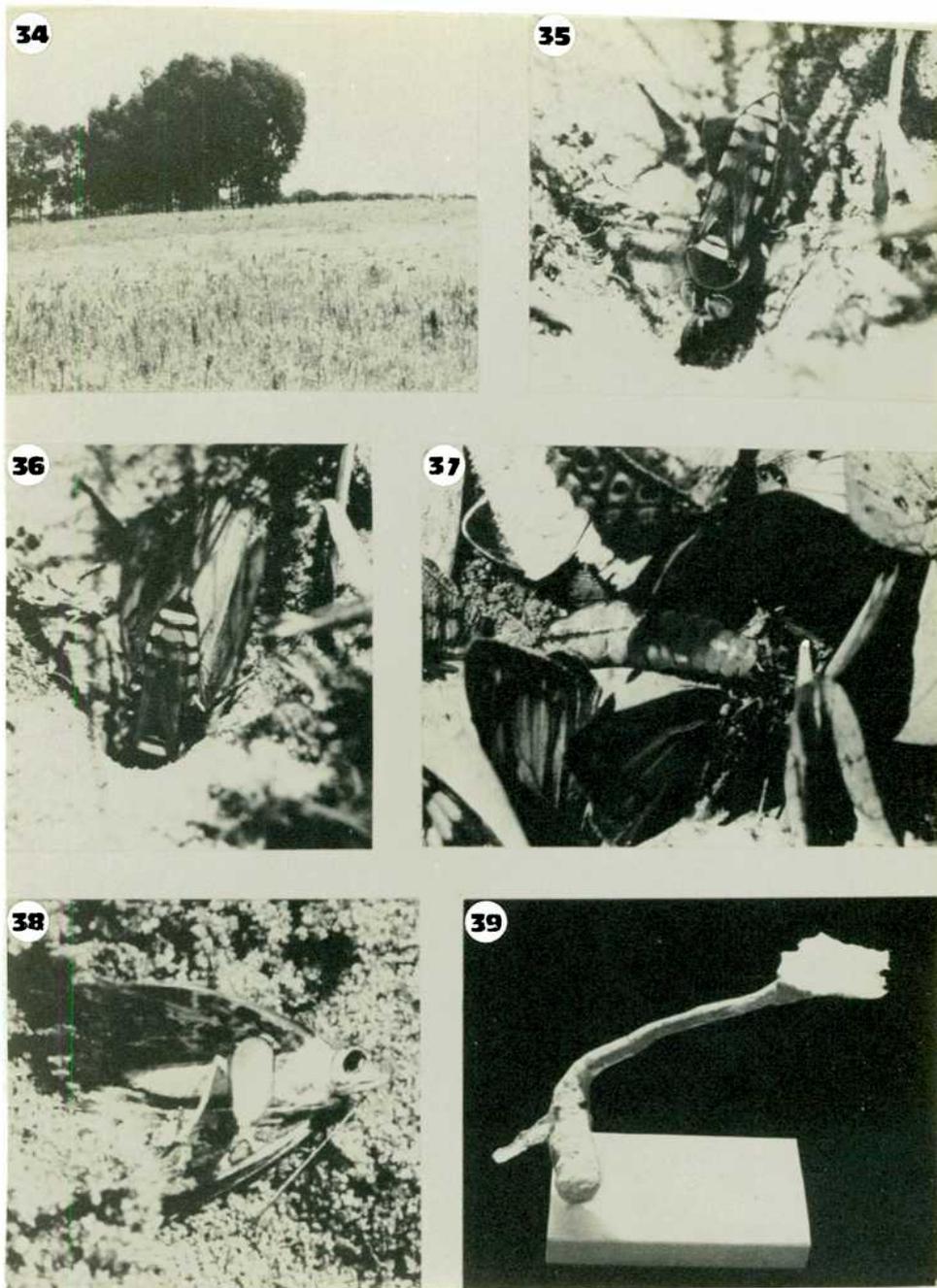


Fig 34, lugar de nidificación de Editha integra; figs 35 y 36, dos secuencias de la entrada de E. integra con la presa al nido; fig 37, larva de E. integra con el resto de los contenidos de la celdilla; fig 38, huevo ubicado en la primera presa; fig 39, molde de acrílico del nido, donde se destaca el resto del túnel que comunicaba con la primera celdilla, longitud del túnel principal: 25 cm.

mas abundantes. No fue observado nunca el momento de la captura de la presa, pero en varias oportunidades ví varios casos de hembras lanzándose sobre Lepidoptera posadas sobre las flores de Eupatorium subhastatum. En una ocasión una hembra se lanzó sobre un hespérido atontado, sobre una flor, pero luego de tomarlo entre las patas lo soltó, quizás al comprobar que no se movía.

El transporte y la introducción de la presa en el nido resultan muy interesantes. Lo inusual de la presa no altera el tipo de transporte típico de los Bembicini, que es mesopedal, y la presa es llevada con la cabeza hacia adelante y el vientre hacia arriba; sin embargo, no fue fácil la observación, ya que las alas de la mariposa no quedan extendidas hacia abajo, sino que se repliegan hacia arriba, rodeando el abdomen de la avispa; de esta manera quedan expuestas las superficies dorsales de las alas, lo que en un primer momento hace suponer que también el dorso de la mariposa se hallaba hacia arriba. Al llegar con la presa cerca del nido, en general se detenían a cierta altura, en el aire, sobre la entrada, y como el cuerpo de la avispa queda casi totalmente cubierto por el de la mariposa, da la impresión de una mariposa que flotara en el aire sin aletear. Al aterrizar la avispa, comienza a cavar, con la mariposa aún aprisionada (figs 35 y 36); cuando la entrada queda descubierta la avispa entra, pero deja la mariposa fuera, quizás al atascarse por el escaso diámetro del túnel, contra cuyas paredes chocan sus alas, o bien es posible que la avispa la suelte antes de que esto suceda; luego la avispa gira dentro del nido, sale, toma la presa con las mandíbulas y la introduce caminando hacia atrás, y en algunos casos tirando con gran esfuerzo para poder hacerla pasar por el túnel. Luego sale y vuelve a cubrir la entrada, manteniendo siempre un corto túnel accesorio opuesto.

Las alas, que no son comidas por la larva (fig 37), se conservan en buen estado por un tiempo en la celdilla, lo que facilita no solamente la determinación de las mariposas cazadas, sino también el recuento del número total de presas por celdilla, que resultó ser entre 25 y 30. También fue posible comprobar que en cada celdilla en general predominaba alguna especie de mariposa; por ejemplo en una había restos de 17 ejemplares de Colias lesbia y sólo restos de 8 mariposas de otras familias; en otra restos de 9 ejemplares de Appia appia, 6 de Junonia evarete y 5 de Colias lesbia; por último en una donde se hallaba un capullo, los restos pertenecían casi exclusivamente a Junonia evarete.

El tiempo que demora en regresar al nido con una nueva presa es diverso, y puede oscilar entre 20 minutos y 2 horas, siendo el promedio de 45 minutos.

No fueron observados t. pones internos en el nido.

##### (5) Oviposición

La oviposición se realiza en la primera presa: esta se encuentra en la celdilla

con el vientre hacia arriba, y el huevo de la avispa se halla adherido a una de sus mesopleuras y curvado hacia arriba en posición erecta (fig 38). No es posible afirmarlo con certeza como constante, pero parece que la presa seleccionada para la oviposición fuera de tamaño mas pequeño que las demás; en el caso observado se trataba de Hamearis sp. (Ericinidae), y en todas las celdillas estudiadas era posible reconocer 2 pares de alas de una mariposa de tamaño pequeño, que podría ser la que había llevado el huevo.

#### (6) Capullo

Ovoide, de textura arenosa, 28 mm de largo y 9 mm de ancho máximo; en la región central no presenta poros visibles, sino una banda elevada de arena que lo rodea en su diámetro mayor.

#### (7) Descripción de la larva

Cuerpo: 30 mm, ancho máximo: 9 mm. Forma del cuerpo como en la figura 40. Superficie dorsal convexa, lóbulos pleurales pronunciados y redondeados. Cada segmento dividido dorsalmente en tres secciones. Tegumento levemente granuloso. No hay pelos en el cuerpo. Peritremas espiraculares aproximadamente de igual tamaño, atrio espiracular con hileras de espínulas paralelas (fig 41).

Cabeza: Alto: 3,2 mm, ancho máximo: 2,4 mm. Sutura coronal corta (0,8 mm). Bandas parietales indicadas por 2 pequeñas líneas oblicuas poco pigmentadas. Frente con dos manchas pigmentadas entre las antenas; otro par de manchas, a uno y otro lado de la línea media del clipeo. Tegumento con algunas puntuaciones y cortos pelos (fig 42).

Labro: Margen anterior con una escotadura media. Superficie del labro con puntuaciones (fig 43, izq.), en la mayoría de estas se insertan pelos largos. Margen apical con series de sensilios en forma de barril y pelos largos dirigidos hacia el centro.

Epifaringe: Espinulosa, excepto por debajo y entre áreas sensoriales, donde es pilosa, y contra los bordes laterales, donde es pigmentada y papilosa. Areas sensoriales con 11 poros que rodean una pequeña zona no pigmentada, desprovista de pelos y con 5 pequeñas espínulas (fig 43, der.).

Hipofaringe: densamente espinulosa, pilosa hacia la parte apical.

Maxilas: Región posterior provista de 18 pelos delgados y largos; región oral provista de espínulas muy cortas en la base, haciéndose más largas en la región exterior al área lacinal; esta área provista de pelos finos y largos. Palpos cilíndricos terminados en forma redondeada, galeas algo mas delgadas, y ahusadas en su extremo (fig 44).

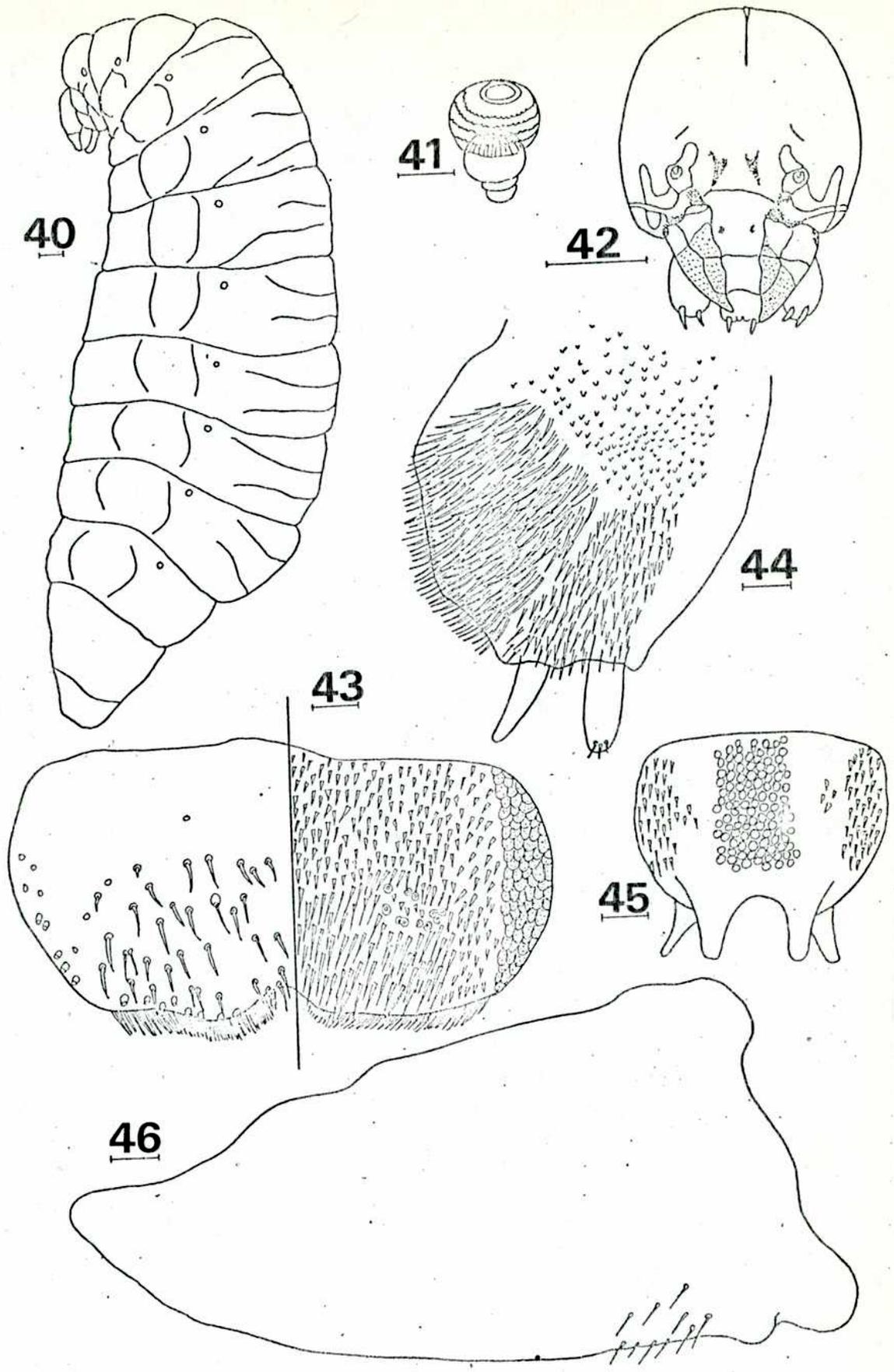


Fig 40, aspecto general de la larva; fig 41, espiráculo; fig 42, cabeza; fig 43, a la izquierda, labro, a la derecha, epifaringe; fig 44, maxila; fig 45, labio; fig 46, mandíbula. Todas las figuras corresponden a Editha integra. Escala figuras 40 y 42, 1 mm; las restantes 0,1 mm.

Labios: Región posterior provista de unos 20 pelos esparcidos regularmente. Región oral con una zona papilosa central y espinulosa en los laterales; entre estas dos, otra franja casi desprovista de espínulas. Palpos e hilanderas aproximadamente de igual longitud (fig 45).

Mandíbulas: Margen interno con dos dientes de punta roma, además del apical. Margén exterior con unos 10 pelos cerca de la base (fig 46)

Material estudiado: 2 ejemplares coleccionados por mí en Villa Elisa, Dep. Colón, provincia de Entre Ríos, en febrero de 1981.-

VIII- EL GENERO STICTIA ILLIGER

El género Stictia incluye 20 especies descritas, todas neotropicales, y 6 de estas se encuentran representadas en la Argentina (Willink, 1947). Evans (1966) reunió todos los conocimientos sobre la biología de especies de este género hasta ese año, y posteriormente Lin (1971) proporcionó una lista de las 5 especies neotropicales estudiadas. Evans y Matthews (1974) publicaron después observaciones sobre la biología de 2 más. En conclusión de las 6 especies descritas para la Argentina, hay hasta el presente datos sobre el comportamiento de 3 (S. punctata, S. signata y S. lineata) a las que se agregan Stictia arcuata y S. flexuosa (= S. carbonaria) en el presente estudio. Las observaciones aquí presentadas fueron publicadas por mi en sendos trabajos, Genise (1981) y (en prensa).

STICTIA ARCUATA (BURMEISTER)(1) Notas generales

Las observaciones fueron realizadas en un arenal artificial de la estación experimental del INTA, del Delta del Paraná, en Otamendi (prov. de Buenos Aires) durante febrero de 1979, y completadas en enero de 1980. Las observaciones se hicieron sobre 4 hembras, que se encontraban en medio de una agrupación más numerosa de Bicyrtes variegata. No fueron vistos machos cerca del lugar, y las hembras no pasan la noche en los nidos. Otras observaciones posteriores en la provincia de Entre Ríos confirman que esta especie no forma agrupaciones densas y que lo más frecuente es encontrar individuos aislados, tema que será tratado en la sección de diferenciación de nichos ecológicos.

(2) Construcción del nido

Excava con las patas delanteras, y puede ayudarse a veces con las mandíbulas, aunque esto en general no es necesario por el tipo de suelo que utiliza de arena pura. Mientras cava, la arena se acumula en el túnel, disimulándolo, hasta que, periódicamente, la avispa la empuja hacia afuera al retroceder, acumulándola en la entrada; también periódicamente es distribuida, arrastrándola hacia atrás, en línea recta, con las patas delanteras. El nido es completado en 1 h 30 min.

Terminada la construcción del nido, y probablemente después de la oviposición, este es cerrado externamente, echando arena sobre su entrada y apisonándola con rápidos movimientos del extremo del abdomen; en general después de cubrir la entrada, la avispa sigue escarbando en distintos lugares, hasta 20 cm de la entrada, echando algo de arena sobre ésta, pero sin modificar su aspecto ni el del terreno circundante. Este comportamiento sería equivalente al de nivelar descrito por

Evans (1966) para S. carolina, ya que se realiza una vez concluida la construcción del túnel y de la celdilla, y consiste en dispersar la arena acumulada cerca de la entrada durante la excavación; en los casos observados para S. arcuata, debido a la pendiente del terreno, la arena en ningún caso formaba un montículo conspicuo. Es probable que, como en el resto de las especies del género, haya también un cierre interno en la entrada de la celdilla, dentro del túnel.

### (3) Estructura del nido

El nido constaba de un túnel de 30 cm de largo, que penetraba en el suelo con un ángulo de 30° respecto de la superficie, terminado en una celdilla ovoide y horizontal, a 15 cm de profundidad. Es posible que la estructura del nido estuviera influida por la escasa profundidad del arenal y en otras condiciones los nidos fueran algo más profundos.

Las especies de este género se caracterizan por la construcción de nidos unicelulares; sin embargo Evans y Matthews (1974) sospecharon la presencia de nidos bicelulares en S. punctata, y parece verosímil, debido a que encontré 2 celdillas muy cercanas (una con un capullo y otra con una larva joven), que S. arcuata también pueda construir nidos bicelulares.

### (4) Oviposición

Las especies del género Stictia se caracterizan por oviponer en la celdilla vacía antes de traer la primera presa, o bien sobre la primera presa; en el caso de S. arcuata, aunque no fue posible confirmarlo por observación directa de la celdilla, la oviposición parece realizarse en la celdilla vacía, y solo durante el tercer día cuando la larva eclosiona, es traída la primera presa. Durante estos dos días de espera, el comportamiento de la avispa es muy característico: después de una primera visita matinal, en que penetra en el nido y vuelve a cubrirlo como estaba, pasa el resto del día en el arenal realizando pequeñas excavaciones de pocos centímetros, que en muchos casos vuelve a cubrir, y sobrevolándolo a escasa altura; pero además de estos, que serían comportamientos relativamente comunes, realiza otros que merecen una mención aparte. El arenal se encontraba rodeado por una pequeña pared de concreto; la avispa se situaba sobre la arena con la cabeza tocando esa pared, y perpendicular a esta, y comenzaba a cavar, de tal manera que podía pasar varios minutos sin avanzar, pero sin desistir; en otras ocasiones se posaba sobre la pared y cavaba sobre ésta, repitiendo los movimientos como si estuviera haciéndolo sobre la arena, durante varios minutos; en otras ocasiones se introducía en los túneles de otras hembras, mientras éstas estaban dentro del nido, hasta ser expulsada, y otras veces cerraba pequeños túneles que

ella misma había cavado horas antes. La avispa permanecía en el arenal todo el día, como si desarrollara una actividad normal, y es probable que la motivación interna para la actividad, combinada con la imposibilidad de realizar alguna relacionada directamente con la nidificación, propiciaran esta gama de comportamientos extraños. En la sección correspondiente a oviposición se tratará nuevamente este caso.

#### (5) Aprovisionamiento

Cuando la larva nace comienza el aprovisionamiento, que es progresivo. Después de 7 días la avispa cierra el nido definitivamente. Las presas eran en su mayoría ejemplares de Eristalis sp. (Diptera, Syrphidae), este díptero era el más abundante en ese momento en las flores del lugar. La cantidad de presas que trae la hembra al nido aumenta a medida que la larva crece: durante el primer día trae alrededor de 6, hasta llegar a alrededor de 30 el último día antes de cerrar el nido; durante un día de cacería se alternan períodos en que ésta es intensa, con otros de inactividad en este aspecto. Por ejemplo: el 7-II-79 una avispa, que al día siguiente cerró el nido, trajo 9 presas desde las 9:55 hasta las 10:32, 5 presas desde las 11:32 hasta las 11:45, 4 presas desde las 14:00 hasta las 14:18, y 6 presas desde las 15:00 hasta las 15:22; cerró el nido y no volvió a visitarlo por el resto del día. Se observa entonces que se alternan períodos de 10 a 40 minutos en que la avispa trae presas cada 2-4 min, con otros de 30 a 60 minutos en que no trae presas. Al día siguiente trajo 5 presas desde las 10:08 hasta las 11:00, 6 presas desde las 13:41 hasta las 14:15, y una última presa a las 14:44, y cerró el nido definitivamente. En este día también se alternaron los períodos de cacería con otros en que no se la vio cerca del nido.

Durante los primeros días de aprovisionamiento, en que la cantidad de presas traídas es pequeña, también esta actividad se realiza de forma regular durante todo el día: el 7-II uno de los individuos en estudio trajo 2 presas desde las 11:25 hasta las 11:41, 1 presa a las 14:09, 2 presas desde las 14:50 hasta las 14:58 y la última presa del día a las 15:52.

El cierre temporal externo durante el aprovisionamiento es muy variado; como ya fuera observado por otros autores (Evans, 1966) en otras especies del género: en general la avispa, después de dejar la presa en el nido, sale y cubre la entrada arrojando un poco de arena hacia atrás, sin utilizar el abdomen para apisonar como en otros casos; sin embargo cuando el aprovisionamiento se intensifica, este cierre puede faltar; por ejemplo el último individuo mencionado, que trajo 6 presas en todo el día, cerró el nido en todas las ocasiones, mientras que otro, que se encontraba en el último día de aprovisionamiento y trajo 29, mostró una curiosa variación, ya que desde las 11:15 hasta las 14:09 trajo 10 presas y mantuvo la entrada del nido siempre abierta, mientras que desde las 15:02, al traer la undécima presa,

comenzó a cubrir ligeramente el nido al irse, comportamiento que repitió al traer las restantes 18 presas hasta las 16:42.

El mecanismo de transporte de la presa es del tipo mesopedal, típico de toda la tribu.

#### (6) Cierre definitivo del nido

Se realiza uno o dos días antes de que la larva teja el capullo. La avispa echa arena hacia atrás cubriendo el túnel, y la apisona con rápidos movimientos del extremo del abdomen; luego, al cubrir el túnel, suele echar sobre éste un poco más de arena de los alrededores, pero en general no llega a modificarse visiblemente el lugar. Este cierre es similar al que realiza después de la oviposición, o en la última visita del día.

#### (7) Descripción del capullo

Es ovoide, de 32 x 10 mm, posee 5 poros que lo rodean en la zona de mayor diámetro, y está recubierto de arena. A los dos días de tejerlo la larva defeca y los excrementos se depositan en el extremo angosto del capullo.

### STICTIA FLEXUOSA (TASCHENBERG)

#### (1) Notas generales

Las observaciones fueron realizadas en el Parque Nacional El Palmar, en la provincia de Entre Ríos, en enero de 1981. La época de nidificación más activa transcurre en enero y febrero, ya que a principios de marzo el número de avispas que formaba la agrupación en estudio se había reducido a 2 ejemplares, mientras que en enero fueron observados en ese lugar alrededor de 30. La nidificación se realizaba en un arenal de aproximadamente 6 hectáreas, en la ribera del río Uruguay, en su mayor parte desprovisto de vegetación, o con algunas plantas de Schiza chyrium (Gramineae) distribuidas espaciadamente (fig 47). En el mismo arenal, localizada sobre un costado de éste, había una agrupación densa de Bicyrtes variegata, y también fue observado un individuo de Bembix citripes, ambas especies de Bembicini. La agrupación de Stictia flexuosa se podría describir como laxa, encontrándose los individuos a varios metros entre sí, cubriendo de esta manera casi la totalidad del arenal.

No fueron observados machos en el lugar de nidificación, y las hembras no pasan la noche en los nidos ni en otros túneles.

(2) Influencia de factores meteorológicos sobre la actividad de esta especie y de *Bicyrtes variegata*

Durante los días de observación se produjeron ciertas alteraciones de los factores meteorológicos que permitieron estudiar su influencia sobre la actividad de las avispas que nidificaban en el arenal en que lo hacía *Stictia flexuosa*. El 20/I, con cielo despejado, podría ser tomado como un día de actividad típica: a las 7:45 había 22°C y apareció la primera hembra de *Stictia flexuosa* en el arenal; a las 8:15 había 23°C y habían llegado otros individuos de esta misma especie, o sea que con esta temperatura la actividad de la agrupación era normal; a las 8:37 la temperatura era de 23,5°C y llegó el primer individuo de *Bicyrtes variegata*; sin embargo sólo a las 9:35, con 26°C, aparecieron casi al mismo tiempo varios individuos más de esta última especie; a las 9:45 con 27°C, la actividad de la agrupación creció (considerando el número de individuos presentes), y a las 11:25, con 28°C, llegó a su máxima actividad. A partir de esa hora la temperatura siguió ascendiendo hasta llegar a 31°C a las 13:15, y la actividad de las dos especies disminuyó durante estas horas de más calor, volviendo a mostrar otro pico de actividad a la tarde, cuando la temperatura había vuelto a descender algo. La disminución de la actividad mostrada a mediodía, se manifestó más conspicuamente en *Bicyrtes variegata* que en *Stictia flexuosa*. Otros factores meteorológicos variaron durante este día de la siguiente manera: la humedad relativa disminuyó regularmente desde las 7:45 hasta las 15:00 hs, de 95% a 52%; en el mismo lapso la presión aumentó de 752 a 754 mm, la nubosidad aumentó de 0/8 a 3/8 de cielo cubierto, y el viento fue de 0 a 3 en la escala de Beaufort; la radiación solar directa sobre el arenal fue permanente. La luminosidad fue medida con un fotómetro para fotografía, sin unidades absolutas, con una escala graduada de 0 a 10, y se hizo la siguiente medición: en el centro del arenal, con el fotómetro a 1,30 m del suelo (altura promedio de vuelo de *S. flexuosa*) y haciéndolo girar 360° en el plano horizontal para cubrir todo el lugar; en este caso la luminosidad osciló entre 7 y 10 durante el lapso mencionado más arriba. Estos datos confirman que el factor más importante en las variaciones de actividad mostrada por la agrupación fue, como era de esperar, la temperatura, y que esta influye sobre las dos especies de manera distinta en cuanto al umbral de actividad, e intervalo de temperaturas preferidas.

El 19/I fue un día de actividad alterada por una tormenta: a las 8:00 hs la temperatura era de 25°C, el cielo se encontraba totalmente cubierto (8/8) y la luminosidad oscilaba entre 2 y 5, y en el arenal solo había 2 ejemplares de *Stictia flexuosa*; a las 8:11 las condiciones eran las mismas pero no se observaba ningún ejemplar; a las 9:07 comenzaron a caer las primeras gotas de lluvia y coincidentemente apareció uno de los ejemplares, que se fue casi inmediatamente, dejando la entrada del nido descubierta externamente; a las 14:20 cesó de llover, la tempera-

tura era de 21°C, y el cielo se hallaba totalmente cubierto, aunque la capa de nubes era probablemente mas delgada ya que la luminosidad habia ascendido a 6-9, y ninguna avispa habia regresado al arenal; a las 14:48 hs habia 22°C, cielo cubierto en 7/8, luminosidad 7-8, y uno de los ejemplares observado a la mañana habia vuelto al nido; a las 16:02 habia 23°C, cielo cubierto en 6/8, luminosidad 6-8, ese ejemplar seguia en actividad, y habia llegado el otro tambien presente a la mañana; a las 16:08 la temperatura era de 23,5°C, el cielo estaba cubierto en 5/8, la luminosidad se mantenfa en 6-8, y habian llegado otros ejemplares de Stictia flexuosa; a las 16:47 la temperatura era de 25°C, el cielo estaba totalmente despejado, la luminosidad oscilaba entre 7-9, y la actividad de la agrupación de esta especie era normal; por último a las 18:01, con la misma temperatura, habia cesado toda actividad. Ningún individuo de Bicyrtes variegata apareció ese día.

Las conclusiones que se pueden sacar de estos datos son los siguientes: la temperatura de 22°C es un umbral, por debajo del cual no hay actividad de Stictia flexuosa; con 23°C la actividad de la agrupación de esta especie es normal; la lluvia suspende la actividad; por encima de 30°C la actividad disminuye, pero no se suspende; existe cierta diversidad individual, probablemente dada por factores internos que aumenten la motivación para la actividad, o la situación de la larva dentro del nido, que provocan la llegada al arenal de unos individuos antes que otros, y la actividad de algunos en condiciones extremas. Para Bicyrtes variegata se observa que la actividad se desarrolla principalmente entre 26°C y 29°C, aunque fue observado un individuo en actividad a 23,5°C, probablemente por las causas mencionadas anteriormente, considerando la ausencia de actividad durante el día anterior a esta observación. Es posible que la causa que provoque la diferencia en la preferencia de temperaturas por ambas especies sea en parte la diferencia de tamaño y coloración, ya que S. flexuosa es una especie grande y predominantemente negra, mientras que B. variegata es mucho menor y predominantemente amarilla, por lo que la cantidad de radiación directa absorbida por una y otra también debe ser apreciablemente diferente, lo cual permitiría a S. flexuosa obtener una temperatura interna mas elevada. Resulta interesante destacar que la temperatura de 22°C es el límite para la inactividad, lo cual ya fue comprobado para otras Sphecidae (Genise, 1981), como se verá en la discusión general sobre este tema. Otros factores meteorológicos, fuera de la temperatura, no parecen tener una importancia fundamental para la actividad de estas avispas, excepto la nubosidad: cuando el cielo está totalmente cubierto, la ausencia de radiación directa modifica la temperatura interna de la avispa, debido a que ésta no puede acumular calor por medio de esta vía, y en este caso es probable que la avispa tenga la misma temperatura interna que registra el termómetro; si la capa de nubes es muy espesa la luminosidad disminuye y es probable que este factor pueda alterar la actividad de la avispa; por ejemplo el 20/I a las 8:15 con 23°C y cielo descubierta, la actividad de la agrupación era normal, igual que el 19/I a las 16:47 con 25°C; sin embargo el mismo día a las 8:00, con 25°C y cie-

lo totalmente cubierto, solo había dos ejemplares de la agrupación.

### (3) Construcción del nido

Excava con las patas delanteras echando arena hacia atrás, se introduce al túnel y sale retrocediendo periódicamente, mientras cava (fig 48); al salir empuja la arena que se va acumulando detrás de sí hasta afuera del nido, y allí sigue retrocediendo unos centímetros, alejándose de la entrada del nido; al volver lo hace arrojando arena hacia atrás, de manera que la arena removida va formando una franja que se alarga a medida que avanza la excavación (fig 49).

La construcción demora mas de 1 hora, durante la cual se realizan algunos vuelos, y la entrada del nido queda descubierta.

### (4) Estructura del nido

Los nidos observados eran unicelulares, formados por un largo túnel principal de 55 cm de largo y 0,7 cm de ancho, recto o algo curvado poco antes de desembocar en la celdilla, y formando un ángulo de 45° con la horizontal. La celdilla, que se encontraba a 23 cm de profundidad, tenía 3,5 cm de largo y 1,8 cm de ancho máximo. La figura 52 muestra un molde a acrílico del nido. La particularidad mas destacable del nido de esta especie es la gran longitud del túnel.

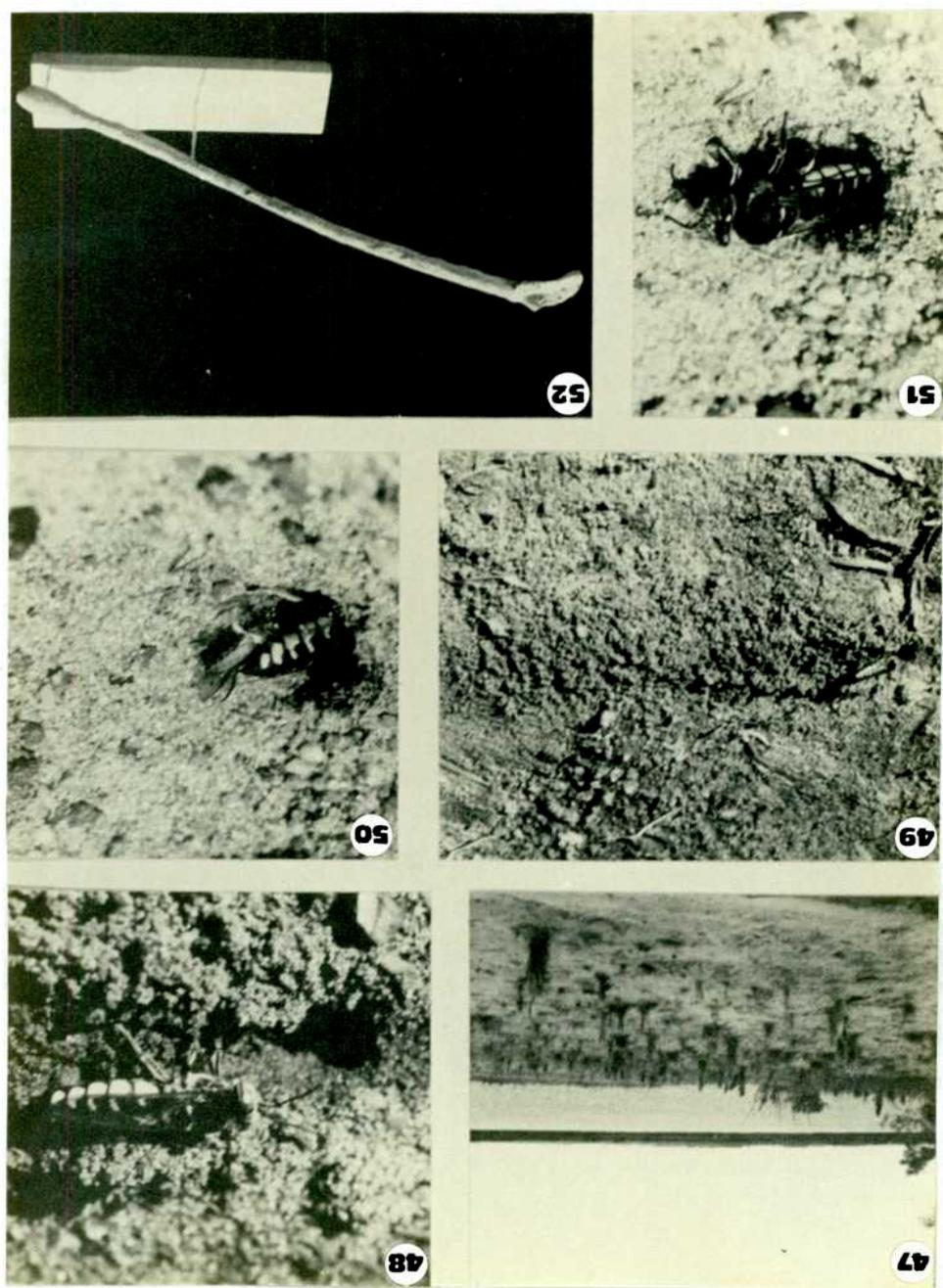
### (5) Oviposición

No fue posible comprobar en forma directa el lugar donde es depositado el huevo, pero la ausencia de actividad posterior a la construcción del nido, especialmente la ausencia de cacería, hacen suponer que, al igual que otras especies de Stictia, el huevo es depositado en la celdilla vacía, y que debido a su tamaño y color fue pasado por alto en las excavaciones que se realizaron para hallarlo. El cierre temporal del nido, constituido por un tapón interno en la entrada de la celdilla y otro en la entrada del nido, que se observó después de la construcción, es probable que sirviera de protección al huevo, y justamente la presencia de este tapón interno es un indicio mas de que la oviposición se realice en la celdilla vacía. Para la construcción del tapón externo, la avispa, al salir del nido caminando hacia adelante, arroja arena hacia la entrada y la apisona con el extremo del abdomen (fig 51).

### (6) Aprovisionamiento

El aprovisionamiento es progresivo, y el transporte de la presa mesopedal, ubicándose ésta con la cabeza hacia adelante y el vientre hacia arriba (fig 50). Du-

FIG 47, Lugar de nidificación de Stictia flexuosa; FIG 48, S. flexuosa cavando; FIG 49, la misma construcción de la figura 48 mostrando la franja de arena removida; FIG 50, entrando al nido con un tabano; FIG 51, cubriendo el nido; FIG 52, molde de cartón del nido de S. flexuosa, longitud del túnel: 55 cm.



rante el aprovisionamiento se mantienen un tapón interno y otro externo del nido, que la avispa remueve cada vez que trae una presa; sin embargo cuando el aprovisionamiento se hace mas activo, el externo puede ser omitido total o parcialmente, en cuyo caso la avispa echa algo de arena hacia atrás al salir, pero no llega a disimular la entrada. Las presas eran Diptera, principalmente especies de Tabanidae; fue observada una particularidad de la cacería: en mas de una ocasión, cuando me hallaba en el arenal, los tábanos volaban cerca de mí e inmediatamente aparecía alguna hembra de S. flexuosa a perseguirlos, por lo que es probable que esta especie realice algunas o todas sus cacerías atacando tábanos que se acerquen a los mamíferos del lugar.

#### (7) Capullo

Es ovoide, de 27 mm de largo y 8 mm de ancho máximo, de textura arenosa, con 7 poros ubicados alrededor de la zona de diámetro máximo.

#### (8) Descripción de la larva

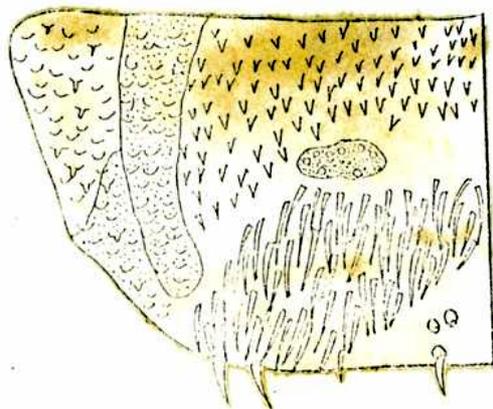
La larva de S. flexuosa responde a la descripción proporcionada por Evans y Lin (1956) para S. carolina (sin considerar las medidas de las piezas bucales) por lo que no resulta necesario una descripción detallada y solo se hará hincapié en algunos caracteres de importancia filogenética, o útiles para la elaboración de claves.

Cuerpo: largo: 26 mm. Ancho máximo: 7 mm. Cuerpo cubierto de pelos cortos, excepto en la sección anterior y dorsal de los segmentos 1, 2, 7, 8, 9, 10, 11 y 12, en los últimos 6 lóbulos pleurales, y muy esparcidos ventralmente a partir del 8 segmento.

Epifaringe: es similar a la de Selman notatus (fig 31).

Mandíbulas: dos dientes extraapicales bien pronunciados, pero de punta roma.

Material estudiado: dos ejemplares colectados por mí en el Parque Nacional El Palmar, provincia de Entre Ríos, en enero de 1981.



53

Fig. 53.- Epifaringe de Stictia flexuosa

ETOLOGIA DE OTRAS ESPECIES DE STICTIA

Evans (1966) publicó un resumen de los conocimientos sobre el comportamiento de las especies estudiadas hasta ese año, de donde se puede concluir que algunas de las especies de Stictia combinan los patrones de comportamiento más típicos de los Bembicini: construyen nidos unicelulares en la arena, depositan el huevo en la primera presa, estas son siempre dípteros, y aprovisionan el nido progresivamente; sin embargo algunos puntos merecen destacarse: en S. carolina el huevo es depositado en la celdilla vacía, mientras que en S. signata, S. vivida y S. heros lo es en la primera presa; se destaca también la tendencia a construir nidos con túneles muy largos, por ejemplo: S. carolina, entre 35 y 51 cm, S. signata entre 30 y 40 cm, S. vivida entre 35 y 53 cm, y S. heros entre 49 y 63 cm.

También se destacan las notas sobre influencia de los factores meteorológicos sobre la actividad, que aporta Evans para S. carolina, de las pocas conocidas para Sphecidae. Este autor dice que esta avispa se encuentra bien temprano por la mañana ya trabajando (8:00 hs), mientras que otras avispas lo hacen 1 hora más tarde; también fue vista en días nublados en plena actividad, cuando otras especies, como Bembix sayi se encontraban inactivas. Por último relata la desaparición de la actividad en una agrupación cuando se nubló, y la temperatura pasó de 30° a las 9:00 hs, a 22°C minutos más tarde, momento en que dejó de haber actividad.

Lin (1971) publicó posteriormente una serie de observaciones sobre S. carolina que confirmaron las precedentes; por ejemplo: la longitud de los túneles de los nidos observados oscilaba entre 48 y 78 cm. También registró por primera vez como presas capturadas esporádicamente, especies de Hesperidae (Lepidoptera), y un Homoptera, y adjudicó este comportamiento al resultado de la competencia por presas en agrupaciones densas. Posteriormente, Hook (1981) volvió a encontrar alas de Hesperidae entre los restos de Diptera, en 4 de los 9 nidos excavados de S. carolina.

Evans y Matthews (1974) publicaron observaciones sobre dos especies representadas en la Argentina: S. punctata y S. lineata; para la primera especie surge de las observaciones que los nidos eran construidos en un terreno compuesto de arcilla y piedras, en un lugar con lluvias periódicas, lo cual dificultaba a veces la excavación de la avispa. Uno de los nidos estudiados era extraordinariamente superficial, siendo la longitud del túnel de solo 3,5 cm; otros túneles en cambio, aunque no pudieron ser seguidos prolijamente, medían entre 45 y 80 cm. También encontraron evidencias de nidos bicelulares. De la otra especie solo es destacable la longitud del túnel del nido, que era entre 32 y 43 cm. Por lo demás presentaban las mismas características que otras especies del género estudiadas, y no fue posible, para estos autores, observar donde era depositado el huevo.

Recientemente, Matthews et al (1981) han publicado un informe bastante completo sobre el comportamiento de S. maculata en Costa Rica, del que conviene destacar algunos puntos: el lugar de nidificación era bastante inusual, tratándose de suelo

arenoso cubierto de hojarasca de un bosque, que no permitía el paso de radiación directa; esta similitud con la situación descrita para Trichostictia guttata en la sección correspondiente de esta tesis, no termina allí, ya que en dos ocasiones fueron vistas avispas arrastrando palitos y pedacitos de hojas sobre la entrada cubierta del nido, como lo realiza aquella especie. Las avispas aparecían a las 6:00 hs, 30 minutos después de la salida del sol, con 24°C. La longitud de los túneles medidos oscilaba entre 52 y 54 cm, y el huevo, aunque no fue posible comprobarlo visualmente, según estos autores, parece ser depositado en la celdilla vacía. Otros dos comportamientos particulares merecen atención: en una ocasión la presa quedó atascada en la entrada y la avispa, luego de introducirse en el nido, salió, la tomó con las mandíbulas y la introdujo. Este comportamiento, según estos autores, también fue descrito para S. signata por Elliot et al (1979), y aquí fue descrito para Bembix citripes, Trichostictia vulpina y Hemidula singularis, teniendo importancia para explicar la evolución de esta actividad en Bembicini, como se verá en la discusión final sobre este punto. Otro comportamiento interesante fue registrado ante la invasión de hormigas en el nido; la avispa las tomaba con las mandíbulas y las llevaba fuera volando dejándolas caer, de la misma manera que se describe aquí para Rubrica nasuta en el caso del desecho de presas.

IX- EL GENERO BEMBIX FABRICIUS

El género Bembix, prácticamente cosmopolita, es muy rico en especies. Tres de ellas han sido citadas de la Argentina: B. citripes, B. latigenata y B. brullei; la primera es la única que se encuentra distribuida ampliamente en casi todo el país, al norte de la provincia de Río Negro, y sobre ella Llano (1959) y Evans y Matthews (1974) han publicado algunas observaciones. B. latigenata es una especie descrita del norte de la provincia de Santa Fé por Willink (1947), de la que solo se encuentran muy pocos ejemplares en las colecciones, y B. brullei es principalmente chilena y ha sido citada recientemente por Willink (1980) para el área de Andacollo y Chos Malal, en la provincia de Neuquén; sobre ella Janvier (1928) ha publicado algunas observaciones.

Aquí se agregan nuevas observaciones sobre Bembix citripes, que completan el panorama sobre el comportamiento de esta especie (Genise, en prensa).

BEMBIX CITRIPES (TASCHENBERG)(1) Notas Generales

Las observaciones fueron realizadas en el Parque Nacional El Palmar, en la provincia de Entre Ríos, en enero de 1981. La época de nidificación más activa transcurre entre enero y febrero, aunque fueron encontrados ejemplares de esta especie también a mediados de noviembre, lo que indicaría que su aparición podría ocurrir bastante antes; sobre este tema, así como sobre la densidad de las agrupaciones, se aprotarán más datos en la sección correspondiente a agrupaciones y en la correspondiente a diferenciación de nichos ecológicos.

Los nidos observados fueron construidos en un arenal desprovisto de vegetación, donde había dos hembras de esta especie, una de Stictia arcuata, y una de Bicyrtes variegata; en la zona periférica del arenal, cubierta con gramíneas, había una agrupación densa de Selman notatus; también fueron encontrados ejemplares aislados de B. citripes compartiendo otros arenales del parque con otras especies de Bembicini.

No fueron observados machos en el lugar de nidificación, ni túneles excavados para pasar la noche por éstos, como fuera descrito por Evans y Matthews (1974). Sin embargo, como será explicado más adelante, es probable que las hembras pasen la noche y los períodos de descanso en los nidos.

(2) Construcción del nido

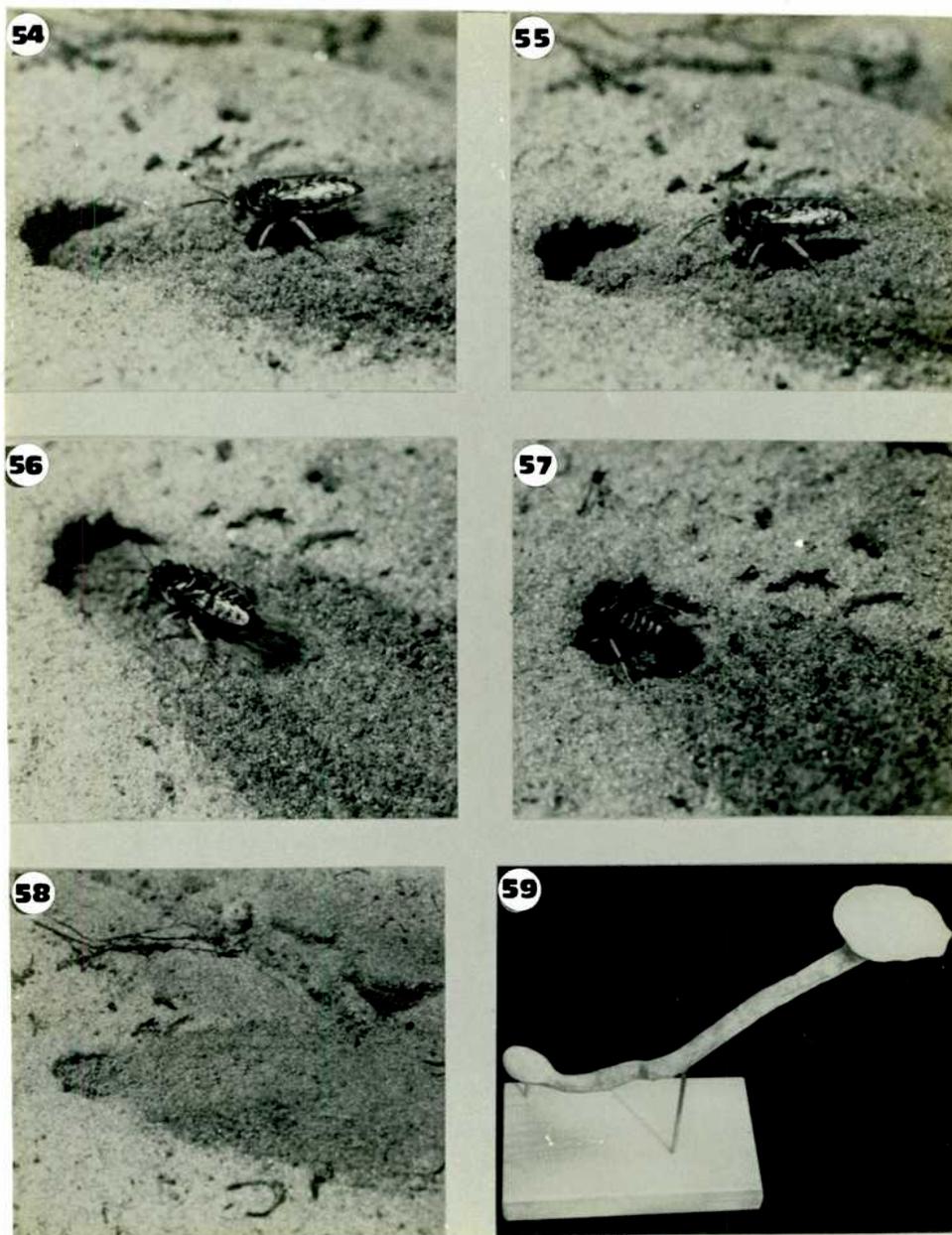
La forma de excavar es la típica de los Bembicini; sin embargo existen cier-

tas diferencias que es necesario destacar, para lo cual se detallará la construcción de un nido observada el 23/I. A las 11:25 hs comenzó la construcción; a medida que el túnel se iba haciendo más profundo, la avispa esparcía la arena removida, retrocediendo hasta varios centímetros de la entrada y luego avanzando hacia ésta de manera muy particular, ya que cada vez que arrojaba algo de arena hacia atrás con las patas anteriores, avanzaba un poco hacia adelante, manteniendo las patas intermedia y posteriores inmóviles, dando la sensación de que todo el impulso necesario para avanzar lo obtuviera de la fuerza que realiza el primer par de patas contra la arena que impulsa hacia atrás, haciendo avanzar a la avispa, como en una serie rápida de cortos saltos. Esta forma de esparcir la arena removida, hace que esta se acumule en una franja que se va alargando a medida que la construcción prosigue (figs 54 a 57). A las 12:05 hs fue observado otro hecho destacable: la arena que la avispa remueve al construir el túnel se va acumulando en la entrada, tapándola completamente (fig 58); también son mucho más espaciadas las salidas de la avispa fuera del nido, por lo que este queda disimulado por varios minutos cada vez, lo que probablemente disminuya la probabilidad del ataque de parásitos. Desde las 12:05 hasta las 12:22 hs, la avispa no salió del nido a esparcir la arena removida; recién a las 12:10 hs fue observado el abdomen asomando fuera de la entrada varias veces seguidas, como si la expulsión de la arena fuera del nido se realizara por sectores en diferentes etapas. Es decir, la avispa cavó durante 5 minutos en la parte más profunda del túnel, y posteriormente se dedicó a llevar la arena removida hasta la parte más externa de éste. A las 12:22 hs salió totalmente del nido con la cabeza hacia adelante, por lo que es probable que ya hubiera construido la celdilla, y se dedicó a esparcir la arena que provenía de la parte más cercana a la superficie, recorriendo frecuentemente, con los movimientos descritos anteriormente, la franja de arena removida, que se fue alargando aun más. A las 13:05 hs, luego de salir del nido, cubrió la entrada y se fue; volvió a las 14:15 hs, entró al nido, cubriendo la entrada desde dentro y no fue vista salir por el resto del día, lo que confirmaría que las hembras pasan la noche en los nidos.

### (3) Estructura del nido

Los nidos observados eran unicelulares, formados por un túnel de 20 cm de largo y 0,8 cm de diámetro, formando un ángulo de 45° con la horizontal, con un codo de 160° en el medio de la trayectoria. La celdilla que se encontraba a 10 cm de profundidad, tenía 25 mm de largo y 15 mm de ancho máximo. La figura 59 muestra un molde de acrílico del nido. La estructura del nido y sus dimensiones son similares a lo observado por Evans y Matthews (1974).

### (4) Oviposición



Figs 54 a 57, secuencia mostrando diferentes momentos de la nivelación del montículo de B. citripes, obsérvese que las patas intermedias y posteriores se encuentran siempre inmóviles en la misma posición; fig 58, entrada del nido cubierta desde adentro; fig 59, molde de acrílico del nido, longitud del túnel: 20 cm.

Es probable que la oviposición se haya realizado al finalizar la construcción, o bien al volver a las 14:15 hs, ya que como fuera confirmado por Evans y Matthews (1974), se realiza en la celdilla vacía. Al día siguiente, el 24/I, la avispa se fue del nido por la mañana, cuando no estaba bajo observación; lo visitó a las 15:00 hs, pero luego de cavar un poco se fue, y por último volvió a las 15:35 hs, introduciéndose y tapando la entrada desde dentro para no volver a salir en ese día. El 25/I a las 10:50 hs realizó una visita al nido y posteriormente, a las 12:25 hs, trajo la primera presa, y a las 13:15 hs la segunda. Al descubrir el nido unos minutos después de esto, la avispa se encontraba en la mitad del túnel, aparentemente en actitud pasiva, es decir que parecía que iba a comenzar un período de descanso; la larva ya había nacido.

#### (5) Aprovisionamiento

Las presas eran Diptera de la familia Tabanidae. El transporte es mesopedal y al llegar al nido la avispa descubre la entrada, que luego vuelve a cubrir al salir. Cuando el aprovisionamiento es más activo, este tapón externo puede ser omitido, y probablemente es mantenido uno interno; por ejemplo el 23/I una hembra trajo presas a las 13:05 hs, 13:24, 14:35, 14:45, 15:20 y 15:40; en ese tiempo, desde las 13:05 hasta las 13:56, en que volvió sin presa, y al salir cubrió la entrada, ésta permaneció descubierta; luego, cada vez que trajo una presa echó algo de arena sobre la entrada al salir, pero sin demorar mucho en este procedimiento. En una ocasión, al traer la presa, encontró la entrada del nido totalmente obstruida por arena que se había desmoronado; en este caso dejó la presa, cavó hasta introducirse en el nido, giró dentro y asomó la cabeza tratando de tomar la presa de una pata con las mandíbulas, como no pudo realizar esto, salió enteramente del nido, la tomó normalmente con el segundo par de patas y la introdujo de manera habitual.

La parálisis de las presas era parcial, pudiendo mover éstas los apéndices bucales y las patas.

#### ETOLOGIA DE OTRAS ESPECIES DEL GENERO BEMBIX

Como ya fuera dicho en la introducción, el género Bembix es uno de los más numerosos de la familia Sphecidae, contando con más de 330 especies distribuidas en todo el mundo. Se conoce el comportamiento de muchas especies, de algunas en detalle y de otras someramente. Sin embargo la gran diversidad etológica que posee este género impide una comparación directa entre ellas, que en muchos casos se parecen más etológicamente a especies de otros géneros que a las cogenéricas. Semajante comparación sería un trabajo que excedería los alcances de esta tesis, principalmente porque el género Bembix se halla escasamente representado en nuestro país,

por lo que creo que sobre este género podrían llegar a mejores conclusiones, como ya lo han hecho, investigadores de otras regiones.

Sin embargo creo necesario comentar aquí algunos aspectos que tienen relación con este trabajo, como por ejemplo el estado de los conocimientos sobre las especies neotropicales, y ciertos datos que serán necesarios para entender y comparar el comportamiento de los *Bembicini*.

En primer lugar podemos decir que en América del Sur se encuentran las siguientes especies: bellatrix, brullei, citripes, deformis, latigenata, multipicta, phypopoda, pirapora, placida, smithii y spiritalis; de ellas se conocen datos sobre comportamiento, además de la estudiada aquí, de brullei y multipicta (que sería sinónimo de citripes, según Fritz, 1963). Del resto de las especies, la mayoría del Brasil, no se conocen datos sobre comportamiento. Para B. brullei existen algunas observaciones de Janvier (1928), que pueden resumirse así: nidifica en suelo arenoso nivela el montículo de arena removida, deposita el huevo en la celdilla vacía, y provisiona la celdilla progresivamente con Diptera, todo lo cual indicaría una gran similitud con B. citripes estudiada aquí. Sin embargo existen otras observaciones diferentes y a la vez dudosas: los nidos serían multicelulares, la construcción del túnel y de la primera celdilla demoraría una semana, y el período entre la oviposición y el nacimiento de la larva sería de una semana. Estas observaciones son similares a las que este autor describe para Zyzyx chilensis, las cuales son rebatidas en la sección correspondiente a este género; en este caso, pueden usarse los mismos argumentos para pensar que son erróneas. Incluso Evans (1966) las pone en duda, preguntando irónicamente por que será que todas las avispas cavadoras chilenas (ya que existen otros ejemplos en otros grupos) demoran una semana en construir sus nidos y sus larvas una semana en nacer.

Evans y Matthews (1974) plantearon la posibilidad de aportar datos etológicos para confirmar la sinonimia de Bembix multipicta con Bembix citripes propuesta por Fritz (1963). Sobre B. multipicta Evans (1966) publicó observaciones detalladas, que sumadas a las publicadas posteriormente por Evans y Matthews (1974) y las aquí presentadas, permiten avanzar un poco en la comparación. La mayoría de los patrones de comportamiento reflejan una similitud muy acentuada, y solamente la nivelación del montículo de arena removida podría ser motivo de discusión: la descripción que hace Evans (1966) para B. multipicta es clara en el sentido de que la avispa, sin cubrir la entrada del nido, vuela hasta detenerse en el final de la franja de arena removida, desde donde avanza siguiendo una línea en zig-zag hasta la entrada; cuando llega a ésta, vuelve a volar hacia la punta del montículo para repetir los movimientos por otro camino. Para Bembix citripes, Evans y Matthews (1974) describen que una vez que la entrada del nido está cubierta, la avispa avanza hacia ésta varias veces, echando arena hacia los lados, sin aclarar nada más, aunque en otro párrafo aseguran que los movimientos de nivelación son muy similares en ambas especies, probablemente basados en alguna observación no reflejada en el texto, a excep-

ción de que B. citripes cierra la entrada antes de nivelar, y B. multipicta no lo hace.

Según las observaciones presentadas en este trabajo, B. citripes nivela el montículo con la entrada del nido descubierta, por lo que este carácter podría estar sujeto a variación, y por lo tanto no podría tomarse como válido para separar ambas especies; sin embargo la hembra de B. citripes observada recorría la franja de ida y vuelta caminando, sin volar hacia el extremo opuesto al llegar a la entrada, y tampoco lo hacía en zig-zag. Por lo tanto, la conclusión es similar a la enunciada por Evans y Matthews (1974) en el sentido de que los patrones de comportamiento de ambas son muy similares, por lo que podrían ser una misma especie, quedando por estudiar más detalladamente, y a nivel estadístico, las diferencias observadas en la nivelación del montículo.

Si tomamos entonces los datos más verosímiles de Janvier (1928), vemos que el comportamiento de B. brullei es muy similar al de B. citripes, y la tercera especie estudiada, B. multipicta, nombre considerado sinónimo de B. citripes, también presenta los mismos patrones de comportamiento, por lo que podríamos decir, aunque prematuramente por la escasez de datos, que hasta ahora las especies neotropicales estudiadas podrían pertenecer a un mismo grupo de especies; teniendo en cuenta los grupos propuestos por Evans y Matthews (1968) para las especies neárticas, este grupo Neotropical sería equivalente al de texana, o bien sus especies pertenecerían a ese grupo (multipicta está incluida en él en un reciente catálogo de los Hymenoptera de América del Norte), considerando sus patrones de comportamiento.

Precisamente resulta interesante destacar que, si bien el género, por la cantidad de especies que abarca, es difícil de caracterizar morfológica y etológicamente los grupos de especies neárticas resultan mucho más apropiados para un estudio etológico y filogenético de los Bembicini. Este, a pesar de contar con cierta uniformidad, daría la sensación de ser un taxón artificial, o quizás con nivel supragenérico.

Una revisión de los grupos de especies y sus caracteres etológicos aclararían este concepto. Grupo de bulfragei: utilización de diferentes tipos de suelo para nidificar, nidos multicelulares, oviposición en la primera presa; grupo de amoena: nidos multicelulares, construcción de túneles accesorios, oviposición en la primera presa, no hay nivelación del montículo de arena removida; grupo de cinerea: nidificación en suelos con alto contenido de sal, nidos multicelulares, oviposición en la primera presa; grupo de americana: nidos multicelulares (1 a 3 celdillas), oviposición en la primera presa, hay nivelación del montículo; grupo de texana: nidos unicelulares, oviposición en la celdilla vacía, excavación de túneles accesorios, nivelación del montículo, comportamiento de desecho de presas en algunas especies; grupo de pruinosa: nidos profundos, de estructura compleja, oviposición en la celdilla vacía, pero el huevo no es adherido al sustrato, desecho de presas de diferentes modos.

Si se consideran las diferencias etológicas entre estos grupos de especies, en principio se destaca el contraste que existe con la uniformidad que presenta cada género estudiado aquí, que por otra parte también se da en los géneros exclusivamente neárticos. Según los propios autores del trabajo, por ejemplo el grupo de bulifragei tiene mas caracteres en común con otros géneros de Bembicini que con cualquier otro grupo de especies de Bembix, sugiriendo esto que con fundamento sea considerado el mas primitivo del género. Este diferente grado de especialización es lo que imposibilita manejar al género como una unidad aceptable. En estudios filogenéticos, por ejemplo, Bohart y Menke (1976), en su dendrograma sobre Bembicini, colocan a Bembix según un índice tomado sobre la base de su especie tipo, rostrata; sin embargo, si bien se aseguran que ante una posible división del género esa posición no varíe en el dendrograma, por estar basada sobre su especie tipo, parece mas bien una solución de compromiso, que no refleja la complejidad del problema, ya que probablemente haya grupos de especies mas primitivos y mas especializados que lo que indica esa posición en el dendrograma. Por otra parte los estudios etológicos comparativos pueden realizarse mas apropiadamente si se consideran los grupos de especies; por ejemplo se puede decir que por el tipo de suelo que utilizan, el género Hemidula resulta un viacriante ecológico del grupo de cinerea, o bien que el género Stictia presenta un comportamiento mas especializado que el grupo de americana, pero menos que el de texana. Este tipo de ejemplos se utilizarán a menudo en los capítulos finales, como una prueba mas de su utilidad.

Basados en esta diversidad, Evans y Matthews (1968) han postulado que el género Bembix podría haberse originado en el extremo sur de América del Norte, y que el hemisferio oriental fue presumiblemente poblado desde allí por uno o dos stocks, los cuales no habrían sufrido gran radiación adaptativa, teniendo en cuenta la uniformidad morfológica y etológica que presentan.

Precisamente de la etología de las especies del viejo mundo se sabe mucho de dos especies (rostrata y niponica) y poco del resto; esto es así porque Nielsen (1945) ha publicado sobre B. rostrata uno de los informes mas completos sobre el comportamiento de un Bembicini, y otros autores europeos aun siguen publicando sobre ella (Chmurzynski, 1977; Schone y Tengo, 1981); Tsuneki (1956) ha hecho lo propio con B. niponica. Estos dos trabajos no serán comentados aquí, ya que profundizan en el análisis de los patrones de comportamiento hasta un nivel de detalle que no poseemos para ninguna especie neotropical, por lo que cualquier estudio comparativo resultaría imposible; sin embargo algunos datos provenientes de ellos serán utilizados en las secciones finales, no siendo necesario enumerarlos en esta sección. El mismo procedimiento utilizaré con la descripción de las larvas hecha por Evans y Lin (1956), describiendo algunos caracteres cuando sean necesarios en el estudio comparativo final.

Las especies australianas de Bembix han sido bien estudiadas por Evans y Mat-

thews (1973), quienes las han dividido también en grupos de especies, basados en caracteres morfológicos y etológicos. No me fue posible consultar este trabajo; sin embargo un comentario no dejaría de ser una referencia, ya que, como fuera dicho anteriormente, un estudio comparativo completo sobre el género Bembix excedería los alcances de esta tesis, y daría lugar a una monografía por si solo, la que podría ser hecha con mas posibilidades por investigadores de otras regiones.

Otras revisiones sobre las especies neárticas del género Bembix, son las de Evans (1957,1966) las cuales proporcionaron los datos con que luego Evans y Matthews (1968) distinguieron los grupos de especies citados mas arriba.

X- EL GENERO TRICHOSTICTIA PARKER

El género Trichostictia es exclusivamente neotropical e incluye 3 especies, T. guttata, T. vulpina y T. brunneri, las dos primeras representadas en la Argentina y la tercera en el Perú. Nada se sabía hasta ahora de la biología de ellas, de allí la importancia de este estudio. Las observaciones presentadas aquí fueron agrupadas por mi en dos trabajos, Genise (1982) y en prensa.

TRICHOSTICTIA GUTTATA (TASCHENBERG)(1) Notas Generales

Las observaciones fueron realizadas en el Parque Nacional El Palmar, provincia de Entre Ríos, en marzo de 1981. La nidificación se realizaba en suelo de arena pura; la agrupación era relativamente densa (alrededor de 1 individuo por m<sup>2</sup>) y en la porción del arenal expuesta al sol fueron observados nidificando también un individuo de Stictia arcuata, 2 de Bicyrtes variegata y uno de B. discisa; mas lejos, donde la arena estaba cubierta por gramíneas, también se observaron 2 individuos de Selman notatus, todas especies de Bembicini.

Los machos también se encuentran en el área de nidificación; fueron observados sobrevolando el área y reposando cada uno en un lugar distinto, al que volvían repetidas veces; en una ocasión uno de ellos persiguió a una hembra que estaba cavando el nido, y la tomó del tórax con las patas, pero ésta curvó el abdomen alejándose del macho, de manera que no le permitió copular; en otra ocasión aparentemente tuvo lugar la cópula.

Las hembras no pasan la noche en los nidos, y es probable que lo hagan en la vegetación cercana.

(2) Influencia de los factores meteorológicos sobre la actividad

En enero y febrero cuando, las otras especies de Bembicini se hallaban en plena actividad en esta zona, Trichostictia guttata no fue encontrada, ni siquiera en números bajos, en el mismo lugar en que luego fue estudiada, lo que confirma que su época de aparición en el año es marzo, y la actividad quizás se extienda hasta abril. En noviembre, o diciembre, cuando las condiciones podrían ser parecidas, los arenales junto a los arroyos, donde fue hallada, frecuentemente se inundan debido a la crecida anual del río Uruguay, lo que impediría la aparición de estas avispas; sin embargo en años secos, cuando esto no sucede, las avispas tampoco aparecen.

La preferencia por temperaturas bajas no solo se manifiesta a través de la é-

poca de aparición, sino también por los lugares que escoge para nidificar, y las horas del día en que lo hace: junto a los arroyos del Parque, en verano, quedan arenales al bajar las aguas, y en las zonas más elevadas de estos, que probablemente se encuentren más tiempo fuera del agua, cuando estos se inundan, crecen arbustos de 3-4 m de altura (fig 60), principalmente Mirtáceas, que provocan un ambiente sombrío y relativamente fresco bajo sus ramas; en este lugar, en la arena que queda libre entre la hojarasca, nidifica Trichostictia guttata (fig 61). Sin embargo, a pesar de la sombra provocada por los arbustos, la temperatura se eleva allí bastante por encima de los 30°C a principios de marzo, pero esta avispa desarrolla tareas de nidificación casi exclusivamente entre las 8:30 y las 11:00 hs de la mañana y entre las 16:30 y las 19:00 hs, cuando la temperatura se encuentra por debajo de este valor. Entre las 11:00 hs y las 16:30 hs todos los individuos de la agrupación desarrollan la misma actividad: sobrevuelan la zona de nidificación a baja altura, entre las ramas de los arbustos, se persiguen unos a otros, se detienen muchas veces sobre la entrada cubierta del nido para asearse, y revolotean en la copa de los arbustos en capas de aire más fresco, es decir, que la alta temperatura no las inmoviliza, pero no desarrollan su actividad normalmente mientras persiste.

Estos valores no son absolutos: los horarios son indicativos y se pueden modificar con las variaciones de la temperatura, y es probable que hacia fines de marzo o abril, al ser los días cada vez más frescos, el horario de actividad se extienda, desapareciendo la pausa del mediodía, en cuyo caso el ritmo diario de trabajo sería parecido al de la mayoría de los Bembicini. El valor de 30°C como umbral, por encima del cual desaparece la actividad de nidificación, también es variable; como no se trata de una temperatura que inmoviliza a la avispa, esta puede seguir trabajando si actúan sobre ella otros estímulos; por ejemplo, si comenzó la construcción de un nido poco tiempo antes de que la temperatura llegara a este valor, la continúa hasta terminar el nido, aunque la temperatura ascienda por encima de él; este caso se dio el 9/III: un individuo comenzó a cavar el nido a las 11:00 hs con 29°C, y a pesar de que unos minutos más tarde la temperatura ya había superado los 30°C, siguió haciéndolo hasta las 12:35 hs, en que había 33°C; las demás avispas de la agrupación habían interrumpido sus tareas de nidificación alrededor de las 11:15 hs, con 30°C.

El umbral de 30°C, entonces, actuaría suspendiendo la actividad de la misma manera que el descanso nocturno: no interrumpe una actividad ya empezada, como por ejemplo la construcción o el cierre del nido, sino que posterga el comienzo de la actividad siguiente.

### (3) Construcción del nido

Demora entre 90 y 110 minutos en terminar el nido; la forma de cavar es la tí-

pica de los *Bembicini*, echando arena hacia atrás con las patas delanteras mientras eleva el abdomen (fig 62); además puede utilizar las mandíbulas para desmoronar algo de arena. La excavación se alterna con cortos vuelos, y en algunas ocasiones se observó que la avispa cubrió la entrada del nido a medio construir mientras realizaba uno de esos vuelos. Mientras cava sale retrocediendo del nido hasta el extremo opuesto del montículo que se forma con la arena removida; allí comienza a arrojar arena hacia atrás mientras avanza hacia la entrada, haciendo disminuir la altura del montículo, hasta que nuevamente vuelve a echar arena encima al salir la vez siguiente del nido. Es típico en esta especie, mientras cava, detenerse unos segundos frente a la entrada del nido y mover la cabeza hacia ambos lados apenas unos grados y en forma rápida; estos movimientos, de escaso recorrido, podrían servir para la orientación de la avispa.

Cuando la excavación ha concluido, la avispa sale caminando hacia adelante y arroja arena hacia atrás hasta cubrir la entrada; utiliza el abdomen para apisonar la arena con que tapa la boca del túnel, y también suele seguir echando arena sobre la entrada desde varias direcciones.

#### (4) Estructura del nido

Los nidos estudiados eran unicelulares, compuestos de un túnel de 7 mm de diámetro y 30 cm de largo, recto o con algunas curvas, probablemente provocadas por la abundante cantidad de raíces que obstaculizan la excavación; la inclinación es de 45° respecto de la superficie del suelo y termina en una celdilla ovoide, de 4 cm de largo y 2 de ancho máximo, entre 15 y 18 cm de profundidad. La figura 65 muestra una foto del molde de acrílico del nido.

#### (5) Aprovisionamiento y oviposición

Las presas eran especies de Diptera de las familias Syrphidae (*Eristalis* sp.), Tabanidae y Bombylidae. El aprovisionamiento es progresivo y el transporte de la presa mesopedal; la presa es llevada con la cabeza hacia adelante y el vientre hacia arriba. Al llegar al nido con la presa (fig 64), descubre la entrada con el primer par de patas, y luego, al salir, vuelve a cubrirla; el aspecto que presenta el nido durante el aprovisionamiento no es muy particular: se observa un montículo apenas elevado por encima de la entrada, aunque muchas veces resalta bastante debido a que la actividad de la avispa deja al descubierto la arena en una pequeña porción de terreno alrededor de la entrada, donde desaparece la hojarasca que cubre el resto del lugar (fig 63).

El huevo es depositado en la primera presa, aunque no fue posible ubicar el lugar de ella donde es depositado, ya que se desprendió al descubrir el nido. Al depositar la primera presa en el nido y luego de oviponer sobre ella, además de

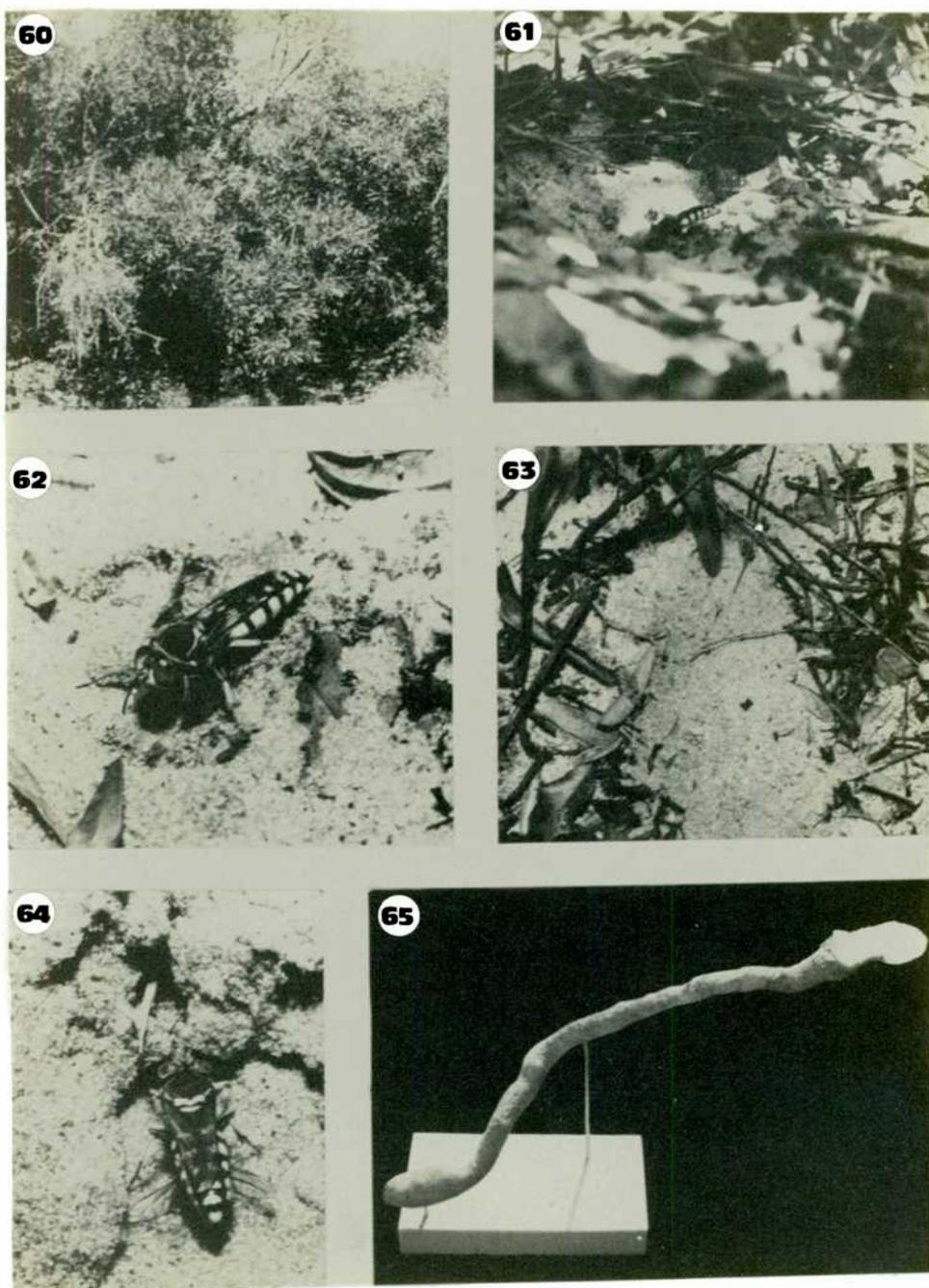


Fig 60, lugar de nidificación de Trichostictia guttata; fig 61, T. guttata trabajando debajo de los arbustos entre la hojarasca; fig 62, T. guttata cavando; fig 63, aspecto del nido durante el aprovisionamiento, se destaca un montículo de arena desprovisto de hojarasca; fig 64, entrando al nido con una presa; fig 65, molde de acrílico del nido, longitud del túnel: 30 cm.

cerrar externamente el nido, la avispa también lo cierra internamente con un tapón de arena en el túnel, cerca de la celdilla, lo que repite al traer cada presa, aunque quizás sea omitido cuando el aprovisionamiento es mas activo.

#### (6) Cierre definitivo del nido

Demora 50 minutos en cerrar definitivamente el nido. Para hacerlo repite los movimientos que realiza cuando lo hace en forma temporal, pero llena todo el túnel, y cada vez que entra lo hace hacia atrás y apisona la arena con el extremo del abdomen. Luego de llenar todo el túnel arroja arena sobre la entrada desde todas direcciones, y también arrastra, tomándolas con las mandíbulas, hojas secas que deposita en los lugares que han quedado desprovistos de ellas por la actividad desarrollada durante la nidificación.

#### (7) Capullo

Ovoide, de textura arenosa, de 27 mm de largo y 12 mm de diámetro mayor; allí se encuentran 6 poros.

#### (8) Descripción de la larva

Cuerpo: largo, 24 mm; ancho máximo, 9 mm. Forma del cuerpo como en la figura 66. Superficie dorsal convexa. Cada segmento dividido dorsalmente en tres secciones bien marcadas, la del medio es elevada, sobresaliendo por encima de los otros dos. Lóbulos pleurales pronunciados, alargados, delimitados dorsalmente por una línea bien marcada que recorre todo el cuerpo por debajo de los espiráculos (figs 66 y 67). Tegumento liso y sin pelos. Peitremas espiraculares aproximadamente de igual tamaño.

Cabeza: largo, 3,2 mm; ancho máximo, 2,8 mm. Sutura coronal corta (0,4 mm). Bandas parietales indicadas por dos pequeñas líneas oblicuas poco pigmentadas. Frente con un par de manchas pigmentadas triangulares entre las órbitas antenales. Un par de grupos de manchas en el clipeo. Varios puntos fuertemente pigmentados sobre las mandíbulas, hasta el costado de la antena (fig 68). Con 100x, se ven algunas puntuaciones y pelos muy cortos esparcidos, principalmente en el vért x.

Labro: margen anterior con una leve depresión. Superficie con puntuaciones, la mayoría de las cuales da origen a pelos largos. Margen apical con algunos sensilios en forma de barril y dos grupos de pelos dirigidos hacia el centro (fig 69 der.).

Epifaringe: similar a la de Selman notatus (fig 31), excepto por la menor cantidad de poros (5) en las áreas sensoriales y la mayor cantidad de sensilios en forma de barril (14) en la región apical y central (fig 69 izq.).

Hipofaringe: densamente pilosa.

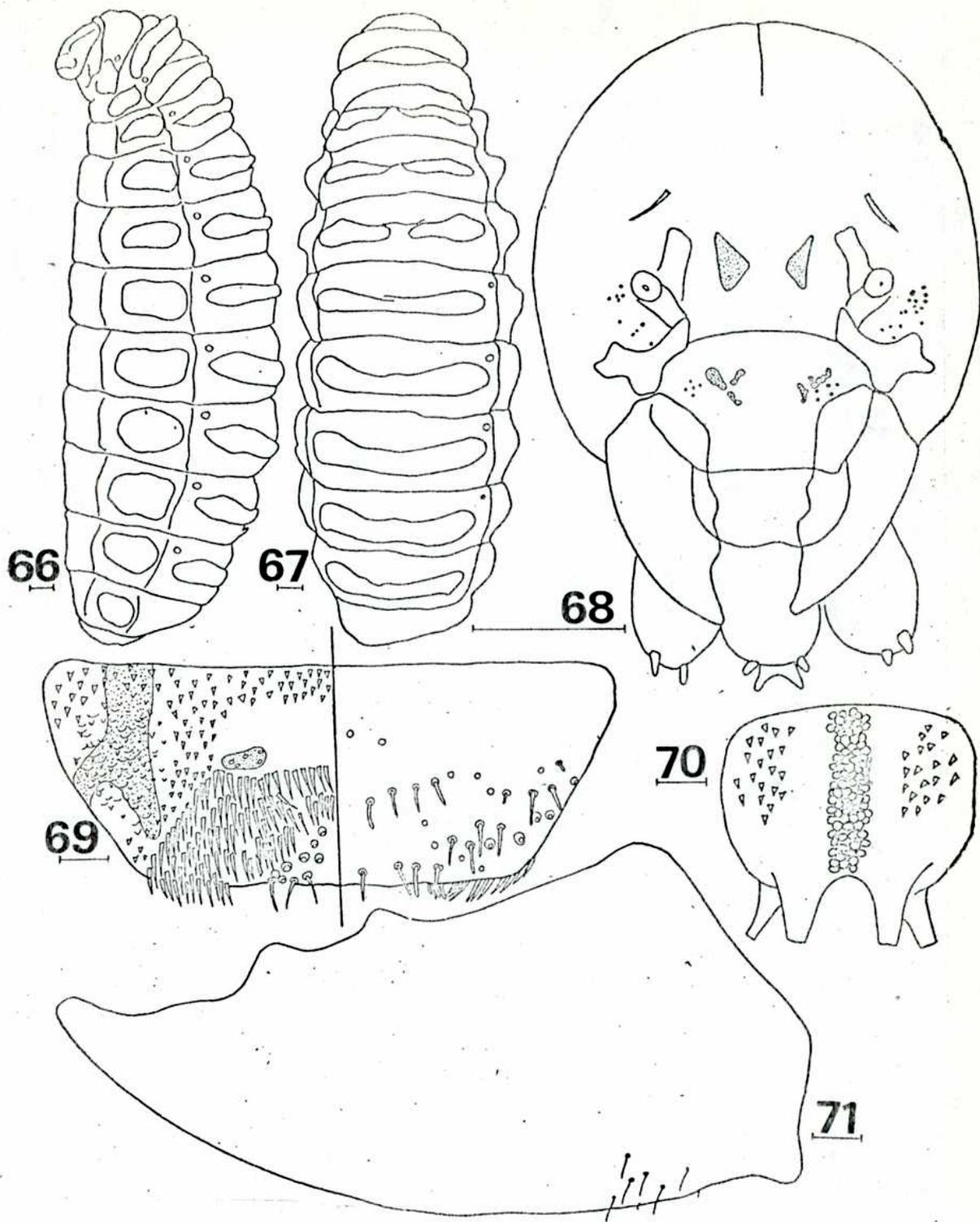


Fig 66, vista lateral de la larva; fig 67, vista dorsal de la misma larva; fig 68, cabeza; fig 69, a la derecha labro, a la izquierda epifaringe; fig 70, labio; fig 71, mandíbula. Todas las figuras corresponden a Trichostictia guttata. Escala figuras 66, 67 y 68, 1 mm; restantes, 0,1 mm.

Maxilas: región posterior con algunos pelos. Región oral como en Editha integra (fig 44) y Selman notatus.

Labio: región posterior con algunos pelos. Superficie oral con una franja central papilosa y algunas espínulas laterales (fig 70).

Mandíbulas: margen interior con dos dientes extraapicales de punta roma, una pequeña elevación después del diente apical, esbozando un cuarto diente. Margen exterior con algunos pelos cerca de la base (fig 71).

Material estudiado: un ejemplar coleccionado por mi en el Parque Nacional El Palmar en la provincia de Entre Ríos, en marzo de 1981.

### TRICHOSTICTIA VULPINA (HANDLIRSCH)

#### (1) Notas generales

Las observaciones fueron realizadas en la provincia de Córdoba, sobre la ruta provincial 66, a 40 Km de la localidad de Jesús María, a 1540 metros de altitud, sobre la Sierra Chica; allí hay una excavación sobre la ladera del monte (fig 72) practicada para obtener piedra para construcción, pero actualmente abandonada; presentaba una acumulación de arena y piedra pulverizada contra uno de sus bordes, que las avispas utilizaban para nidificar.

La agrupación fue estudiada entre el 17 y el 27 de febrero de 1982 y había sido vista en febrero de 1980, por lo que por lo menos lleva ocupando ese lugar tres años, lo que ejemplifica la persistencia año tras año de las agrupaciones en un mismo sitio. El terreno apto para la nidificación ocupaba una superficie de 15 X 15 m, y en él se encontraban los nidos agrupados irregularmente, habiendo sectores con 3 o 4 nidos separados por escasos centímetros, y otros sectores entre estos, sin nidos. No se encontraba ninguna otra especie de Bembicini compartiendo el lugar y tampoco fueron observados machos de T. vulpina. Las hembras no pasan la noche en los nidos.

La actividad de la agrupación comenzaba cuando la temperatura llegaba a 22°C, bastante tarde, a las 10:00 hs, debido a que las paredes altas de la excavación, por su orientación, impedían hasta esa hora la radiación solar directa. También los frecuentes vientos refrescaban el ambiente. No fueron registradas temperaturas de más de 29°C en los días de observación, temperatura a la cual la actividad era normal.

Otro hecho interesante de destacar es el sincronismo que existe entre los individuos de la agrupación: el 17/II todas las avispas observadas traían presas al nido, y todos los nidos registrados contenían larvas bastante desarrolladas; el 27/II todas las avispas comenzaban a cavar nuevos nidos, o bien acababan de oviponer. Este sincronismo fue observado también en agrupaciones de otras especies de Bembicini estudiadas aquí, y revela que las actividades de las avispas se encuen-

tran controladas por factores poco modificables por variantes individuales.

## (2) Construcción del nido

La elección del lugar para construir el nido duraba mucho tiempo, debido a las características del terreno: la piedra finamente pulverizada del lugar estaba mezclada con piedras de diferentes tamaños, desde pequeñas hasta muy grandes, por lo que era muy frecuente que después de cavar varios centímetros la avispa chocara contra una piedra que le impidiera seguir; en este caso, al salir del túnel, lo cubría bastante prolijamente y comenzaba la construcción de otro a cierta distancia del anterior. La excavación la realiza con el primer par de patas; también con este par de patas dispersa la arena removida, que se va acumulando en forma de franja; es frecuente que se encuentre con pequeñas piedras, las cuales toma con las mandíbulas y arrastra caminando hacia atrás hasta cierta distancia de la excavación.

## (3) Estructura del nido

Los nidos estudiados constaban de un túnel de 10-12 cm de largo y 7 mm de ancho, formando un ángulo de 45° con la horizontal, terminado en una celdilla ovoide de 2,5 cm de largo y 1 cm de ancho máximo, horizontal o algo inclinada con el fondo hacia abajo, ubicada a 5-7 cm de profundidad. La figura 73 muestra una foto del molde de acrílico del nido. A veces la celdilla se encontraba entre piedras, y en muchas ocasiones junto a una piedra grande en un lugar en que la avispa no hubiera podido seguir cavando; quizás la estructura de los nidos sea modificable por el terreno.

## (4) Aprovisionamiento y oviposición

El huevo es depositado en la metapleura de la primera presa (fig 74), la cual es ubicada, como las demás, con la región ventral hacia arriba y la cabeza hacia el fondo de la celdilla. Después de la oviposición la avispa construye un tapón interno en el túnel, cerca de la celdilla, señalado con una flecha en la figura 74, y otro tapón en la entrada, que mantiene durante el aprovisionamiento. El transporte de la presa es mesopedal, y la avispa, al llegar al nido, se introduce cavando con el primer par de patas, sin soltar la presa; en una ocasión la presa quedó atascada en la entrada y la avispa siguió sola hasta la celdilla, giró, salió nuevamente, tomó la presa con las mandíbulas y la introdujo retrocediendo; este comportamiento accidental fue descrito en esta tesis, también para otras especies en otras secciones.

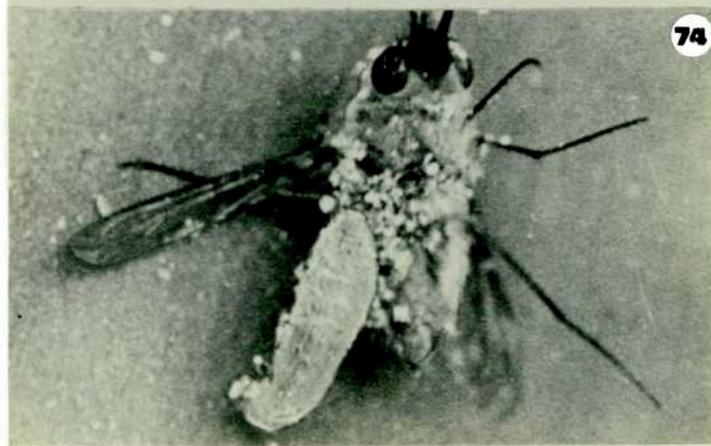
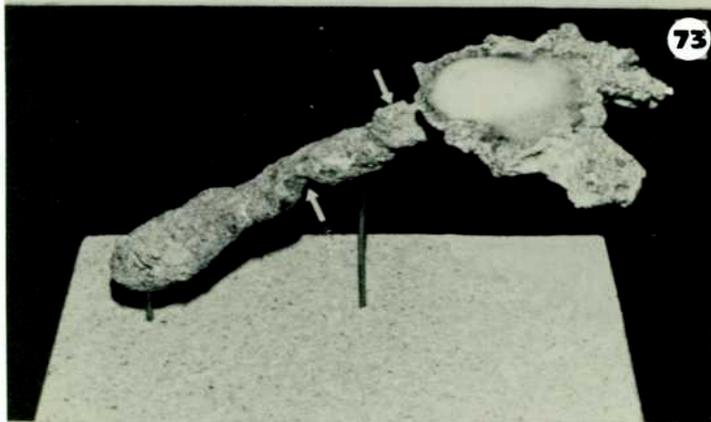


Fig 72, lugar de nidificación de T. vulpina; fig 73, molde de acrílico del nido, las flechas indican los tapones interno y externo respectivamente; fig 74, huevo ubicado en <sup>la</sup> primera presa.

Las principales presas observadas en 1982 eran Ecmbylidae (Diptera); especies de esta familia también eran frecuentemente utilizadas por T. guttata, lo que quizás responda a ciertas características ecológicas; en 1980 los nidos observados contenían Syrphidae del género Volucella.

#### (5) Descripción del capullo

Ovoide, de textura arenosa, de 26 mm de largo y 10 mm de ancho máximo, con 5 poros no muy visibles externamente, ubicados en la parte más ancha del capullo.

#### (6) Descripción de la larva

La larva de Trichostictia guttata fue descrita en la sección anterior, por lo que en esta descripción sólo se destacarán los caracteres de T. vulpina que la diferencian de aquella especie. Cuerpo: las secciones dorsales de cada segmento no se encuentran bien marcadas; cabeza: puntuación esparcida en toda la superficie, no siendo la que se encuentra por sobre las mandíbulas especialmente pigmentada; labro: margen apical con una hendidura central bien marcada, y sensilios en forma de barril a lo largo de todo su borde; epifaringe: 9 poros en cada área sensorial, estas pigmentadas, los sensilios en forma de barril del área apical central son 14 y se encuentran en fila, bordeando la zona pilosa, igual que en Rubrica nasuta. Esta fila se continúa con la del borde del labro, como si en realidad una parte de él se proyectara sobre la epifaringe. Las mandíbulas presentan una interesante anomalía: la izquierda es idéntica a la de T. guttata, pero sin pelos en su base y con dientes de puntas más agudas, mientras que la de la derecha posee un tercer diente extraapical ubicado junto al apical, donde en la otra mandíbula hay apenas una elevación. La presencia de esta variante tiene importancia considerando que son pocas las larvas descritas, y recién se hallan en discusión los caracteres más apropiados para diferenciar géneros y especies.

En resumen, las diferencias más significativas entre ambas especies son la distribución y cantidad de sensilios en forma de barril en el labro y la epifaringe, y la cantidad de poros en las áreas sensoriales.

XI- EL GENERO ZYZZYX PATE

El género Zyzyx incluye una única especie, Z. chilensis, que habita en el extremo sur de América del Sur, en Chile y la Argentina. Janvier (1925,1928) fue el único que describió su comportamiento, pero posteriormente Evans (1966) puso en duda muchas de sus observaciones, quedando abierto el interrogante hasta ahora. En esta sección trato de aclarar estas dudas y agrego observaciones sobre aspectos no descritos del comportamiento, como la cópula.

(1) Notas Generales

Las observaciones fueron realizadas en Carapacho, departamento de Malargüe, provincia de Mendoza, entre el 7 y el 13 de enero de 1982.

En esta época del año, tal como fuera mencionado en la sección correspondiente a Hemidula, parece empezar la nidificación de las especies de Bembicini en esta zona, y esto explicaría el comportamiento de la agrupación de Zyzyx chilensis, en estudio durante 7 días: todos los individuos ocupaban el día en visitar las plantas de Chuquiraga sp. (Compositae) para alimentarse en sus flores, utilizarlas como refugio o descanso, o copular allí; en todos estos días un solo individuo fue visto realizar alguna actividad relacionada con la nidificación.

Tanto los machos como las hembras aparecían en una porción de monte ocupada por estas plantas en flor, cerca de los caceríos (fig 16), muy temprano de mañana, con temperaturas muy bajas para un Bembicini y en general para cualquier Sphecidae. La más baja registrada fue 13°C, con cielo totalmente cubierto, a las 8:00 hs; sin embargo a veces aparecían mucho mas temprano aún, a las 6:50 hs, con 14°C y sol, por lo que en general podría decirse que el umbral de actividad para esta especie se ubica entre 13°C y 14°C, siendo el mas bajo registrado hasta ahora para alguna especie de Sphecidae, lo que será tratado en la sección correspondiente a influencia de factores meteorológicos sobre la actividad. Las condiciones meteorológicas de la zona eran muy cambiantes, incluso durante un mismo día, por lo que rara vez se dio la oportunidad de que el cielo se mantuviera despejado y sin viento todo un día; sin embargo, cuando así sucedió, fue posible comprobar que alrededor de las 11:00 hs, cuando la temperatura había ascendido a 30°C, la cantidad de avispa era notablemente menor en las flores, y esta situación se mantenía durante las horas de mas calor, hasta que alrededor de las 16:00 hs, cuando la temperatura llegaba a 29°C, volvían a aparecer en mayor cantidad, hasta que las últimas dejaban de volar a las 20:30 hs, con luz muy débil.

Las actividades observadas en los primeros días eran exclusivamente las siguientes: los machos y las hembras se alimentaban en las flores de Chuquiraga sp., volando de una a otra, lo que hacía imposible seguirlos; copulaban, lo que se describe mas adelante en sección aparte, y también reposaban entre las ramas, o directamen-

te tomadas de una flor. Si bien, como fuera descrito por Janvier (1925), los individuos de esta especie se agrupan para dormir, formando aglomeraciones de machos y hembras que cuelgan de las ramas de los árboles, algunos individuos aislados podían ser vistos en momentos de mal tiempo, totalmente inmóviles, en alguna rama; por ejemplo el 7/I a las 17:00 hs con cielo cubierto, 22°C en un lugar reparado, pero con viento sur intenso, varios individuos fueron vistos inmóviles en diferentes ramas, en una actitud muy diferente del descanso normal. Otra actividad registrada en estos días era la de revolotear cerca de la copa de un tamarisco (Tamarix gallica), único arbolito en varios kilómetros, y también a mi alrededor, en una actitud similar a la de la cacería, aunque nunca fue vista una hembra transportando una presa.

A medida que fueron transcurriendo los días, se fue notando un cambio de actitud en las horas de actividad; las hembras volaban cada vez más cerca del suelo, y ya en los últimos días, periódicamente algunas hembras se posaban por un instante sobre la arena, pellizcándola con las mandíbulas, como si probaran el terreno para elegir el lugar de nidificación.

En todos estos días fue observada una única hembra comenzando a construir un nido, y de ella fueron obtenidos los datos presentados más abajo.

Fueron recorridos varios kilómetros de monte para descartar la posibilidad de que estas avispas estuvieran construyendo sus nidos en otro lugar, pero a medida que me alejaba de esta zona las avispas desaparecían, lo que era lógico suponer si se tiene en cuenta que la única fuente de presas del lugar la proporcionaban los tábanos y otros dípteros atraídos por animales domésticos, cerca de los case-ríos.

Todas estas evidencias indican que las actividades descritas son las correspondientes al período comprendido entre la emergencia de los adultos y el comienzo de la nidificación.

## (2) Cópula

En varias ocasiones fueron observadas parejas volando entre diferentes plantas, pero solo en una ocasión pude observar detalladamente el comportamiento de cópula en una pareja, que permaneció posada durante 10 minutos sobre una rama de Chucuiraga sp.

La actitud de la hembra fue siempre pasiva, manteniéndose casi totalmente inmóvil mientras duró la cópula. El macho mostró en este lapso dos posiciones diferentes alternadamente: la primera (fig 75) era también una actitud aparentemente pasiva: con sus patas intermedias tomaba a la hembra de las mesopleuras y mantenía estiradas y alejadas del cuerpo sus patas anteriores y posteriores, pareciendo que se encontraban en tensión, solo levemente flexionadas en la articulación femorotibial; las antenas se encontraban bien erectas dirigidas hacia arriba, y las alas

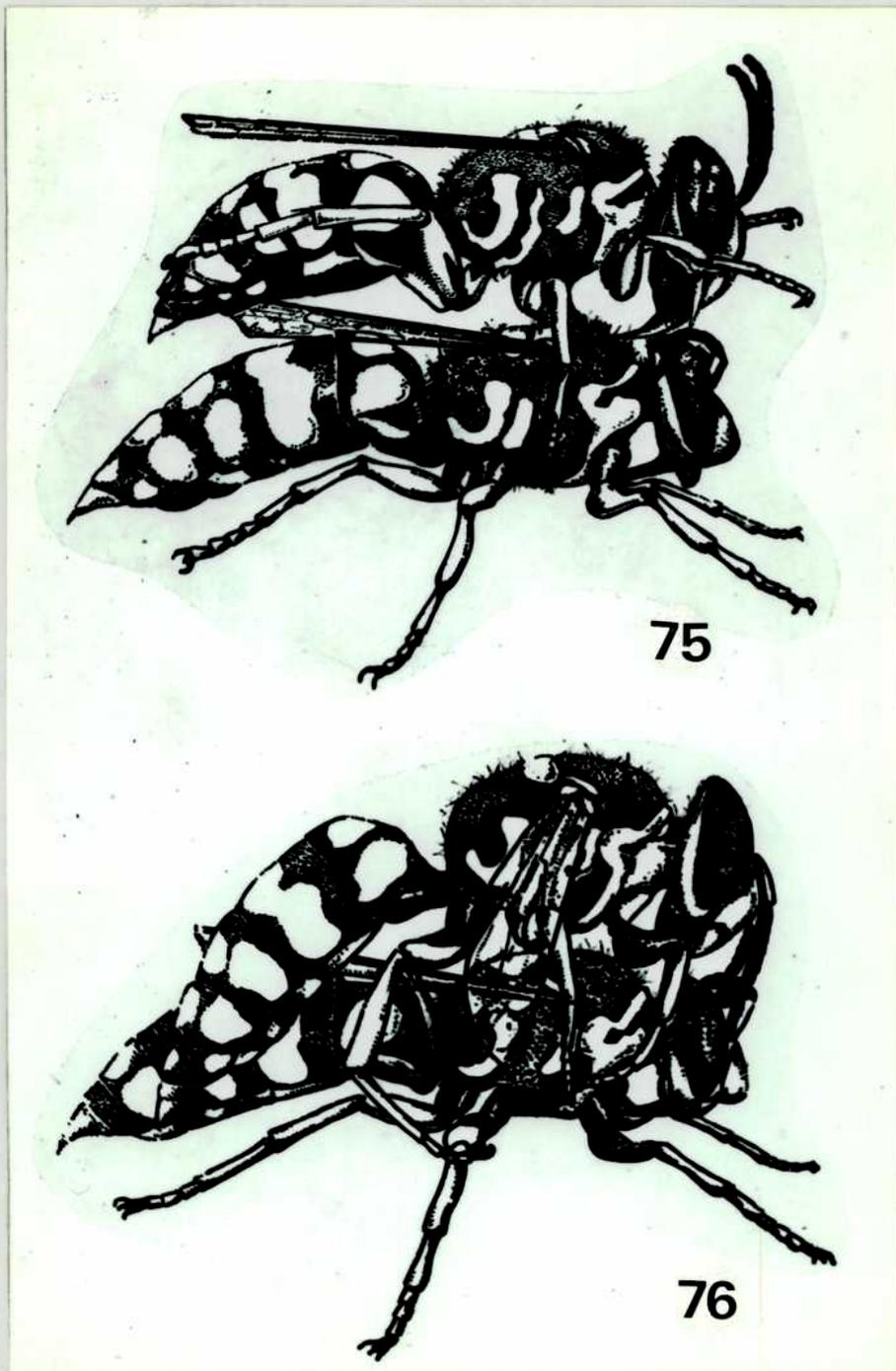


Fig 75, fase de inmovilidad de la cópula de Z. chilensis; fig 76, fase de excitación.

y el abdomen inmóviles, en posición de reposo. En la segunda posición (fig 76) el macho pasaba a una actividad general muy intensa: manteniéndose tomado de la hembra con el segundo par de patas, bajaba los otros dos pares agitándolos y rodando el cuerpo de la hembra, aunque sin llegar a usarlos como sostén; también las antenas descendían y vibraban sobre la frente de la hembra, las alas eran agitadas intensamente, y el abdomen bajaba alternadamente a uno y otro lado del de la hembra, como tratando de establecer contacto entre los genitales. Tal contacto no parece haber ocurrido durante la observación, y una fuerte ráfaga de viento hizo que la pareja se separara.

### (3) Construcción del nido

Fue observada una sola hembra construyendo el nido; la observación comenzó cuando el nido ya estaba a medio construir y se prolongó desde las 17:00 hs hasta las 17:30 hs, cuando la hembra terminó de cavar, y cubrió el nido externamente, echando algo de arena sobre la entrada.

El nido estaba ubicado en el monte, sobre el costado del montículo de arena que se acumula alrededor de la base de los arbustos, y que se encuentra más protegido de la acción del viento (fig 77); esta ventaja hace suponer que a pesar de ser un solo nido el observado, esta sea una característica general en una zona ventosa. Es interesante destacar que Trichostictia guttata también construye sus nidos al pie de los arbustos, pero en este caso la función de este comportamiento es la de protegerse de las altas temperaturas, representando un posible caso de homología de un patrón comportamental entre dos especies cercanamente emparentadas.

La excavación se realizaba con las patas delanteras, y la arena removida se acumulaba en una franja de 20 cm de largo, que la avispa recorría periódicamente caminando de ida y de vuelta, arrojando arena hacia atrás con las patas delanteras a la vez que las restantes patas se mantenían casi inmóviles, en una forma similar a la descrita para Bembix citripes.

La afirmación de Janvier (1928) de que Zyzyx chilensis demora una semana en construir el nido, puesta en duda por Evans (1966), no pudo ser aclarada debido a que mi observación comenzó tarde; sin embargo parece inverosímil que sea así, no solamente porque sería un caso único en los Bembicini, sino por los siguientes indicios: la velocidad y forma de excavar observados en el ejemplar mencionado eran similares a las de otras especies de Bembicini y la estructura del nido también, por lo que no se justificaría semejante demora, no existiendo ninguna evidencia de un comportamiento particular; si la actividad de nidificación aún no había comenzado para el resto de la agrupación, se puede suponer que este individuo, obedeciendo a una simple variación individual podría haberse adelantado en uno o dos días a lo sumo, pero no en una semana; teniendo en cuenta que el nido fue ter-

minado de construir en el momento de la observación, es mas probable que haya sido comenzado unos minutos antes y no que la observación fuera hecha precisamente en el último día de una semana de construcción. Otras observaciones de Janvier (1928) para esta especie, algunas puestas en duda por Evans (1966), también resultaron erróneas, como se verá mas abajo.

#### (4) Estructura del nido

El nido constaba de un túnel de 21 cm de largo y 7 mm de ancho, terminado en una celdilla ovoide de 3 cm de largo y 1,5 cm de ancho máximo (fig 79). Estaba construido sobre un terreno con pendiente de 35°, y la inclinación del túnel con respecto a esta superficie era a su vez de 35°, por lo que la celdilla, que era horizontal, se encontraba a 17 cm de profundidad.

El nido presentaba una estructura particular llamada espolón (spur) por Evans (1966) indicado con una flecha en la foto del molde de acrílico del nido; es conocida también en algunas especies de Bembix. La función de esta estructura no se conoce muy bien y estaría relacionada con la obtención de arena para el cierre temporal interno; su presencia se da principalmente en nidos que contienen huevos o pequeñas larvas.

La observación de Janvier (1928) de que los nidos son multicelulares obviamente no puede ser refutada con estos datos; sin embargo también requeriría confirmación, ya que estos nidos se dan principalmente en especies primitivas de la tribu, mas específicamente en los grupos mas primitivos de especies del género Bembix, mientras que en el resto de los Bembicini los nidos son uni o bicelulares.

#### (5) Oviposición y eclosión del huevo

El nido terminado de construir el 10/I a las 17:30 hs, fue abierto para su estudio el 13/I a las 8:00 hs. En la celdilla había un díptero Muscoideo con un huevo adherido a la metapleura en posición erecta (fig 77); la presa se encontraba con el vientre hacia arriba y la cabeza hacia el fondo de la celdilla, la cual poseía un tapón en su entrada, en la última porción del túnel (fig 78).

Dos horas después de haber retirado el huevo de la celdilla nació la larva, lo que indica que aunque no fue observado el momento de la oviposición, desde la finalización del nido hasta la eclosión transcurrieron 64 horas 30 minutos.

Estas observaciones son totalmente diferentes a las de Janvier (1928), y confirman las dudas de Evans (1966) a la vez que plantean nuevas diferencias no sospechadas por este autor, según Janvier (1928) el huevo es depositado en la celdilla vacía. Como en este carácter tan importante no se han encontrado nunca variantes individuales, es verosímil que la observación de Janvier sea errónea. También es erro-

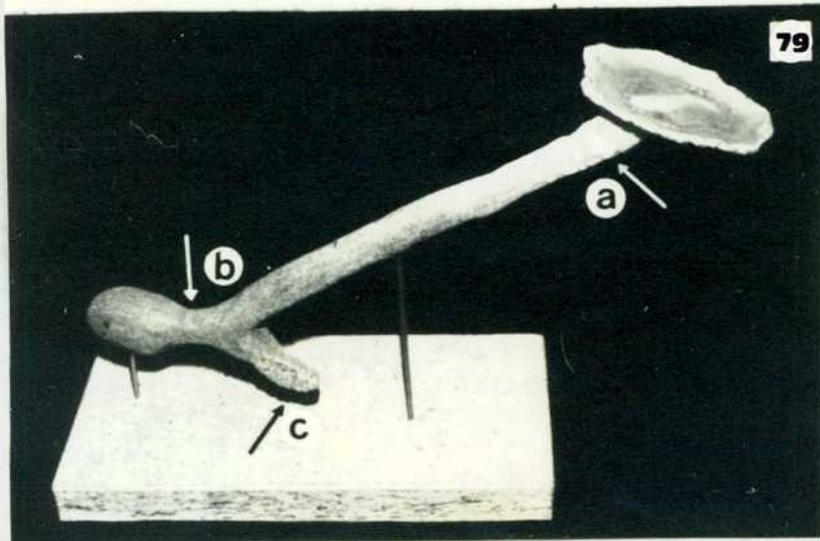
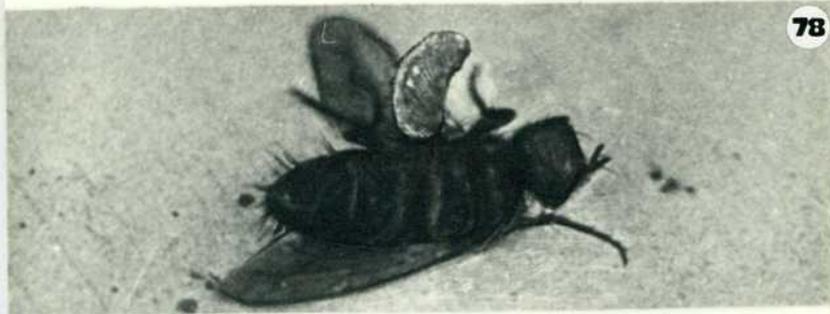


Fig 77, lugar de nidificación de *Z. chilensis*, se señala la ubicación del nido; fig 78, huevo ubicado en la primera presa; fig 79, molde de acrílico del nido mostrando la ubicación del tapón externo (a), el interno (b) y el espolón (c).

neo que el huevo demore una semana en eclosionar, ya que como se ha visto aquí, y es lo común en el resto de los Bembicini, demoró 3 días aproximadamente. La oviposición en la celdilla vacía es un rasgo muy especializado, que se da en unas pocas especies, y era de esperar que por las afinidades que presenta Z. chilensis con las especies de Trichotictia, se comportara de manera similar a ellas.

CONSIDERACIONES SOBRE LA ECOLOGIA DE LOS  
BEMBICINI

En este capítulo se analizarán algunos aspectos generales del comportamiento de las especies de Bembicini que guardan estrecha relación con su inserción en los ecosistemas; así, se analizarán la diferenciación de nichos ecológicos entre las especies, la influencia de los factores meteorológicos sobre la actividad y sobre la época de nidificación, y las características de las agrupaciones.

DIFERENCIACIÓN DE NICHOS ECOLÓGICOS EN BELBICINI

Para una mejor comprensión de este tema, creo conveniente dividir esta exposición en varias partes, referidas a diferentes áreas del país, donde ciertos géneros son más representativos; así, discutiré la diferenciación de nichos ecológicos de los Bembicini de la provincia de Entre Ríos, ya que allí habitan 13 especies pertenecientes a 7 géneros distintos, lo que brinda un excelente panorama para esta discusión; posteriormente me referiré en especial a la ecología de los géneros Zyzyx, Trichostictia y Hemidula, característicos del sur y oeste del país, y por último a las relaciones observadas entre las especies de Bicyrtes estudiadas en Otamendi (Buenos Aires) que brindan la posibilidad de estudiar la diferenciación de nichos ecológicos a nivel específico.

De las 34 especies de Bembicini citadas de la Argentina, 13 se encuentran representadas en la provincia de Entre Ríos: Bembix citripes, Bicyrtes tricolorata, B. variegata, B. discisa, Editha integra, Microbembex uruguayensis, M. ciliata, Rubrica gravida, R. nasuta, Stictia arcuata, S. flexuosa y Trichostictia guttata. (1) Esto hace de esta provincia uno de los lugares que presentan mayor diversidad de Bembicini, y uno de los más interesantes para estudiar la diferenciación de nichos ecológicos en esta tribu. Los estudios realizados muestran que el principio de exclusión competitiva se manifiesta en el espectro de especies que habita cada arenal; la lista de especies que habitaban en los distintos arenales del Parque Nacional El Palmar y su modificación con el tiempo, ilustran muy bien este concepto: el 5/II fueron halladas en el arenal A (fig 60) una agrupación densa de Bicyrtes variegata, una agrupación laxa de Stictia flexuosa y un ejemplar de Bembix citripes; en el arenal B: una agrupación densa de Bicyrtes variegata y ejemplares aislados de Stictia arcuata; en el arenal C: una agrupación densa de Selman notatus, ubicada en las zonas marginales de éste, ejemplares aislados de Stictia arcuata, y ejemplares también aislados de Bicyrtes variegata; en el arenal D: una agrupación densa de Selman notatus en los márgenes del arenal, 2 ejemplares de Bembix citripes, 1 ejemplar de Stictia arcuata y otro de Bicyrtes variegata; en el arenal E: una agrupación laxa de Selman notatus en las zonas marginales, y un ejemplar de Bembix citripes; y en el arenal F: ejemplares aislados de Stictia arcuata y 2 ejemplares de Microbembex uruguayensis. El 10/III la situación era diferente: en el arenal A fueron hallados 2 individuos de S. flexuosa, 2 de Bicyrtes variegata y 2 de B. discisa; en el arenal B: ejemplares aislados de Bicyrtes variegata; en el arenal C: 1 individuo de Stictia arcuata, una agrupación densa de Trichostictia guttata, 2 individuos de Bicyrtes discisa y 1 individuo de B. variegata; en el arenal D: 1 individuo de Bicyrtes variegata; en el arenal E: 1 individuo de Selman notatus en las zonas marginales, 1 individuo de B. variegata, 1 individuo de B. discisa y 1 individuo de Trichostictia guttata. Además habían sido hallados

(1) Selman notatus.

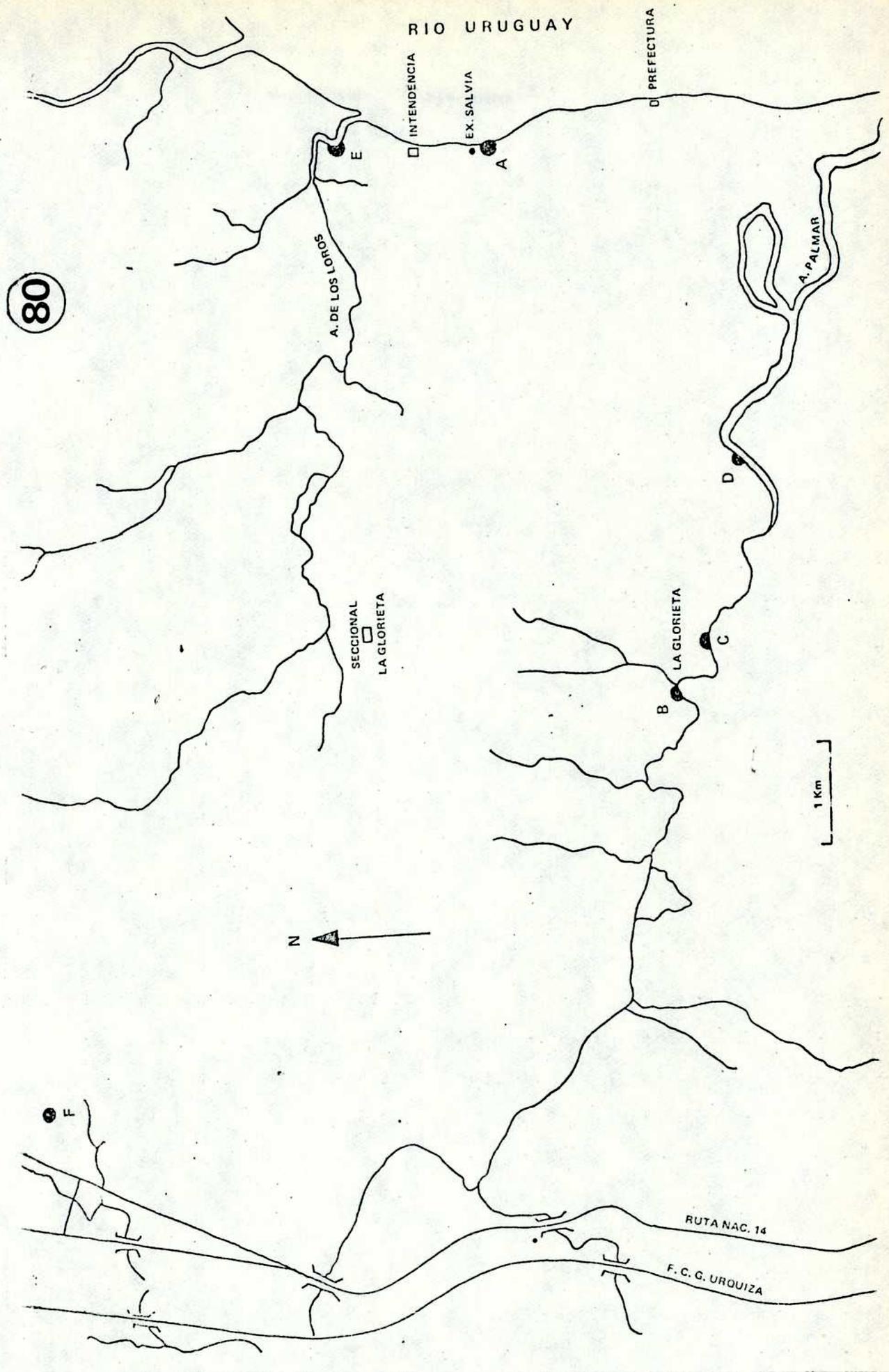


Fig 80.- Mapa del Parque Nacional El Palmar indicando la ubicación de los arenales estudiados.

a mediados de noviembre algunos individuos de Microbembex ciliata y de Bembix cistripes. De las 13 especies representadas en la provincia de Entre Ríos, 4 no son mencionadas aquí por los siguientes motivos: Editha integra, como fuera aclarado en la sección correspondiente no nidifica en arena pura sino en suelo arenoso con algo de vegetación, y de todos modos no entraría en competencia por sus presas con ninguna de las especies nombradas, ya que es la única que caza lepidópteros adultos; Rubrica nasuta y R. gravida nidifican en terreno compacto, pero esta última no fue posible hallarla, y parece bastante rara en esta área, probablemente desplazada por R. nasuta que es muy abundante; y por último Bicyrtes tricolorata, que no fue hallada y también es considerada una especie rara en esta área. Las 9 especies encontradas en los arenales ocupan diferente nicho ecológico, o bien no se encuentran en el mismo arenal: las especies de Bicyrtes serán tratadas en particular mas adelante, pero por ser cazadoras de Hemiptera pueden compartir el arenal con cualquiera otra especie de Bembicini que cace dípteros, es así que muchos arenales, como el A y el B en febrero, se ven dominados por una especie de Bicyrtes y por otro Bembicini cazador de dípteros. B. discisa no aparece en esta zona hasta marzo, cuando ya casi no quedan ejemplares de B. variegata.

Entre las especies cazadoras de dípteros, también se da un caso similar de desplazamiento en el tiempo, ya que Trichostictia guttata debido a su adaptación a temperaturas bajas como se discutirá mas adelante, aparece en marzo (arenal C), cuando van desapareciendo las otras cazadoras de dípteros.

El caso de Selman notatus es especial ya que presenta una clara adaptación a un tipo de suelo con vegetación que los demás Bembicini no utilizan y aun el aumento de la densidad de plantas puede causar la emigración de una agrupación hacia otro lugar: Evans (1966) dice que varios autores han citado cambios de lugar de las agrupaciones, principalmente por el crecimiento de pasto en el terreno desnudo donde nidificaban, y cita una agrupación de Stictia signata que observó nidificando en un pastizal denso, lo que atribuyó a la imposibilidad de trasladarse a otro lugar cuando toda el área fue sembrada artificialmente con césped. Este rechazo del resto de los Bembicini de los terrenos con vegetación densa, dejó vacante este tipo de suelo, que sólo Selman notatus logró ocupar, favorecido al no tener competencia. La utilización de terrenos con vegetación densa no parece ser obligatoria para esta especie, ya que también fueron observados individuos aislados nidificando en la arena desnuda, lindante con el lugar cubierto con Paspalum guaraniticum; también Evans y Matthews (1974) citan dos observaciones sobre S. notatus, en relación con una de las cuales describen el lugar de nidificación como "un campo arenoso extensamente cubierto con pasto y hierbas" mientras que para la otra no aclaran nada.

En un género de una sola especie, resulta difícil separar los caracteres propios del género de los de la especie; sin embargo la utilización de terreno con

vegetación para nidificar podría ser una característica del género Selman por varias causas: en primer lugar, estas innovaciones de comportamiento importantes suelen ser características de los diversos géneros, habiéndose adquirido antes de que sus especies se diferenciaron, y muchas veces la misma adquisición de este comportamiento es la que posibilita su diferenciación, al permitir la colonización de nuevos ambientes, antes imposible de realizar. Un ejemplo de esto lo representa el género Rubrica, justamente el más cercanamente emparentado con Selman por sus caracteres morfológicos de adultos y larvas, que también basa su éxito dentro del grupo por la elección de un tipo de suelo poco utilizado; los terrenos compactos. Rubrica nasuta, R. gravida y R. denticornis, las tres especies de este género estudiadas (el género tiene 4), cavan en terreno compacto, y las diferencias etológicas interespecíficas son mínimas, ocupando casi el mismo nicho ecológico, y probablemente excluyéndose mutuamente en los lugares de nidificación. Este caso es el típico en las Sphecidae y otras familias: diferencias intergenéricas notables e interespecíficas mínimas, debido a la adquisición de innovaciones de comportamiento antes de la diferenciación del género. Por lo tanto es esperable que si existiera otra especie de Selman, esta también nidificara en terrenos con vegetación herbácea alta y densa.

Las especies de Microbembex no son muy frecuentes, por lo que resulta arriesgado asegurar que los datos recogidos puedan ser generalizados; sin embargo, se puede destacar que M. ciliata fue hallada en noviembre, lo que indicaría que su aparición aquí estaría desplazada en el tiempo con respecto a la otra especie del género, que fue observada en febrero; en conjunto se puede decir que las especies de Microbembex son necrófagas, y por lo tanto no entran en competencia por las presas con el resto de los Bembicini, y podrían compartir un arenal con cualquiera de estas; además, otro dato interesante es haber hallado a Microbembex uruguayensis en el arenal F; el único que no se encuentra junto a un curso de agua, es decir relativamente alejado de un lugar rico en dípteros; por lo tanto es posible que las especies de Microbembex, que aprovisionan el nido con casi cualquier tipo de artrópodo muerto, puedan colonizar con mayor facilidad este tipo de arenas alejados de los cursos de agua y de la vegetación abundante. Bembix citripes no forma agrupaciones en enero y febrero en esta área, y su caso es analizado en la sección correspondiente a agrupaciones; de todas maneras la presencia de individuos aislados de una especie, en este caso B. citripes, compartiendo un arenal con una agrupación densa de otra especie, parece un hecho común: Evans (1966) cita tres especies de Bembix compartiendo un arenal, pero aclara que el número de individuos de cada una de ellas era bajo, y que había ciertas diferencias en la selección de presas; Llano (1959) da varios ejemplos de asociaciones de Bembicini en un mismo lugar, en las que se encuentran especies que por sus características parecería que debieran excluirse; sin embargo aclara que en todos los casos

existía una agrupación densa de una especie dominante que ocupaba el centro del arenal, y algunos ejemplares de otra u otras especies que se hallaban en la periferia. De los casos presentados aquí, se vió un ejemplar de Bembix citripes en el arenal A, en la periferia de una agrupación laxa de Stictia flexuosa, y en otro caso de probable competencia, en el arenal D, 2 individuos de B. citripes y 1 de Stictia arcuata. Sin descartar la posibilidad de que un estudio mas profundo revele la presencia de diferencias ecológicas mas sutiles, también parece posible que dos especies que ocupen nichos ecológicos similares puedan compartir un arenal, siempre que una de ellas, o las dos, estén representadas por un número bajo de individuos. Nunca fue encontrado un lugar de nidificación ocupado por agrupaciones numerosas de dos especies con nichos ecológicos aparentemente similares, lo que indicaría que desde el punto de vista del principio de exclusión competitiva, dicha exclusión se verifica en cada arenal, y entre agrupaciones.

Stictia arcuata y S. flexuosa tienen la misma área de distribución, y según los estudios realizados, descritos en la sección correspondiente, el comportamiento es similar, por lo que podría suponerse que ocupan nichos ecológicos similares. Los datos presentados muestran sin embargo sutiles diferencias: S. flexuosa fue hallada exclusivamente en el arenal A formando una agrupación laxa, y también Willink (1947) encontró tres ejemplares de esta especie en un arenal en Santa Fé y aclara que durante los dos meses que permaneció en esa zona nunca la encontró fuera de este lugar, lo que indica que esta especie se encontraría exclusivamente en forma de agrupaciones de pocos individuos en lugares bien delimitados; por el contrario S. arcuata no parece llegar a formar nunca agrupaciones localizadas, sino que los individuos se encuentran esparcidos aisladamente en la mayoría de los arenales de su área de distribución, excepto en los ocupados por S. flexuosa, con la que sí habría exclusión. Otra diferencia sutil que necesitaría confirmación sería la elección del lugar de cacería, ya que S. arcuata fue observada cazando en las flores, y S. flexuosa en las cercanías de mamíferos.

Los géneros Hemidula, Zyzyx y Trichostictia manifiestan cierta predominancia en la zona norte de la Patagonia y el oeste del país, extendiéndose hacia el este unicamente T. guttata. Tuve oportunidad de permanecer unos días, a comienzos de enero, en el borde de las salinas de Llancanelo, en la provincia de Mendoza, donde se observaba el siguiente panorama con respecto a los Bembicini: una agrupación de Bembix citripes nidificaba en un sector de suelo de arena pura, típico de la provincia fitogeográfica del Monte, mientras que Zyzyx chilensis, otra especie cazadora de dípteros que nidifica en arenales, todavía no había comenzado su nidificación, siendo este por lo tanto otro caso de dos especies con hábitos similares, que se suceden en el tiempo, dominando un arenal en sucesivas partes del año. Una especie de Microbembex también era frecuente en el arenal, no pudiendo precisar si ya se hallaba nidificando; de todas maneras sus hábitos alimentarios

necrófagos le aseguran la explotación de un nicho ecológico único. Trichostictia vulpina, otra especie de Bembicini citada para esta área, no se encontraba en el lugar, lo cual resultaría explicable considerando la competencia que se produciría con Bembix citripes o con Zyzyx chilensis, y por lo tanto su ausencia debió obedecer seguramente a factores ecológicos reales, que no pudieron ser determinados. La cuarta especie de Bembicini existente en el lugar era Hemidula singularis; el rasgo fundamental del comportamiento de esta especie, y de las del género Hemidula, es la elección del tipo de suelo para nidificar, el suelo salino que le asegura éxito dentro de la tribu, ya que no existen en la región Neotropical otras especies de Bembicini que lo utilicen, con las cuales pudiera eventualmente entrar en competencia; además H. singularis habita las salinas del oeste del país y H. burmeisteri las que se encuentran más al este, no existiendo pues competencia entre ellas. Paralelamente, en la radiación de los géneros neárticos, el nicho correspondiente a los suelos salinos no está ocupado por todas las especies de un género en particular, sino por el grupo cinerea del género Bembix.

Las tres especies incluidas en los géneros Zyzyx y Trichostictia manifiestan una preferencia por temperaturas bajas, a las cuales otras especies de Bembicini están menos motivadas para trabajar; ya fue discutida en la sección correspondiente a T. guttata su adaptación a bajas temperaturas; también en la sección correspondiente a la influencia de factores meteorológicos discuto el umbral de temperatura para la actividad en Zyzyx chilensis y T. guttata, creo más importante discutir aquí el área de distribución de Z. chilensis, T. guttata y T. vulpina.

Los datos más fidedignos de distribución geográfica de las tres especies, tomados de Willink (1947), y de las colecciones del Instituto Miguel Lillo, del Museo Argentino de Ciencias Naturales, y de Manfredo Fritz, revelan que las tres, especialmente Z. chilensis y T. vulpina tienen como límite sur el norte de Chubut (hay una cita de T. guttata de Bahía Blanca como límite sur de esta especie), y las tres también se distribuyen hacia el norte a lo largo de la cordillera, compensando la disminución de la latitud con el aumento de la altitud; así encontramos a T. vulpina desde 1200 hasta 2500 m en Jujuy, y quizás pueda encontrársela a mayor altitud aun; uno de los lugares donde se la ha coleccionado más frecuentemente es en Taff del Valle, Tucumán, a 1900 m.

A pesar de esta similitud en la distribución, existen ciertas diferencias que podrían aportar un indicio sobre la diferenciación de nichos ecológicos para estas tres especies. Las citas para Z. chilensis son más numerosas de Chile, Chubut, Río Negro, Neuquén y Mendoza, existiendo una sola cita para Tucumán y dos para La Rioja. T. vulpina se extiende por el oeste de la Argentina desde Chubut, siendo la que llega más al norte, existiendo una cita de Tilcara (Jujuy) a 2460 m; fuera de nuestro país, existen 2 citas de Chile, 1 de Bolivia y 2 de Perú. T. guttata tiene una distribución semejante a la anterior en la Argentina, pero se extiende principalmen

te hacia las partes llanas del este, llegando hasta la provincia de Entre Ríos, donde aparece en marzo, evitando las altas temperaturas del verano. Fuera de nuestro país alcanza la localidad de Pelotas en Río Grande do Sul, Brasil. La otra especie del género, T. brunneri, no está citada de la Argentina, y se la encuentra en el norte de Chile y Perú. Cuando se analizan en detalle estas diferencias distribucionales, en los casos en que lo permiten los datos más fidedignos de colecciones modernas, surgen interesantes diferencias: en la provincia de Tucumán la mayoría de las citas de T. guttata son de localidades al este de las Cumbres Calchaquíes, mientras que las de T. vulpina son del oeste de ese cordón montañoso; también en la provincia de Córdoba la mayoría de las citas de T. guttata son del este de la Sierra Chica, y de T. vulpina, como es citada aquí, sobre la misma sierra, a 1500 m de altitud.

Las fechas de colección aportan otros datos interesantes para T. vulpina; las citas correspondientes a Chubut, Río Negro y Cuyo corresponden principalmente a enero y febrero, mientras que en las localidades del noroeste las fechas corresponden principalmente a noviembre, diciembre, marzo y abril.

El parentesco morfológico y ecológico entre las especies de Zyzyyx y las de Trichostictia hace suponer que ambos géneros pudieron tener un antepasado común de distribución araucana, y que como otras especies de este origen, se hayan diferenciado y extendido hacia el norte, a favor de las temperaturas bajas de las cumbres cordilleranas; así Zyzyyx, menos especializado que Trichostictia, mantuvo una distribución y predominancia más sureña, habitando también en Chile, mientras que Trichostictia se extendió hacia el norte; en el caso de T. vulpina manteniéndose en el oeste, y en el caso de T. guttata, extendiéndose hacia el este y alcanzando la llanura.

Se discutirá brevemente a continuación la diferenciación de nichos ecológicos presentado por tres especies de Bicyrtes: B. variegata, B. discisa y B. simillima, estudiada en la estación experimental del INTA en el delta del Paraná, cerca de Otamendi, en la provincia de Buenos Aires. Este caso puede ilustrar sobre la diferenciación de nichos ecológicos a nivel específico.

En principio las diferencias encontradas entre B. variegata y B. discisa en ese lugar fueron las siguientes: B. variegata nidificaba en suelos de arena pura, mientras que B. discisa lo hacía en suelos arenosos con algo de vegetación, o bien en suelos limosos bien compactados, notándose una clara separación en cuanto al tipo de suelo, ya que nunca fueron observados individuos de una de estas especies nidificando en el mismo suelo que la otra. Sin embargo, ampliando lo expuesto anteriormente para estas especies, en el PN El Palmar la situación a través del tiempo fue la siguiente: el 5/II/81 en el arenal A había una agrupación densa de Bicyrtes variegata y en el B una agrupación algo menor; en ninguno de estos dos, ni en los restantes del Parque, había ejemplares de B. discisa; el 10/III/81 en el

arenal A había solo 2 individuos de B. variegata y 2 de B. discisa, y en el B había 1 individuo de B. variegata y 2 de B. discisa; también en otros arenales donde había habido agrupaciones de B. variegata, ya no las había, apareciendo ejemplares aislados de B. discisa en arenales donde no había antes ninguna especie de Bicyrtes. Esto indica que existe un desplazamiento en la época de nidificación de estas 2 especies en ese lugar, lo que diferencia aun más sus nichos ecológicos; por otra parte confirma que B. variegata es una especie gregaria, y que los individuos de B. discisa nidifican en forma aislada en esta latitud; al ser especies distribuidas en toda la región Neotropical no debe descartarse que en otros lugares las relaciones puedan ser diferentes y aun invertirse.

Volviendo a la situación encontrada en Otamendi, también se observaron interesantes diferencias entre estas dos especies en cuanto a la selección del tipo de presa: B. variegata aprovisiona la celdilla con 3 a 6 larvas del quinto estadio de Nezara viridula, mientras que B. discisa lo hace con 16 larvas de la misma especie pero del cuarto estadio, quizás porque la relación de tamaño de presa-tamaño de avispa sea importante en el éxito de la captura, y entonces al ser más chica la avispa debe cazar necesariamente presas más chicas; sin embargo B. variegata, que por ser más grande podría cazar larvas de cualquier estadio, no lo hace. En este punto también es interesante destacar ciertas diferencias existentes en las relaciones de biomasa (que se explicarán en la sección correspondiente a aprovisionamiento). Si bien se necesitarían más datos para dar cifras precisas, la relación de biomasa de B. variegata es de alrededor de 20%, mientras que la de B. discisa es de 10%. Esto repercute en los tiempos de aprovisionamiento, de manera que B. discisa necesita 7 horas para hacerlo, mientras que B. variegata solo necesita 2 horas.

B. discisa, por su tamaño, no puede cazar larvas más grandes, y por lo tanto la selección no puede actuar sobre ella en este sentido, para evitar la competencia con B. variegata por las presas, pero si es posible, entonces, que la reducción de la competencia interespecífica, así como un valor mayor de relación de biomasa, sean los factores que mantienen una presión de selección favorable a la cacería de larvas de mayor tamaño por parte de B. variegata, y de esta manera permitan la coexistencia de estas dos especies en el lugar.

La inserción de Bicyrtes simillima en este ecosistema resulta también interesante: en principio el tipo de suelo en que nidifica representa una adaptación importante que la permite la explotación de un nicho ecológico diferente; este hecho puede enfocarse desde un punto de vista general y otro particular: en general, los Bembicini son avispas arenícolas, o por lo menos de suelos sueltos, por lo que la adaptación a un tipo de suelo compacto, como en Rubrica, Bicyrtes simillima y B. discisa (en parte) representa una importante disminución de la compe-

tencia, que debe favorecer el éxito de la especie que posea tal innovación en su comportamiento: por ejemplo en el PN El Palmar, mientras que cada arenal era dominado por alguna especie cazadora de dípteros, que solo era reemplazada por otra a través del tiempo, las zonas de terreno compacto fueron ocupadas por Rubrica en su totalidad, y sin reemplazo en el tiempo. En el caso particular de B. simillima, le permite la coexistencia con B. variegata en el mismo lugar: ya fue señalada la diferencia entre los nichos ecológicos de B. variegata y B. discisa, basada en el diferente tamaño de la presa, que permitía su coexistencia; ahora se agrega B. simillima que, a pesar de cazar las mismas presas que B. variegata, utiliza un tipo de terreno completamente diferente y alejado de los arenales donde nidifica B. variegata, lo que a su vez facilita el acceso a lugares de cacería diferentes, reduciendo la competencia por presas. Con B. discisa, que nidifica junto con B. simillima, vuelven a repetirse las mismas diferencias que entre aquella y B. variegata ya que B. discisa al ser de menor tamaño, caza larvas del 4to estadio mientras que B. simillima, mucho mas grande, caza larvas del 5to estadio.

Creo que el caso de las tres especies de Bicyrtes presentado aquí puede ser, en cierta manera, un caso típico de diferenciación de nichos ecológicos entre especies de un mismo género en los Bembicini; posiblemente la elección de un tipo de suelo particular sea una diferencia bastante gruesa en el caso de B. simillima, que quizás no sea demasiado frecuente entre especies en otros géneros, pero lo relacionado con el tipo de presa puede ejemplificar muy bien las diferencias esperables, bastante sutiles, entre especies de un mismo género.

Haciendo un repaso general sobre la ecología de los Bembicini en la Argentina, podemos ver que la mayoría de los géneros muestran una adaptación especial a un determinado componente del ambiente, de manera de ocupar un nicho ecológico particular. Si tomamos de cada uno de los comportamientos relacionados con la nidificación, como típica la variante que se encuentra representada en la mayoría de las especies, y luego combinamos todas las variantes, surge que un Bembicini típico es aquel que constituye agrupaciones para nidificar en suelos de arena pura desprovista de vegetación, donde construye nidos unicelulares no muy profundos, provisionándolos progresivamente con dípteros, depositando el huevo en la primera presa y que está activo en altas temperaturas. Teniendo en cuenta a este Bembicini típico vemos que las especies de cada género se apartan en mayor o menor medida de este esquema. Así, Bembix citripes sería una de las especies más típicas, pero en ciertas áreas no forma agrupaciones, lo cual quizás le otorgue ciertas ventajas adaptativas; también es una excepción que deposite el huevo en la celdilla vacía y quizás se encuentre adaptada a temperaturas bajas. Las especies del género Stictia son también bastante típicas, con algunas diferencias: S. arcuata no parece formar agrupaciones, la deposición del huevo se hace en la celdilla vacía; y además parece ser una característica general del género, y quizás la de mayor

importancia ecológica, la gran profundidad de sus nidos, lo que implica que sus celdillas se ubiquen en una capa de arena no ocupada por ningún otro Bembicini, lo que tal vez reduzca o anule la competencia por el suelo con el resto de los integrantes de la tribu.

Los restantes géneros se pueden ubicar dentro de alguna de estas tres diferencias: el tipo de suelo, el tipo de presa y la adaptación a temperaturas bajas; así, dentro del primer grupo de variantes las especies de Rubrica nidifican en suelos limosos bien compactados, la única especie de Selman en suelos arenosos con vegetación crecida, y las de Hemidula en suelos salinos; dentro del segundo grupo, las de Microbembex son necrófagas, las de Bicyrtes cazan heterópteros y las de Editha cazan lepidópteros; y dentro del tercer grupo, la única especie de Zyzyx puede estar activa con 13°C y las de Trichostictia prefieren temperaturas entre 22°C y 30°C, lo que les permite aparecer en épocas del año en que los demás Bembicini no están activos, o bien ocupar áreas que los demás integrantes de la tribu no ocupan.

INFLUENCIA DE LOS FACTORES METEOROLOGICOS  
SOBRE LA ACTIVIDAD

Este tema cuenta con pocos antecedentes en la bibliografía sobre Sphecidae; personalmente publiqué un trabajo sobre él con datos de Prionyx bifoveolatus (Sphecinae) (Genise, 1981), y Evans (1957 y 1966) publicó algunos datos sobre Bembix y Stictia carolina.

De los diferentes casos presentados en esta tesis, surge que la temperatura es el factor que ejerce mayor influencia sobre la actividad; aparte de él, solamente la lluvia intensa puede detener la actividad, y probablemente la disminución de la luminosidad provocada por una capa densa de nubes también podría ejercer una influencia negativa, como vimos en el caso de Stictia flexuosa.

También pude comprobar que varios de los Bembicini estudiados como Stictia flexuosa, Trichostictia guttata, T. vulpina y Hemidula singularis, dejan de trabajar con temperaturas inferiores a 22°C. Este umbral parece ser bastante general, por lo menos para Sphecidae, considerando que Prionyx bifoveolatus y Chlorion sp. (Sphecinae) según Genise (1981) y Chapman et al. (1926) respectivamente, también dejan de estar activos con temperaturas por debajo de este valor. De las observaciones de Evans (1966) sobre Stictia carolina, transcriptas en la sección correspondiente a Stictia, se puede deducir que aproximadamente con esta temperatura (73°F) dejaron de verse los últimos individuos de la agrupación.

Una excepción a esta generalización la proporciona Zyzyx chilensis, que según los datos presentados puede estar activa a 13°C; este umbral tan bajo para la actividad le proporciona la posibilidad de ocupar un nicho ecológico diferente, asegurándose el éxito competitivo. El género Trichostictia, también considerado aquí como adaptado a bajas temperaturas, muestra una adaptación similar pero no porque sus especies estén activas por debajo de este valor, sino por lo que podemos denominar intervalo de temperaturas preferidas, ya que una de sus especies con seguridad, y quizás la otra también, se muestran activas entre 22°C y 30°C; otros Bembicini prefieren, en cambio, temperaturas más elevadas, como Selman notatus y Dicyrtes variegata, cuya mayor actividad comienza a partir de 26°C. Evans (1957) da algunas temperaturas preferidas por especies de Bembix en los Estados Unidos, afirmando que la mayoría de las especies muestran mayor actividad entre 29°C y 35°C, con la excepción de B. comata, que se muestra más activa entre 19°C y 25°C.

Las agrupaciones de algunas especies, como Hemidula singularis, Stictia flexuosa, Zyzyx chilensis y Dicyrtes variegata, muestran una disminución de la cantidad de individuos activos en las primeras horas de la tarde, pero probablemente esto no se deba exclusivamente a la temperatura ambiente sino también a la intensa actividad desarrollada por la mañana que aparentemente provocaría una disminución de la motivación para el trabajo, así como la inactividad provocada por un

factor externo a la avispa aumenta la motivación para realizar tareas de nidificación, lo cual se manifiesta cuando el factor deja de actuar y la avispa comienza a trabajar, a veces en condiciones extremas.

Según mis estudios sobre Prionyx bifoveolatus, pueden distinguirse 2 tipos de umbrales en lo que a temperatura se refiere: uno de ellos es la temperatura por debajo de la cual la avispa se inmoviliza, es decir, no realiza ninguna actividad en absoluto (probablemente esta incapacidad provenga de su fisiología muscular y no pueda ser influida mayormente por ningún factor externo o interno); como vimos esta temperatura es para varios Sphecidae 22°C; el otro tipo de umbral puede reconocerse, por ejemplo en el caso de Trichostictia guttata, que por sobre los 30°C deja de trabajar pero no se inmoviliza y por lo tanto no interrumpe bruscamente la actividad que está desarrollando, sino que, como vimos, la continúa hasta finalizarla. Si, por el contrario, estuviera construyendo el nido y la temperatura descendiera por debajo de 22°C, interrumpiría bruscamente su actividad, lo que provoca que a esa temperatura casi simultáneamente todas las avispas de una agrupación dejen de estar activas, mientras que en el otro caso puede estar sujeto a variaciones individuales y por lo tanto la disminución de actividad visible en la agrupación sea gradual. También es notorio que por sobre 30°C, T. guttata no se inmoviliza, sino que revolotea por los alrededores del nido, siendo esta otra de las diferencias entre ambos tipos de umbrales.

Es probable que este umbral, por sobre el cual la avispa deja de realizar tareas de nidificación pero no se inmoviliza, pueda entonces ser influido por diferentes factores como por ejemplo las actividades previas de la avispa (como fuera confirmado en Prionyx bifoveolatus) y de esta manera la combinación de un excesivo ascenso de temperatura y la actividad previa desarrollada provoquen la disminución de la actividad observada en las agrupaciones de varios Bembicini en las primeras horas de la tarde.

CARACTERÍSTICAS DE LAS AGRUPACIONES

Existen ciertas características de las agrupaciones que creo interesante destacar en sección aparte. Conviene aclarar que las especies de Bembicini pueden encontrarse como individuos aislados o bien en agrupaciones densas, mostrando toda la gama de situaciones intermedias posibles, siendo entonces la densidad de individuos en una determinada área la que define por sí misma si existe una agrupación en la mayoría de los casos; es decir, según lo mencionado en las secciones correspondientes, de Dicyrtes simillima, B. discisa y Stictia arcuata siempre fueron encontrados individuos aislados, o a lo sumo 2 o 3 en un área muy amplia, por lo que, teniendo en cuenta que no existe una nomenclatura ni una clasificación de las agrupaciones según su densidad, simplemente puede decirse que no forman agrupaciones.

Como ya hemos visto en otras secciones, resulta a veces una generalización inapropiada decir que esas tres especies nunca son gregarias, ya que podría ser que en alguna época del año o en otra parte de su área de distribución, la misma especie forme agrupaciones; sin embargo esto solo puede aclararse con mayor número de datos. Por ejemplo: B. discisa y S. arcuata fueron observadas por mí en dos lugares distantes 400 Km uno del otro, y en ambos casos aparecían solo individuos aislados, lo cual podría indicar que realmente son especies de hábitos solitarios; pero como la distribución de la primera especie abarca toda América del Sur, resultaría riesgoso generalizar. Otro ejemplo, Bembix citripes, posee una distribución muy amplia y fue observada por Evans y Matthews (1974) en Salta, donde solo encontraron individuos aislados; también en esa provincia y en Entre Ríos fue observada por mí en esa forma; sin embargo Llano (1959) en la provincia de Buenos Aires, y yo en Mendoza, encontramos agrupaciones de cierta cantidad de individuos, pareciendo que formara agrupaciones en las latitudes más altas, quizás por ser una avispa adaptada a temperaturas bajas; esto en parte se confirmaría por las fechas de recolección en diferentes partes del país, que son más frecuentes en los meses de noviembre, diciembre, marzo y abril, aunque a veces también es coleccionada en enero y febrero cuando quizás mantenga un número más bajo de individuos. En Entre Ríos observé solo individuos aislados en enero y febrero pero en noviembre observé una pequeña agrupación, de unos 7 individuos. También el Dr. Willink (comunicación personal) observó una agrupación de varios cientos de individuos de esta especie, aparentemente en su mayoría machos, en la localidad de El Rodeo en San Juan, a 1600 m s.n.m., el 31/I/82, lo que indicaría que esta especie formaría agrupaciones en lugares a cierta altura sobre el nivel del mar en el oeste del país, mientras que casi a la misma latitud y en la misma época del año pero en la región llana del este solo se encontrarían individuos aislados, como fue comprobado en Entre Ríos. Creo que esta situación es otra manifestación de la adaptación de esta especie a temperaturas bajas.

Evans (1966) opina que las especies de Bicyrtes son por lo general poco gregarias, formando a lo sumo agrupaciones de pocos individuos, y plantea la hipótesis de que las avispas poco gregarias podrían ser favorecidas selectivamente al establecerse en zonas cercanas a lugares más ricos en presas y con bajas concentraciones de parasitoides, los cuales serían más atraídos por agrupaciones densas. También menciono en el capítulo correspondiente a diferenciación de nichos ecológicos que un mismo arenal puede ser compartido por dos especies con los mismos hábitos si por lo menos una de ellas mantiene un número muy bajo de individuos, y este era el caso de Stictia arcuata y Bembix citripes en el PN El Palmar, lo que representaría una adaptación de probable éxito competitivo.

El límite entre una especie estrictamente solitaria y una gregaria, por supuesto es poco claro, y se basa generalmente en el criterio del autor más que en parámetros definidos; un ejemplo de una avispa que estaría cercana a este límite podría ser Stictia flexuosa cuya densidad era una de las más bajas observadas: 30 individuos en un arenal de 6 hectáreas. El criterio adoptado por mí para definir esta situación como una agrupación laxa más que como individuos aislados, se basó en otras características, más que en la densidad: en todo el PN El Palmar, el único lugar donde podía encontrarse esta especie era ese arenal, por otra parte bien delimitado por la vegetación, mientras que los individuos de Stictia arcuata se encontraban dispersos en todo el Parque excepto en ese arenal; creo que estas razones son suficientes para denominar a esto una agrupación laxa, ya que a pesar de la baja densidad existía una localización bien marcada, otra de las características de las agrupaciones como se verá más adelante.

Otros Bembicini estudiados aquí formaban agrupaciones semidensas o densas, distinción también subjetiva; este era el caso de Hemidula singularis, Zyzyx chilensis, Trichostictia guttata, T. vulpina, Bicyrtes variegata, Rubrica nasuta, Selman notatus (de estas tres últimas especies también se encontraron individuos aislados en diferentes oportunidades) y Editha integra. Dentro de una agrupación la distribución de los individuos no es uniforme ya que en general existen áreas dentro del arenal en donde hay varios nidos separados por pocos centímetros, distanciados de otros grupos por uno o varios metros; las causas de esta distribución no están estudiadas.

Otra característica importante de las agrupaciones es su localización, es decir una determinada agrupación se encuentra restringida a una sección de terreno bien delimitada, de características especiales, que brinda condiciones apropiadas para la nidificación de una o varias especies. En la mayoría de los casos los límites de esta área están dados por un cambio en el tipo de suelo, o bien por la densidad de la vegetación; por ejemplo Trichostictia guttata, T. vulpina, Bicyrtes variegata, Stictia arcuata, Rubrica nasuta y Selman notatus fueron observadas nidificando en porciones de terreno de dimensiones reducidas, en algunos casos en arenales a las

orillas de los arroyos, en otros en terrenos compactados y desprovistos de vegetación; en estos casos esa porción de terreno se encuentra rodeada por un ambiente diferente, que en la mayoría de los casos impediría incluso una extensión de la agrupación. Independientemente del tipo de suelo, el factor limitante más importante es la vegetación, ya que todas las especies estudiadas, excepto Selman notatus, y en menor proporción Editha integra, necesitan suelo desprovisto de ella; es decir que la ubicación de la agrupación es posible a partir de la combinación adecuada de dos factores: el tipo de suelo y la densidad de la vegetación. Sin embargo aun cuando estos dos factores se combinen correctamente, otro factor influye en la localización de una agrupación: la cercanía de una fuente de presas o alimento, que delimita una sección de terreno, si no en forma visible como la vegetación con igual rigidez que ella. Por ejemplo el campo donde nidificaba Editha integra poseía las mismas características que cualquiera vecino e incluso algo alejado; sin embargo los individuos nidificaban exclusivamente al lado de las plantas de Lupatorium subhastatum, las cuales les proporcionaban alimento y lugar de cacería; este grupo de plantas delimitaba a su alrededor un área cuyos límites quedaban definidos probablemente por la mayor distancia a la cual a una avispa le resultaba energeticamente económico instalar un nido. Otro caso similar era el de Hemidula singularis, que vivía en un salitral cuya extensión de varios Km<sup>2</sup>, prácticamente lo convertía en un terreno de dimensiones ilimitadas para el establecimiento de una agrupación, pero ésta estaba ubicada cerca de los caseríos y los corrales de cabras donde las avispas podían obtener presas (tábanos).

Estos datos son muy útiles para la búsqueda de las especies, ya que como dijimos, el área de distribución brindada en los trabajos sistemáticos es apenas un punto de referencia, a partir del cual deben tratar de buscarse buenas combinaciones de las características del suelo y de la vegetación; cuando la combinación apropiada se extiende en una zona muy grande, la cercanía de flores, o de mamíferos resulta fundamental. Aun así deben tenerse en cuenta otros factores: la época del año, o que el lugar apropiado sea producto de la intervención humana, y que por lo tanto, por ser un lugar artificial y relativamente nuevo, no haya sido todavía colonizado por ninguna especie.

Esta característica de las agrupaciones de especies de Bembicini hace que cuanto más selectivas sean las especies en sus necesidades ambientales, más agrupada resulte la distribución. Por ejemplo: Hemidula singularis nidifica exclusivamente en salitrales o salinas, de manera que la probabilidad de encontrar un individuo, recorriendo al azar su área de distribución, es baja; en cambio en el caso de Rubrica nasuta, como prácticamente nidifica en cualquier lugar con suelo compacto y desprovisto de vegetación del centro y norte del país, pudiendo encontrarse desde agrupaciones densas hasta individuos aislados, la probabilidad de encontrar un ejemplar recorriendo al azar esta área es mucho mayor.

antes de abordar el análisis de otra característica, y con referencia a la localización, cabe señalar que un mismo terreno puede resultar apropiado para más de una especie y por lo tanto puede formarse una agrupación mixta compuesta por individuos de especies que utilizan el mismo tipo de suelo pero diferente tipo de presa, siendo muy frecuentes las agrupaciones de Bicyrtes con alguna especie cazadora de dípteros, o bien de estas últimas con Microbembex, recolectora de artrópodos muertos; en este caso la agrupación de cada especie comparte la localización pero puede no compartir otras características, por lo que el análisis de cada una de ellas debe realizarse por separado. Relacionado con estas agrupaciones mixtas también conviene recalcar aquí una situación descrita en otras secciones, y aquí mismo, al tratar el tema de Bembix citripes: el principio de exclusión competitiva parece manifestarse entre agrupaciones en cada arenal en particular, pero no entre individuos aislados, ya que pueden encontrarse individuos de dos especies de hábitos similares compartiendo un arenal, si por lo menos una de las dos mantiene un número bajo de individuos; así, la observancia del principio de exclusión competitiva sería otra de las características de las agrupaciones.

La cuarta característica importante es su persistencia en el tiempo en un mismo lugar, muchos casos de los estudiados aquí pueden resultar un ejemplo de esto: la agrupación de Trichostictia vulpina fue observada en ese lugar por mí en 1980 y fue estudiada en 1982; la de T. guttata lleva en ese lugar donde fue estudiada, según los datos de colectores, por lo menos 8 años, igual que la de Selman notatus; la de Editha integra por lo menos 15 años y la de Rubrica nasuta en Otamendi algo más de 10 años. Estas cifras sin lugar a dudas podrían ser mayores, pero en general no hay registros sobre observaciones o colecciones anteriores de los mismos lugares. Esta característica de las agrupaciones de Bembicini parece reflejar la tendencia de las avispas a nidificar en el lugar donde nacieron, y según Evans (1966) esto podría estar determinado genéticamente, ser el resultado de una impronta, o simplemente de que el lugar donde nacen es el más apropiado para nidificar; según este autor, ciertas evidencias de que las agrupaciones pueden desplazarse como un todo, sugieren que esta última causa puede ser la más importante. Hemos visto aquí como la agrupación de Bicyrtes variegata de Otamendi se desplazó alrededor de 300 metros cuando fue cambiada la ubicación del arenal donde nidificaba.

La quinta característica de las agrupaciones podría resultar una consecuencia de las anteriores, ya que si tenemos grupos de individuos de una especie bien localizados, aislados del resto y los individuos de cada grupo cruzándose entre sí por mucho tiempo, podrían surgir diferencias fenotípicas entre las distintas agrupaciones, como un incipiente proceso de especiación. Aunque este tema no está estudiado en profundidad, en algunos casos distintas agrupaciones de una misma especie manifiestan comportamientos también diferentes; sin embargo no se sabe si esto realmente está determinado genéticamente u obedece a factores ambientales, ya que

en muchos casos los lugares donde nidifican las agrupaciones en estudio también difieren. El caso mas típico en *Bembicini*, e incluso en otros grupos, es que una agrupación construya nidos unicelulares y profundos, y otras los construya multicelulares y superficiales; este caso fue analizado brevemente en la sección correspondiente a *Rubrica nasuta*, y en general parece que las avispas que construyen nidos en suelos compactos realizan la segunda estructura, mientras que las que lo hacen en suelos mas sueltos construyen nidos unicelulares y profundos, lo cual es explicable considerando el esfuerzo que significa cavar en uno y otro tipo de suelo. También Tsuneki (1956) encontró que algunas agrupaciones de *Bembix niponica* construían nidos unicelulares, mientras que otras los hacían multicelulares.

Sin embargo existen otras diferencias entre agrupaciones cuya causa no parece ser un factor ambiental: en *Rubrica nasuta* fue mencionado aquí que el comportamiento de desecho de presas aparece exclusivamente en las agrupaciones de la Argentina y no aparece en las del norte de América del Sur, resultando difícil encontrar un factor ambiental que pueda determinar la diferencia; incluso se podría decir que la mayoría de los *Bembicini* deben encontrarse con el mismo obstáculo a la entrada de la celdilla, es decir que las presas no comidas por la larva joven obstruyan su paso, y sin embargo no las sacan fuera del nido, lo que significa que este comportamiento, adquirido por algunas agrupaciones de *R. nasuta*, no obedece a ninguna situación ambiental propia de estas agrupaciones.

Otras diferencias mas notorias son las mencionadas por Matthews y Matthews (1978) para distintas agrupaciones de *Bembix variabilis* en Australia: la mayoría de las agrupaciones estudiadas cazan dípteros, otra agrupación estudiada mas al norte caza dípteros y zygópteros (Odonata), y otra mas, a 300 millas de la anterior caza exclusivamente zygópteros; para estos autores esta variación geográfica representaría un caso de etoclines.

Al repasar estas características resulta indudable que cada agrupación es una unidad bien definida, sometida a presiones selectivas propias, que desarrolla comportamientos particulares siguiendo una evolución también propia; lo cual tiene como consecuencia inmediata que los datos recogidos al estudiar una agrupación no necesariamente coincidan con los del resto de las agrupaciones de la especie.

La agresión entre hembras puede no ser una característica propia de la agrupación, pero es una consecuencia de su agrupamiento, por lo que considero oportuno citarla brevemente aquí. Según Evans (1966) la agresión entre hembras que nidifican cerca una de otra, es casi general entre los *Bembicini*, con la excepción de *Bembix niponica*, a la que Tsuneki (1956) llamó por ello "subsocias". Una observación presentada aquí sobre *Rubrica nasuta* tiene relación con este tema: la escasa agresión y aun mas la defensa de nidos vecinos, lo que origina un comportamiento social rudimentario: la defensa común. La escasa agresión entre hembras permite que varios nidos queden incluidos dentro del territorio defendido por una avispa,

favoreciendo, a través de la presión selectiva ejercida por los parasitoides, la estrecha agrupación de los individuos.

Evans y Eberhard (1970), al considerar las peadaptaciones para la sociabilidad en avispas, mencionan la presión de predadores y parásitos como un factor que puede haber tenido cierta importancia en la evolución de la vida social, favoreciendo que las avispas nidifiquen ~~en~~ juntas, protegiéndose de esta manera de sus atacantes.

La última característica que merece ser destacada es el sincronismo que existe entre los individuos de algunas agrupaciones de Bembicini, como fuera citado aquí para Trichostictia vulpina. Así en una fecha determinada todos los nidos contenían larvas muy desarrolladas y varios días después todas las avispas comenzaban a cavar nuevos nidos o bien acababan de oviponer. Esta escasa variación individual, observada también en agrupaciones de Rubrica nasuta, revela que las actividades de las avispas son escasamente modificables por los factores externos que pudieran ejercer sobre los distintos individuos una influencia determinada, provocando respuestas diferentes.

### EVOLUCION DEL COMPORTAMIENTO DE NIDIFICACION

Según lo expresado en la introducción del capítulo anterior, el comportamiento de las especies de Bembicini puede analizarse desde dos puntos de vista: el ecológico y el etológico puro, lo cual implica comparar el comportamiento de las distintas especies y plantear hipótesis sobre su evolución. En este capítulo enfocaré el segundo de los casos; es importante aclarar que Evans (1966) realizó el mismo estudio con las Nyssoninae, subfamilia que incluye a los Bembicini, pero como fuera planteado en la introducción general, el desconocimiento de los hábitos de la mayoría de las especies neotropicales, incluso los datos erróneos existentes, hacen particularmente interesantes las observaciones aquí presentadas y las conclusiones que aquí se obtengan, para su comparación con las brindadas por Evans en aquel a.o., de manera de saber como modifican estos nuevos datos aquellas conclusiones. En esta discusión haré hincapié en aquellos aspectos que Evans solo analizó brevemente por falta de datos, o en los que a la luz de las nuevas observaciones merezcan una nueva interpretación, es decir evitaré ampliar innecesariamente lo que no modifique lo planteado por Evans, todo lo cual se mencionará brevemente, destacándose, entonces, unicamente los datos originales presentados en esta tesis.

COMPORTAMIENTO DE COPULA

Comparado con otros patrones de comportamiento, es poco lo que se sabe sobre la cópula en Sphecidae. Evans (1966c) dio un resumen sobre esta actividad mencionando sólo 4 géneros, y recientemente Alcock et al (1978), en una lista de géneros de Sphecidae para los que se conocen aspectos de su comportamiento reproductivo, enumeran solo 27.

Esta escasa cantidad de datos me llevó a publicar una revisión sobre este comportamiento (Genise, 1980) en Sphecinae, a raíz de una observación sobre Sceliphron asiaticum (Sphecinae, Sceliphronini) en cautiverio, ya que los pocos datos conocidos se referían principalmente a esta subfamilia. Creo importante incluir aquí esta revisión, considerando que para la comparación de este comportamiento entre esta subfamilia y Nyssoninae, en la que se incluye a los Bembicini, es fundamental tener un panorama general sobre él, y conocer aspectos de su probable evolución.

Los datos permiten sugerir que el comportamiento de cópula, es decir, desde que el macho toma a la hembra hasta que la deja, puede ser dividido para su mejor descripción y comparación con otras especies de Sphecinae en 3 fases, en Sceliphron asiaticum; caracterizadas exclusivamente por las actitudes del macho, ya que la hembra es totalmente pasiva.

Previamente a la primera fase, el macho se acerca a la hembra hasta tocarla; cuando esto sucede se producen movimientos a modo de "pelea" hasta que logra tomarla con sus mandíbulas del pronoto. El contacto mandíbulas-pronoto, que se produce en menos de 10 seg, provoca un cambio instantáneo y muy notable en la hembra, que pasa a una actitud totalmente pasiva.

No parece que la hembra intentara rechazar al macho; cuando esto realmente sucede la hembra adopta una clara actitud intimidatoria, situándose de frente al macho, levantando el primer par de patas y abriendo las mandíbulas; en estos casos el macho se retira y no hay cópula. Sin embargo, no se puede descartar que esta actitud de la hembra pueda tener valor selectivo si repeliere individuos débiles o defectuosos, que no llegaran a poder tomarse del pronoto con las mandíbulas.

Debido a su estrecha relación con el comportamiento precopulatorio, para el que generalmente son necesarios espacios grandes, el comportamiento descrito hasta aquí probablemente sea el más modificado por el cautiverio.

La primera fase (fig 81) puede describirse así: el macho, situándose por encima de la hembra, la toma del pronoto únicamente con las mandíbulas; los cuerpos forman un ángulo de alrededor de 30°, el primer y segundo par de patas del macho permanecen recogidos contra su cuerpo en "posición pupal", el tercer par algo más estirado, con los fémures dirigidos hacia arriba y las tibias hacia abajo y atrás; el abdomen se encuentra alineado con el tórax y los genitales no son visibles, las alas plegadas y las antenas bien erectas, curvándose levemente en el extremo. La

hembra adopta una actitud indiferente, caminando o aseándose.

En varias ocasiones un segundo macho logra tomarse de igual modo sobre el primero, sin que esto altere la actitud de la pareja. Estos conjuntos de una hembra con dos machos fueron observados también por Baerends (1941) en Ammophila pubescens, y por Rau y Rau (1918) en Ammophila procera. En general el segundo macho se suelta sin llegar a copular.

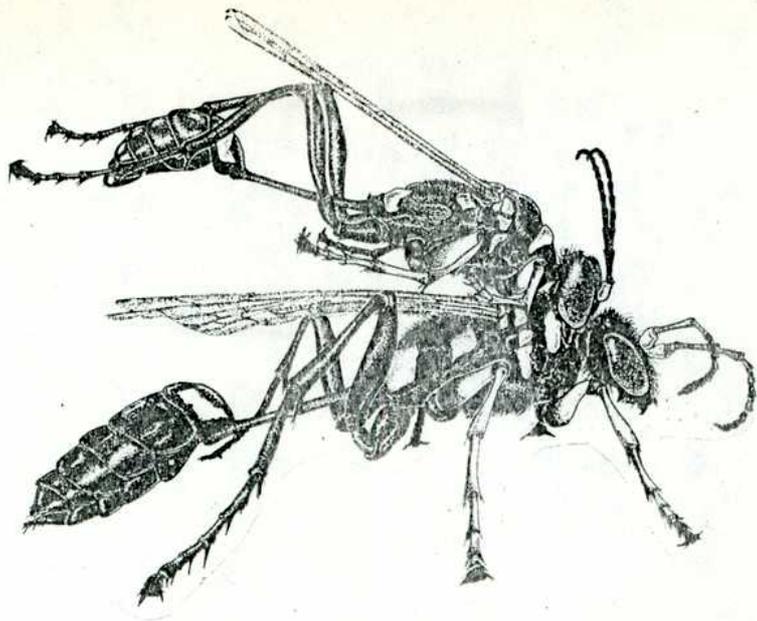
La duración de esta fase varía desde casi pasar inadvertida por lo breve hasta unos 35 minutos; también es frecuente que una vez producida la primera cópula el macho permanezca sobre la hembra y copule varias veces, volviendo entonces a repetir esta posición mientras permanece tomando a la hembra.

La duración de esta fase parece estar estrechamente relacionada con el grado de excitación previa del macho, ya que los que demoran más son los que se muestran también menos activos en las restantes. Además, un mismo macho mostraba siempre las mismas características en cuanto a duración de esta fase y su grado de actividad, por lo que bien podría ser un carácter individual.

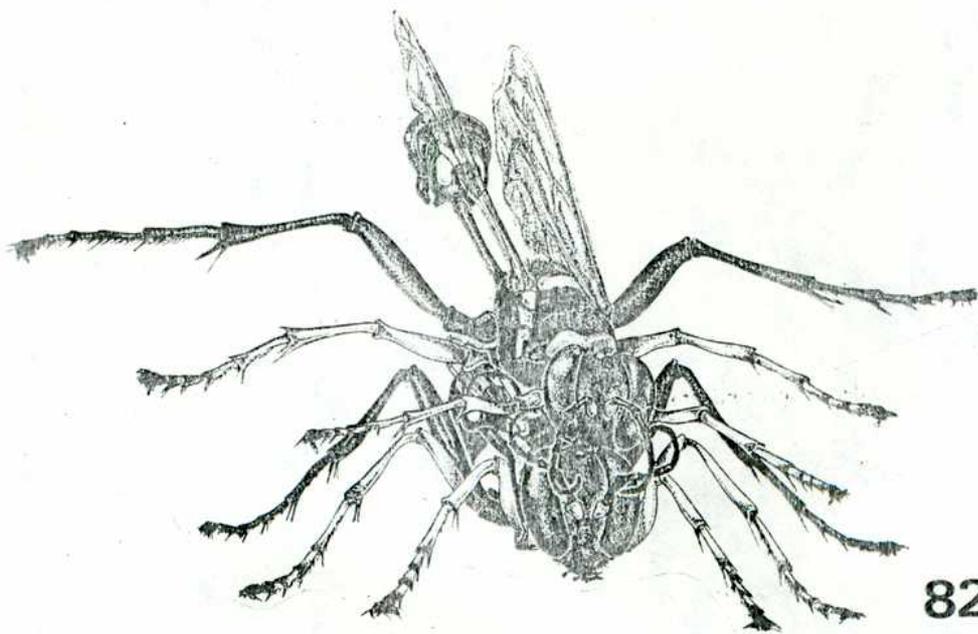
En la segunda fase (fig 82) el macho, sin que pueda advertirse un estímulo visible por parte de la hembra, estira sus pares de patas alejándolas del cuerpo, eleva el abdomen extruyendo los genitales, y las antenas descienden y vibran sobre la frente de la hembra, tocando sus antenas. El estiramiento del primer par de patas y también del segundo, se produce por partes, estirándose primero la tibia y el tarso y luego el fémur. El macho permanece tomado exclusivamente con sus mandíbulas y la hembra continúa en su actitud pasiva.

Esta fase solo dura el tiempo necesario para que se produzcan simultáneamente estos movimientos. Como el macho y la hembra pueden permanecer apareados un largo tiempo, período en el cual se producen varias cópulas, la frecuencia observada para esta fase varió desde 1 hasta 15 veces mientras el macho permaneció sobre la hembra y nuevamente esta diferencia pareció corresponder al grado de excitación del macho.

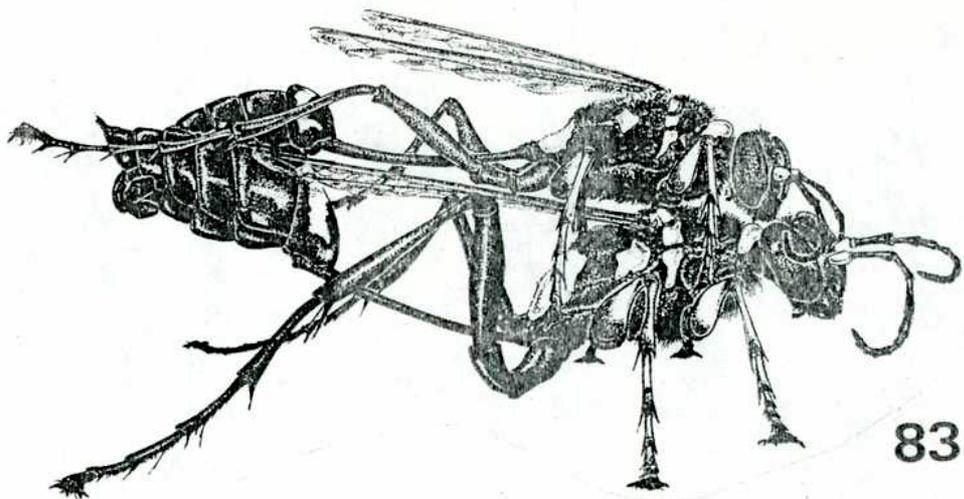
En la tercera fase (fig 83) el macho baja el primer y segundo par de patas, que se hallaban estirados, hasta tomar con ellos a la hembra del tórax; en ciertos casos las mandíbulas pueden soltarse, lo cual permite una posición más retresada del macho, lo que, por su menor tamaño, favorece el contacto de los extremos del abdomen; el tercer par de patas deja de estirarse, pero sin tomar una posición definida; las antenas permanecen vibrando sobre la frente y las antenas de la hembra; el abdomen del macho rodea al de la hembra por un costado, y su extremo, con los genitales extruidos, hace contacto al principio con el tercero o cuarto esternito abdominal de la hembra y desde allí se desliza hasta que los extremos se toquen, lo que provoca que el abdomen de la hembra se curve hacia arriba en la base y en el extremo del pedicelo. Cada contacto dura entre 1 y 2 segundos, y en ningún caso quedaron unidos más tiempo.



81



82



83

figs 81, 82 y 83, las tres fases de la cópula de Sceliphron asiaticum.

La duración de esta fase es también muy variada, pero en general no excede de 20 seg, durante los cuales se producen a lo sumo 5 contactos; luego de esto y mientras dura el apareamiento, se puede repetir la segunda fase y a continuación la tercera, o bien puede pasarse a la primera, o la pareja puede separarse.

Posteriormente a las observaciones en cautiverio, fue observada la cópula en libertad, y fue posible ver que esta se reali a mientras la hembra se encuentra posada en una planta, así como confirmar la existencia de las tres fases descritas, aunque la segunda era mucho menos conspicua. Los individuos observados eran una hembra y dos machos, y permanecieron juntos por espacio de 20 minutos durante los cuales el macho que había tomado a la hembra copuló frecuentemente, mientras que el ue había tomado al primer macho se mantuvo en la posición 1 hasta que, al intentar copular infructuosamente abandonó la pareja, que siguió unida copulando frecuentemente durante 15 minutos más, y luego voló a un lugar donde la observación era imposible.

Teniendo en cuenta parte de la bibliografía, la distinción en el comportamiento de cópula de 3 fases resulta apropiado para comparar este comportamiento en los géneros de Sphecinae en que se lo ha observado con mayor detalle, ya que en Ammophila principalmente, y en Dynatus, pueden distinguirse con claridad también algunas de estas fases.

El comportamiento de cópula de Ammophila pubescens fue descrito en detalle por Baerends (1941), el A. sabulosa por Olberg (1959), y el de Dynatus nigriceps spinolae por Kimsey (1978). Los datos sobre estas especies, así como sobre S. asiaticum, se han resumido en la tabla 2 donde pueden apreciarse de manera más precisa las diferencias y similitudes.

En ninguno de los casos es mencionado un comportamiento previo a la cópula similar al de S. asiaticum lo que apoya la idea de que probablemente el cautiverio sea, a través de algún factor, lo que provoca su aparición: quizás en condiciones naturales los machos pueden caer volando sobre las hembras y tomarlas instantáneamente, como aparentemente sucede en A. pubescens. La fase 1 se encuentra presente siempre, ya que en general las parejas de las tres especies estudiadas permanecían apareadas por algún tiempo, durante el cual copulaban varias veces. Para A. sabulosa, Olberg (1959) presenta una fotografía de lo que llama posición de descenso entre dos cópulas.

Como factor común en todos los casos se menciona a las mandíbulas tomando el pronoto, y las antenas erectas, las diferencias están dadas por la posición de las patas y del abdomen.

No es fácil diferenciar la fase 2 en el relato de los autores, ya que por su corta duración no se la ha considerado separadamente; sin embargo, Baerends (1941) y Olberg (1959) coinciden en describir brevemente la actitud del macho "intentando copular", que debido a la similitud de ciertos movimientos y el momento en que

se produce, se advierte que corresponde a la aquí llamada fase 2. Se destaca como factor común las mandíbulas tomando el pronoto, el segundo y tercer par de patas estiradas y el abdomen elevado.

La fase 3 también presenta similitudes y diferencias: en todos los casos el abdomen del macho rodea por un costado al de la hembra y se desliza hasta que sus genitales hagan contacto, lo que provoca que el de la hembra se dirija hacia arriba y el primer y segundo par de patas tomando el tórax de la hembra.

En conclusión, por los pocos datos conocidos hasta el momento, puede decirse que se advierte que en Sphecinae resulta apropiado la división del comportamiento de cópula en 3 fases, cada una caracterizada por d terminadas posiciones del macho; particularmente se destaca la presencia de una fase de apareamiento en general de larga duración, durante la cual el macho toma a la hembra del pronoto con las mandíbulas manteniéndolo sus antenas erectas copulando a intervalos. Las diferencias encontradas parecen carecer de importancia filogenética, ya que en varios casos son mas marcadas entre especies del mismo género que entre géneros de tribus distintas.

Además de los presentados mas arriba, existen otros datos sobre Sphecinae en la bibliografía, que son demasiado breves como para reconocer alguna fase, o para encuadrarse dentro de este esquema: para Sceliphron asimile, Freeman y Johnston (1970) dicen que el macho toma a la hembra del cuello con sus mandíbulas y mantiene su cuerpo vertical, alejado del aguijón de la hembra, agregando que el contacto genital, que dura pocos segundos, ocurre antes de transcurridos 15 minutos. Bohart y Knowlton (1953) describen que los machos de Ammophila procera toman a la hembra de la parte posterior del tórax con sus patas medias y posteriores, curvando su abdomen por debajo del de la hembra para facilitar el contacto entre los genitales; es probable que esta posición corresponda a la fase 3, pero llama la atención que las mandíbulas no sean mencionadas, considerando las observaciones conocidas para esta especie mencionadas mas arriba. Para Sphex latreillei, Toro y Magunacelaya (1980) describieron recientemente ciertos aspectos de la cópula; de los datos presentados por estos autores se destaca que el contacto entre las mandíbulas del macho y el pronoto de la hembra tiene una importancia fundamental para el éxito de la cópula, haciendo estos autores un pormenorizado estudio morfológico de estas estructuras y su sistema de acoplamiento. Por último Eberhard (1974) dice que los machos de Trigonopsis cameronii (Sphecinae, Sceliphronini) esperan sobre la misma celdilla que las hembras emerjan de los nidos de barro; cuando la hembra sale, el macho monta sobre ella pero sin tomarla, ni con las mandíbulas ni con las patas, como descansando sobre ella, a la vez que curva su abdomen por encima del extremo del de la hembra para permitir el contacto de los genitales. Este comportamiento es diferente del de las demas especies de Sphecinae, y es interesante destacar que esta especie tiene en general un comportamiento de nidificación bastante particular

TABLA 2.- Comparación de las tres fases del comportamiento de cópula en *Sphacinae*.

		<i>S. asiaticum</i>	<i>A. pubescens</i>	<i>A. sabulosa</i>	<i>D. nigriceps</i>
ANTENA	Fase 1	Erectas	Erectas	Erectas	?
	Fase 2	Descienden	Descienden	Erectas	?
	Fase 3	Se mantienen abajo	Se mantienen abajo	Erectas	Se mantienen abajo
MANDIBULAS	Fase 1	Tomadas del pronoto de la hembra	Tomadas del pronoto de la hembra	Tomadas del pronoto de la hembra	Tomadas del pronoto de la hembra
	Fase 2	Idem	Idem	Idem	Idem
	Fase 3	Idem	Idem	Idem	Idem
PATAS I	Fase 1	En posición pupal	Tomando torác de la hembra	Tomando tórax de la hembra	?
	Fase 2	Estiradas	Idem	Idem	?
	Fase 3	Tomando el tórax de la hembra	Idem	Idem	Tomando tórax de la hembra
PATAS II	Fase 1	En posición pupal	Colgando	Colgando	?
	Fase 2	Estiradas hacia afuera	Estiradas hacia atrás	Estiradas hacia atrás	?
	Fase 3	Tomando el tórax de la hembra	Colgando hacia atrás	Colgando hacia abajo	Tomando tórax de la hembra
PATAS III	Fase 1	Dirigidas hacia atrás	Dirigidas hacia atrás	Colgando hacia abajo	?
	Fase 2	Estiradas hacia atrás	Estiradas hacia atrás	Estiradas hacia atrás	?
	Fase 3	Curvándose hacia abajo	Curvándose hacia abajo	Curvándose hacia abajo	Tomando tórax de la hembra
ABDOMEN	Fase 1	Alineado con el tórax	Hacia abajo y al costado del de la hembra	Hacia abajo y al costado del de la hembra	?
	Fase 2	Elevado	Elevado	Elevado	?
	Fase 3	Rodendo al de la hembra	Rodendo al de la hembra	Rodendo al de la hembra	Rodeando al de la hembra
GENITALIA	Fase 1	No visible	?	No visible	?
	Fase 2	Extruida	?	No visible	?
	Fase 3	Extruida	Extruida	Extruida	Extruida

por lo que sería esperable que también la cópula manifestara diferencias.

Para Bembicini (Nyssoninae) solo se conocen datos detallados de algunas especies de Bembix publicados por Evans (1957) y Schone y Tengo (1981). Para Bembix belfragei, interpretando lo observado por Evans, la similitud con Zyzyyx chilensis es grande. El observó dos cópulas, en diferentes ocasiones, y de cada una representa una de las dos posiciones descritas aquí para Z. chilensis. En la primera cópula que él vio, y que correspondería a la segunda posición, el macho tomaba a la hembra con las patas anteriores e intermedias, y mantenía estiradas las posteriores; su abdomen bajaba rítmicamente a uno y otro lado del de la hembra, y mantenía las alas quietas; nada dice sobre las antenas; en la segunda cópula, correspondiente a la primera posición, el macho sólo tomaba a la hembra con las patas intermedias, manteniendo las demás extendidas, y tomando una actitud como si estuviera "en trance", bajando rítmicamente las patas y el abdomen. Esta segunda cópula observada es más completa, y coincide casi en un todo con lo observado para Zyzyyx chilensis. El resto de las observaciones de Evans (1957) sobre otras especies de Bembix, son menos detalladas, pero coinciden con esta descripción, pudiéndose agregar que en B. cinerea y B. pruinosa el macho aletea durante la cópula, produciendo un zumbido, probablemente en la misma situación de Z. chilensis. Evans agrega además que al tomar a la hembra, los fémures intermedios del macho inmovilizan las alas de la hembra, imposibilitando el vuelo, utilizando una serie de espinas y pelos. Este detalle no pudo ser observado en Z. chilensis, aunque por la posición podría ser que así fuera. Evans (1957) también aclara que la cópula descrita para Bembix rostrata por Nielsen (1945) es esencialmente similar; posteriormente Schone y Tengo (1981) publicaron una descripción parcial de la cópula, en la que no mencionan los apéndices con que el macho toma a la hembra en la fase 1, pero ilustran lo que podría ser la fase de excitación, con el macho tomando a la hembra del tórax con todas sus patas, las antenas sobre la frente de la hembra, y los extremos de los gásteres en contacto. También aclaran que durante la cópula el macho mueve sus patas delanteras alternadamente sobre la cabeza de la hembra, como si frotara sus ojos.

Para la tribu Gorytini, Lin (en Evans, 1966) describe el comportamiento de cópula de Specius speciosus diciendo que el macho agita su primer par de patas a los costados de la cabeza de la hembra, y sus antenas entre las de la hembra; los genitales extruidos y frotados sobre los costados del abdomen de la hembra, y cuando los genitales de ambos entran en contacto, el macho invierte su posición dirigiendo su cabeza hacia el lado contrario de la de la hembra.

Estos datos parciales sobre cópula en Nyssoninae aportan una base sobre la que pueden tratar de compararse y ordenar las actitudes del macho. En Bembicini pueden distinguirse claramente dos fases, cuya descripción más completa es la suministrada aquí para Zyzyyx chilensis; la principal diferencia con otras especies

estaría dada por el movimiento o quietud de las alas en la segunda fase; se desconoce la posición de las antenas en Bembix. Las diferencias que pudieran existir en la posición de algunas de las patas puede atribuirse a que, al tratar de distinguir fases mas o menos rígidas en un proceso dinámico, se puede hallar en la bibliografía la descripción de una posición intermedia, que no se ajusta a ninguna de ellas; sin embargo las descripciones mas detalladas son las que confirman este esquema. En Sphecius speciosus está claro que la descripción (Evans, 1966) corresponde a la segunda fase, a la que se debería agregar una tercera que corresponde a la posición invertida del macho.

En Nyssoninae, entonces, pueden individualizarse tres fases, correspondiendo las dos primeras a las descritas aquí para Z. chilensis y la tercera a la de S. speciosus. Antes de intentar una comparación con Sphecinae, deben homologarse las diferentes fases descritas para ambas subfamilias: la fase 1 es igual para ambas, caracterizada por la inactividad del macho; la fase 2 de Sphecinae no tendría equivalente en Nyssoninae, pero aun en otras Sphecinae puede no resultar conspicua; se trata de una fase muy breve, que a menudo puede preceder sin solución de continuidad a la siguiente, y desaparecer como unidad; la fase 3 de Sphecinae equivale a la segunda descrita aquí para Nyssoninae y corresponde a una fase de excitación; y la tercera de Nyssoninae no tiene equivalente en Sphecinae. En resumen para ambas subfamilias podemos individualizar una fase común de inmovilidad (fase 1 de ambas), y otra de excitación (2 y 3 de Sphecinae y 2 de Nyssoninae); la fase de inmovilidad presenta en común la erección de las antenas y la inmovilidad de las patas, mantenidas en diferentes posiciones en diversas especies de Sphecinae, y en la misma en las de Nyssoninae; la diferencia fundamental, al igual que en la otra fase, está dada porque en Sphecinae son las mandíbulas del macho las que toman el pronoto de la hembra, mientras que en Nyssoninae lo hacen las patas intermedias; esta diferencia parece seguir una tendencia general manifestada también en otras actividades en que la utilización de las mandíbulas es suplantada por la de las patas en grupos mas evolucionados (ver la sección de mecanismos de transporte de presas mas adelante). En ambas subfamilias, en la fase de excitación, las antenas del macho vibran sobre la frente de la hembra, las patas rodean el tórax de ésta, y el abdomen rodea el de ella por los costados. En general podemos decir que la fase de inmovilidad se caracteriza por los apéndices erectos, inmóviles, alejados de la hembra y en tensión mientras que en la de excitación los apéndices tienden a caer sobre la hembra y moverse cerca de ella. Como fue dicho en aquella revisión parcial, los datos sobre cópula son escasos y fragmentarios, comparados con los de otras actividades, probablemente por la dificultad en conseguirlos, por lo que una revisión definitiva solo podrá hacerse cuando haya muchos datos mas.

COMPORTAMIENTO DE EXCAVACION

En general puede distinguirse en el comportamiento de nidificación de una avispa, actividades relacionadas con la presa: cacería, transporte, introducción en el nido, oviposición, aprovisionamiento y desecho; y actividades relacionadas con el nido: construcción, nivelación del montículo, cierre temporal y definitivo. El primer grupo de actividades parece haber estado sometido a mayores presiones selectivas que el segundo, y por lo tanto cada actividad en particular que se tome, muestra una gran diversidad de modalidades, las cuales pueden ser relacionadas evolutivamente, incluso con hipótesis bastante consistentes. En cambio las actividades relacionadas con el nido son más uniformes y se han mantenido con escasas variantes, casi desde el comienzo de su adquisición por las avispas solitarias. Por ejemplo un nido puede ser unicelular o multicelular, y esta dicotomía se da desde las avispas cavadoras más primitivas hasta las más especializadas, siendo de menor importancia otras estructuras accesorias; tampoco el cierre del nido o la nivelación del montículo muestran una riqueza de modalidades presentes en cualquiera de las actividades relacionadas con la presa.

En lo referente al comportamiento de excavación, existe poca variación en *Bembicini*; casi todas las especies arrojan arena hacia atrás con las patas delanteras, moviendo ambas sincronicamente. Cada vez que una carga de arena es arrojada hacia atrás, la cabeza se dirige hacia abajo y el abdomen hacia arriba, con un movimiento de balanceo rápido. Otra generalización que puede hacerse, es que en la medida que las avispas nidifican en suelos más duros, utilizan más las mandíbulas para disgregarlo; también cuando una pequeña piedra obstaculiza la excavación, las avispas la toman con las mandíbulas y la arrastran retrocediendo hasta cierta distancia del nido.

Un caso particular es que la mayoría de las especies de *Bicyrtes* excavan de una manera especial: cada vez que la cabeza baja y el abdomen sube, las patas delanteras se mueven varias veces arrojando una carga de arena cada vez; este comportamiento fue verificado en *B. variegata* y *B. discisa*, pero no en *B. simillima*, entre las estudiadas aquí; en esta última especie, además de reducirse en algunos casos el movimiento de balanceo, el abdomen se eleva todas las veces que la avispa mueve hacia atrás sus patas delanteras, movimiento que es más lento que en otras especies. Al observar a ejemplares de *B. simillima* y de *B. discisa*, cavando a escasos centímetros de distancia una de otra, estas diferencias se hacen notables. A pesar de utilizar a veces el mismo terreno, es posible que esta forma de cavar, más lenta pero de mayor potencia, que utiliza *B. simillima*, sea una adaptación al tipo de terreno más compacto en que nidifica.

### ESTRUCTURA DEL NIDO

Basicamente existen dos tipos de nidos distintos: los unicelulares y los multicelulares; en general se piensa que los multicelulares tienen su origen en los unicelulares, ya que las avispas mas primitivas simplemente excavan un nido en el cual esconden la presa que han cazado previamente, siendo este nido, de hecho, unicelular. Sin embargo, al analizar muchos grupos de avispas, se observa que aparecen nidos de ambos tipos en especies vecinas y aun en distintas agrupaciones de la misma especie, sin que esto signifique que las que poseen nidos unicelulares sean mas primitivas que las otras sino que representan adaptaciones a diferentes situaciones.

Justamente en el caso de los Bembicini, la construcción de nidos unicelulares parece ser una adquisición secundaria, existiendo ciertos indicios de que provienen de antepasados con nidos multicelulares: las otras tribus de Nyssoninae, mas primitivas que los Bembicini, construyen nidos multicelulares, y las Bembix mas primitivas, que según Evans y Matthews (1968) serían las del grupo de belfragei, también lo hacen; por lo tanto es probable que en este caso la construcción de nidos unicelulares sea secundaria.

Como ya hemos visto en otras secciones, la misma especie puede construir uno y otro tipo de nido en agrupaciones distintas; este caso se citó aquí para Rubrica nasuta, y está citado para Bembix niponica por Tsuneki (1956), en la sección correspondiente a agrupaciones se discuten las posibles causas de esta dualidad.

Es frecuente también la construcción de nidos exclusivamente bicelulares, citados aquí para Rubrica nasuta y Editha integra, existiendo indicios de que también podrían aparecer en especies de Stictia; las especies de Bembix del grupo americana también construyen nidos de 1 a 3 celdillas.

El único género neotropical en que todas las especies estudiadas construyen nidos multicelulares es Bicyrtes, ya que las de Microbembex de las que al principio también se creía lo mismo no lo hacen, y en la única especie de Zyzyx, a pesar de que no pudo ser comprobado, es preferible mantener la duda considerando el poco crédito que se le puede dar a muchas de las observaciones publicadas por Janvier.

Si bien en algunos casos la construcción de nidos multicelulares en Bembicini puede reflejar la influencia de un terreno compacto, como vimos en la sección correspondiente a Rubrica nasuta, en otros casos, como en Bicyrtes variegata, que nidifica en arena, refleja otro tipo de adaptación manifestada por todas las especies del género.

En un trabajo de revisión sobre el género Sphex (Genise, 1980) llegué a la conclusión de que la mayoría de las especies que construían nidos multicelulares, no construían cierres temporales externos en los nidos, y las que lo hacían construían nidos unicelulares; como la mayoría de las especies de Bembicini también cumplen con esta regla, creo interesante resumir brevemente la hipótesis planteada en ese trabajo, relacionada con el parasitismo por dípteros.

En principio, pueden reconocerse dos grandes grupos de dípteros parasitoides según sus modalidades de atacar el nido: en un caso la entrada abierta de éste es la que estimula al parasitoide a depositar sus huevos o larvas dentro de él, y en el otro caso es la imagen de la avispa con la presa la que estimula al parasitoide a depositar larvas en la presa mientras es introducida en el nido, o a perseguir a la avispa hasta dentro de él.

Estas dos modalidades serían las que ejercerían una presión selectiva favorable o contraria al cierre temporal del nido. Si la entrada queda abierta, será fácilmente atacado por parasitoides del primer grupo, pero permite que la avispa penetre más rápidamente en el nido con su presa, disminuyendo así la posibilidad de ataques de parasitoides del segundo grupo. La situación se invierte cuando la entrada queda cerrada. Por lo tanto, la presencia o ausencia de este cierre temporal sería la consecuencia de la preponderancia de alguno de los dos grupos de parasitoides como agente selectivo en un determinado tiempo y lugar.

Es posible pensar que las mismas presiones que favorecen el cierre temporal del nido también lo hagan con los nidos unicelulares, haciendo que ambos caracteres se seleccionen conjuntamente. El cierre temporal es una adaptación contra los parasitoides que localizan el nido por su entrada descubierta; en el caso de los bombíli-  
des y algunos miltograminos (Sarcophagidae), las larvas están adaptadas para llegar hasta la celdilla. Si el nido fuera multicelular, todas las celdillas podrían ser atacadas, y por lo tanto las larvas de la avispa repartidas entre varios nidos unicelulares, tendrían mayor probabilidad de supervivencia que si se encontraran en celdillas de un mismo nido. Por el contrario, cuando la entrada queda descubierta, significa que el principal agente selectivo son los parasitoides que depositan sus larvas en la presa directamente, y por lo tanto esta larva es introducida únicamente en la celdilla destinada para esa presa, disminuyendo la presión selectiva en favor de los nidos unicelulares, y permitiendo que otras presiones que favorezcan los multicelulares, como la dureza del suelo, se manifiesten.

Otro aspecto de la estructura del nido que merece atención es el ángulo del túnel con respecto a la horizontal: en el caso de las especies de Microbembex, y específicamente de M. nigrifrons, fue observado que cuando la avispa debía construir celdillas más profundas en busca de humedad, no variaba el ángulo con que el túnel penetraba el suelo, sino que alargaba el túnel, obteniendo el mismo resultado; de esto surge que los individuos pueden alterar según la información recibida de la humedad del suelo, la longitud del túnel, pero que el ángulo de penetración probablemente esté determinado genéticamente, y la avispa sea incapaz de alterarlo. El sistema sensorial que permite mantener este ángulo probablemente involucre propioceptores que le informen a la avispa la posición relativa de sus apéndices, en cuyo caso la posición correcta, que estaría establecida genéticamente, quizás en relación con la quetotaxia, activará el comportamiento de excavar.

Un ángulo de 35-45° parece estar establecido genéticamente para todos los Bembicini ya que todas las especies estudiadas construyen sus nidos con igual inclinación, e incluso puede advertirse en otros grupos un ángulo de excavación determinado; por ejemplo la mayoría de las especies de Sphex construyen nidos que penetran verticalmente en el suelo.

Merece destacarse también que el género Stictia puede caracterizarse también por la exagerada longitud de los túneles de sus nidos, que oscila entre 30 y 78 cm, siendo este carácter uno de los pocos rasgos especializados de este género considerando que en el resto de los Bembicini, el túnel no sobrepasa los 35 cm y que en promedio su longitud es de 22 cm. En este caso la longitud del túnel no estaría dada por los requerimientos de humedad, sino como una adaptación a explotar una capa de arena no utilizada por otros Bembicini, como se discute en la sección correspondiente a diferenciación de nichos ecológicos.

Cuando la excavación del nido se realiza en un terr no inclinado como por ejemplo en el caso de Zyzyx chilensis, la inclinación del túnel con respecto a la horizontal se mantiene igualmente entre 35° y 45°, independientemente de la inclinación de la superficie del suelo, pero esta última probablemente no deba superar un cierto ángulo para que una especie de Bembicini excave su nido: la excavación de nidos en barrancos verticales es un comportamiento que caracteriza a ciertos grupos de Hymenoptera, pero nunca fue observada en Bembicini.

En la mayoría de los casos observados las celdillas eran horizontales, pero en algunos casos en Rubrica, Selman, Trichostictia y Hemidula las celdillas eran oblicuas con el fondo hacia abajo, siguiendo aproximadamente la dirección del túnel. En los nidos multicelulares o bicelulares, como los de Bicyrtes, Rubrica y Editha, la celdilla mas vieja era siempre la mas profunda.

NIVELACION DEL MONTICULO

Al excavar el nido, la arena en general se va acumulando cerca de la entrada formando un montículo, el cual puede ser nivelado por la avispa con diferentes movimientos, probablemente para eliminar toda señal sobre la ubicación del nido. En algunos casos como en la mayoría de las especies de Bicyrtes y Microbembex, la arena es arrojada lejos, de manera que se dispersa lo suficiente como para no formar un montículo en ningún momento; sin embargo en el caso de Bicyrtes simillima, que nidifica en suelos compactos, se forma un pequeño montículo junto a la entrada, al cual la avispa recurre en busca de tierra suelta para cerrar temporalmente el nido, de manera que el montículo toma una forma particular (fig 13).

En muchos casos al ir excavando, se va formando una franja de arena removida que la avispa va recorriendo mientras arroja arena hacia atrás; esta franja se va alargando a medida que la excavación avanza y aumenta la cantidad de arena removida, de manera que la acumulación nunca sobre pasa de un determinado espesor, y finalmente termina por desintegrarse con el correr del tiempo. Este caso, con algunas variaciones que comentaré es el de Bembix citripes, Stictia flexuosa, S. arcuata, Trichostictia guttata, T. vulpina, Hemidula singularis, Editha integra y Zyzyx chilensis. En Selman notatus y Rubrica nasuta no se forma esta franja y la avispa no se aleja mucho del nido, sino que desde cerca de la entrada arroja tierra en varias direcciones, de manera que se forma un pequeño abanico elevado, que luego al avanzar su trabajo va perdiendo su forma; S. notatus saca tierra de este montículo para taponar el túnel, de manera que toma un aspecto similar al de Bicyrtes simillima, mientras que Rubrica nasuta mantiene un pequeño montículo sobre la entrada cubierta, como fue comentado en la sección correspondiente.

Entre las especies mencionadas mas arriba, en que la nivelación del montículo requiere movimientos mas elaborados, podemos destacar el caso único de Trichostictia guttata. En varias ocasiones, esta avispa, al salir del nido, utilizaba el tercer par de patas, alejando y acercando entre sí ambas patas a la vez que estas se estiraban y flexionaban repetidas veces durante la realización del primer movimiento. Este comportamiento muy elaborado, que desplaza hacia los costados la arena acumulada detrás de la avispa, fue descrito por mi en dos especies de Sphex (Genise, 1980), pero no se conocen otros casos en avispas cavadoras.

También resulta interesante comentar el caso de Bembix citripes: Evans y Matthews (1974) plantearon la posibilidad de aportar datos etológicos para confirmar la sinonimia entre Bembix multipicta y B. citripes propuesta por Fritz (1963) Evans (1966) publicó observaciones detalladas sobre B. multipicta que sumadas a las publicadas posteriormente por Evans y Matthews (1974) y las aquí presentadas, permiten avanzar un poco en la comparación. La mayoría de los patrones de comportamiento reflejan una similitud muy acentuada, solamente la nivelación del monti-

culo de arena removida podría ser motivo de discusión: la descripción que hace Evans (1966) para B. multipicta es clara en el sentido de que la avispa, sin cubrir la entrada del nido, vuela hasta detenerse en el final de la franja de arena removida, desde donde avanza siguiendo una línea en zig-zag hasta la entrada; cuando llega a ésta, vuelve a volar hacia la punta del montículo para repetir los movimientos por otro camino. Evans y Matthews (1974) describen que Bembix citripes, una vez que la entrada del nido está cubierta, avanza hacia ésta varias veces, echando arena hacia los lados; sin aclarar nada más, aunque en otro párrafo aseguran que los movimientos de nivelación son muy similares en ambas especies, probablemente basados en alguna observación no reflejada en el texto, a excepción de que B. citripes cierra la entrada antes de nivelar, y B. multipicta no lo hace.

Según las observaciones presentadas en esta tesis, B. citripes nivela el montículo mientras la entrada del nido está descubierta, por lo que este carácter podría estar sujeto a variación, y por lo tanto no podría tomarse como válido para separar ambas especies; sin embargo la hembra de B. citripes observada, recorría la franja de ida y vuelta caminando, sin volar hacia el extremo opuesto al llegar a la entrada, y tampoco lo hacía en zig-zag. Por lo tanto, mi conclusión es similar a la enunciada por Evans y Matthews (1974) en el sentido de que los patrones de comportamiento de ambas especies son muy similares, por lo que podrían ser una misma especie, quedando por estudiar más detalladamente, y a nivel estadístico, las diferencias observadas en la nivelación del montículo.

Otro caso particular que merece ser destacado aquí, es el de Hemidula singularis, que como fuera detallado en la sección correspondiente, en la nivelación del montículo interviene de manera fundamental el viento, que arrastra a gran distancia las partículas de arena removida. Para que esto suceda se combinan tres factores: el área de nidificación es ventosa y totalmente plana y desprovista de vegetación, lo cual permite que el viento sople intensamente a ras del suelo; y por último también es destacable que la orientación de los nidos parecería estar dada para favorecer este efecto, ya la línea que une la entrada con la franja de arena removida tiene la misma dirección en que el viento sopla con más frecuencia en la zona.

CIERRE TEMPORAL DEL NIDO

Durante la nidificación, los *Bembicini*, mantienen la entrada del nido cerrada casi en todo momento cuando no se encuentran en él, así, realizan cierres temporales al finalizar la excavación, o aún durante su transcurso, cuando se ausentan del lugar; después de ovipositar en la primera presa, o en la celdilla vacía; después de traer cada presa, y después de realizar la última visita del día.

Estos cierres temporales consisten en general de tapones de arena de pocos centímetros, que la avispa construye en la entrada de la celdilla, o en la entrada del nido, llamándose cierre temporal interno y externo respectivamente, es decir que teniendo en cuenta las diferentes oportunidades en que la avispa puede construir cierres temporales, y las dos posiciones de éstos, son muchas las combinaciones posibles que pueden presentarse en una misma especie, a lo que se suma el diferente grado de minuciosidad con que la avispa realice esta tarea.

De los cierres temporales internos es poco lo que puede decirse, ya que esta actividad, que es realizada bajo tierra, no puede ser estudiada sino con técnicas especiales; en general lo único observado por otros autores y por mí al excavar los nidos y en diferentes etapas de la nidificación, es su presencia o ausencia; así puede decirse que las especies de *Bicyrtes* estudiadas aquí, al igual que las estudiadas por otros autores, no construyen en ningún momento cierres internos; tampoco lo hacen *Rubrica nasuta* y *Editha in egra*, según lo expuesto aquí, mientras que las demás especies estudiadas mantienen un cierre temporal interno en casi todo momento en que no estén en el nido, excepto en algunos casos, como en *Selman notatus* en que este cierre es omitido cuando el aprovisionamiento es más intenso y por lo tanto la avispa trae con mayor frecuencia presas al nido. Este caso difiere del de *Stictia arcuata* que probablemente realice solo el tapón interno cuando el aprovisionamiento es más intenso.

Un tapón interno, si bien puede omitirse cuando el aprovisionamiento es intenso fue siempre comprobado inmediatamente después de la oviposición en *Trichostictia guttata*, *T. vulpina*, *Selman notatus*, *Hemidula singularis*, *Zyzyx chilensis* y *Stictia flexuosa*, y es probable que estas diferencias se deban a que su presencia que tendría valor fundamental para evitar el parasitismo, sería más importante cuando la celdilla contiene un huevo, que es más vulnerable que una larva ya bien desarrollada. Este rasgo es considerado como muy especializado por los autores, teniendo en cuenta que es presentado por grupos de avispas evolucionadas, y que falta en las más primitivas; sin embargo su ausencia en especies de *Rubrica* y de *Editha* no necesariamente indicaría que se trata de taxones primitivos de *Bembicini*, sino que podría obedecer a ciertas presiones selectivas que hubieran favorecido su pérdida secundaria.

El cierre temporal externo es presentado por todos los Bembicini y solo es omitido por algunas especies como Stictia arcuata cuando el aprovisionamiento es mas intenso; fuera de esto solo es posible observar un nido de un Bembicini con la entrada descubierta, en las siguientes situaciones: en la mayoría de las especies cuando el nido ha sido comenzado a construir y luego abandonado, a excepción de Trichostictia vulpina que cubría la entrada, aún de tales nidos; cuando la avispa se encuentra en el nido, pero Bembix citripes, al excavar, acumulaba en la entrada la arena removida desde adentro, cubriéndola, y es posible que este comportamiento tenga relación con el hábito de esta especie de pasar la noche y los períodos de descanso en el nido; también la entrada del nido permanece abierta mientras Rubrica nasuta realiza el desecho de presas. Esto indica que los Bembicini se encuentran en general bien adaptados a defenderse de los parasitoides que buscan entradas descubiertas para oviponer, cuyo comportamiento se explica en la sección correspondiente a estructura del nido; contrarrestan la acción de los que oviponen en la presa traída por la avispa, usando el tipo de transporte mesopedal, que hace que la presa quede oculta bajo el cuerpo de la avispa, que por otra parte no exige que esta sea dejada fuera del nido, expuesta al ataque.

La forma en que las avispas realizan este cierre temporal muestra ciertas diferencias, en cuanto a la minuciosidad con que es realizado. Un cierre temporal rápido que los Bembicini realizan generalmente luego de traer cada presa, consiste en arrojar algo de arena hacia atrás con las patas delanteras sobre la entrada del nido; un cierre mas prolijo puede significar mayor cantidad de arena arrojada sobre la entrada, por lo tanto con mayor pérdida de tiempo, y en algunos casos la arena que la avispa arroja sobre la entrada la saca de un solo lugar, construyendo entonces, como consecuencia, un corto túnel en dirección opuesta a la entrada. Este túnel accesorio opuesto fue observado en Rubrica nasuta, Bicyrtes simillima, Selman notatus y Editha integra. Evans (1966b) ha resumido las hipótesis sobre el origen y evolución de los túneles accesorios, llegando a la conclusión de que primitivamente algunas avispas que nidificaban en suelo no muy suelto, podrían haber obtenido arena para cerrar el nido temporalmente de determinados lugares que llama canteras (quarries), donde el suelo estuviera ya disgregado justamente por el trabajo de la avispa al excavar el nido; posteriormente, la posibilidad de desviar el ataque de los parasitoides hacia estos túneles, evitando el del verdadero nido, habría ejercido presión selectiva intensa para que este comportamiento se fijara e incluso se independizara del cierre temporal; es así, que algunas especies de Bembix los construyen formando un ángulo de 90° con respecto a la dirección del verdadero túnel, los mantienen o vuelven a construir en la medida que son rellenados accidentalmente, y en ellas no tienen relación con la obtención de arena para cerrar el nido temporalmente. Los casos aquí presentados resultarían un ejemplo de los orígenes de este comportamiento, ya que estos túneles habrían surgido como

una consecuencia de la obtención de arena o tierra para el cierre temporal, merece destacarse, confirmando la hipótesis de Evans, que las avispas que los construyen son aquellas que nidifican en terrenos compactos como R. nasuta y B. simillima, o en suelo arenoso con vegetación, como S. notatus y E. integra, para las cuales la obtención de arena o tierra resulta mas difícil.

El cierre temporal puede incluir además la utilización del abdomen para apisonar la arena del tapón: así las avispas realizan rápidos movimientos del abdomen golpeando el suelo con la placa pigidial (último tergito visible del gaster) en general moviendo a su vez el abdomen hacia uno y otro lado de manera de ampliar el área apisonada. La utilización del abdomen en general ocurre cuando el cierre temporal es realizado después de la oviposición, en la última visita del día, situación en que las avispas dedican mayor tiempo a estas tareas, probablemente aumentando la protección del nido, pero también este carácter está sujeto a mucha variación, encontrándose que por ejemplo Bicyrtes discisa y Editha integra apisonan la arena cada vez que traen una presa, o bien un mismo ejemplar lo utiliza solo algunas veces al traer presas, sin que se advierta la causa de tal variación.

En general todos los autores aceptan que el cierre temporal del nido es una actividad originada en una simplificación del cierre definitivo, ya que se produce en avispas especializadas en la misma etapa de la nidificación en que en las mas primitivas se realiza el definitivo; es decir, las avispas que primero cazan una presa y luego construyen el nido, realizan un solo cierre, que es el definitivo, después de introducir la presa en el nido y oviponer en ella; en otra fase mas evolucionada, en que las avispas primero construyen el nido y luego cazan la presa, siguen cerrando el nido después de construirlo, pero se trata de un cierre temporal, en general muy elaborado, mostrando su estrecha relación con el definitivo; en esta fase la avispa realiza el cierre definitivo luego de oviponer en la primera presa; en la fase siguiente, en que las avispas traen varias presas, nuevamente este cierre definitivo de la fase anterior se convierte en temporal. A su vez, se produce una reducción del tiempo utilizado para este cierre temporal, ya que resulta mas ventajoso que el tapón de arena sea suficientemente superficial como para que la avispa al quitarlo, reduzca al máximo su permanencia con la presa en la entrada del nido, evitando así el ataque de los parásitos.

CIERRE DEFINITIVO DEL NIDO

Esta es una actividad simple, de estructura bastante uniforme en todos los Bembicini; en general puede decirse que la avispa se ubica al revés de cuando excava el nido y va llenando el túnel, arrojando arena dentro de él; periódicamente la avispa entra retrocediendo, para apisonar la arena con rápidos movimientos del abdomen, cuyo último tergito, la placa nigridial, se halla especialmente modificado para realizar esta tarea.

Una vez que el túnel se encuentra cubierto, la avispa puede en algunos casos seguir arrojando arena en distintas direcciones en el terreno cercano a la entrada. Esta actividad puede tener diferente complejidad según la especie involucrada; por ejemplo: Stictia arcuata arroja algo de arena sobre la entrada del nido ya cubierta, pero sin modificar visiblemente el terreno, y demorando apenas algunos segundos las especies de Bicyrtes estudiadas aquí arrojan arena desde varias direcciones y excavan túneles accesorios, demorando alrededor de 15 minutos, y por último merecen un comentario aparte los comportamientos más complejos descritos aquí para Rubricanasa y Trichostictia guttata.

Individuos de estas especies demoraban más de 30 minutos en cerrar definitivamente el nido, y durante este tiempo, además de arrojar arena en diferentes direcciones en el terreno cercano a la entrada, manifestaban otro comportamiento: R. nasuta, que nidificaba en terreno con piedritas, arrastraba algunas de ellas hasta cerca de la entrada, donde el terreno había quedado desprovisto de ellas, y en el caso de T. guttata se observó el mismo patrón de comportamiento pero la avispa arrastraba hojitas y palitos, por nidificar entre la hojarasca; en ambos casos el resultado era el mismo: el terreno, sobre la entrada del nido, adquiriría el mismo aspecto que el de los alrededores, disimulándolo completamente. Creo que este caso, manifestado por estas dos especies, en que la estructura del comportamiento es similar, diferenciándose solo por el objeto hacia el cual está dirigido, y cuya función es la misma, debe considerarse como una homología más que como una convergencia evolutiva. Este comportamiento también fue observado en Stictia maculata por Matthews et al (1981), y por lo tanto podría ser que la mayoría de los Bembicini poseyeran esta capacidad potencial, que se manifestaría solo en algunos casos.

También creo que este patrón de comportamiento podría ser una característica de la agrupación y no de la especie, ya que las características del terreno en el cual nidifican los individuos altera este comportamiento y por ejemplo en la agrupación de R. nasuta de Otamendi, donde no había piedritas, este patrón de comportamiento no podría llevarse a cabo.

Evolutivamente la actividad de cierre definitivo de nido se manifiesta ya en los grupos más primitivos de avispas; los pertenecientes a la fase pompiloide que poseen la capacidad de excavar un nido, también los cierran.

APROVISIONAMIENTO

Para tratar el tema del aprovisionamiento, es necesario hacer una aclaración con respecto a la terminología utilizada corrientemente: Evans (1959) propuso el termino "delayed provisioning" (aprovisionamiento retardado) para el caso de Ammophila urnaria, en que el aprovisionamiento en masa era demorado por el mal tiempo hasta después del momento del nacimiento de la larva. En 1966, Evans define nuevamente el aprovisionamiento retardado de la misma manera, y lo diferencia del progresivo, ya que el primero implica un periodo de espera obligatorio, y por la ausencia de estimulación por parte de la larva; en 1970, Evans y Eberhard vuelven a definirlo como la situación en la que el aprovisionamiento no es completado, como resultado del mal tiempo o la escasez de presas. Hasta aquí parece apropiado decir que, según las sucesivas definiciones, el aprovisionamiento retardado es el aprovisionamiento en masa que se demora por factores ajenos a la avispa, como el mal tiempo o la escasez de presas; sin embargo Evans (1966), al clasificar los tipos de aprovisionamiento en Nyssoninae, le agregó a esta definición un concepto que nunca había utilizado antes ni utilizó después, y es que la demora fuera innata. Considero que entre el retraso accidental del aprovisionamiento en masa y un tipo de aprovisionamiento lento, debido a un cierto ritmo provocado por algún estímulo interno, hay diferencias importantes como para considerarlos por separado y bajo distintos nombres.

En esta clasificación de Evans (1966, p.450) deben introducirse algunas modificaciones: en principio la distinción mas importante entre "en masa" y "progresivo" es correcta, y resultaría dificultoso cambiar estos nombres, como fuera puntualizado por Evans (1966c), debido al uso que se ha impuesto desde hace mucho tiempo; pero es preferible introducir un cambio en sus definiciones: la única diferencia apuntada en esa clasificación, que la avispa espere o no el nacimiento de la larva para traer presas a la celdilla, no es la mas importante desde el punto de vista evolutivo, y además puede alterarse por un retraso accidental (mal tiempo) o por la flexibilidad del comportamiento de algunas especies, cuyos individuos pueden traer presas a la celdilla antes de que la larva nazca, a pesar de ser aprovisionadores progresivos. Creo que la diferencia fundamental entre ambos tipos la da la estimulación periódica de la avispa por parte de la larva cuando trae presas, que se da en el aprovisionamiento progresivo; este comportamiento, que representa un primer paso hacia el desarrollo de la sociabilidad, fue estudiado por Tsuneki (1956) en Bembix niponica, y por mi en Rubrica n. sutu, y si bien puede resultar riesgoso basar una clasificación en un carácter que solo es posible observar a través de técnicas especiales, en la mayoría de los casos es posible deducir, aun sin esta observación directa, cuando ocurren estos contactos, observando la posición de las presas y la larva dentro de la celdilla, así como el grado de desarrollo de la lar

va; por ejemplo, en el caso de Bicyrtes simillina, la larva se encontraba sobre la primera presa, en el fondo de la celdilla, y había otras presas que impedían el contacto con la hembra; por lo tanto se trataba de un aprovisionamiento en masa y no podría tratarse de uno progresivo.

De acuerdo con esto, el aprovisionamiento en masa es aquel en que no se produce contacto entre la hembra y la larva, y el progresivo es aquel en que se produce también puede agregarse, aunque hay excepciones, que en general en el primer caso la hembra no espera a que la larva nazca para traer mas presas, y en el segundo caso si lo hace.

Dentro de estos grupos, Evans (1966) reconoció una variante en cada uno: el aprovisionamiento en masa podía ser el típico o ser retardado, y el progresivo, podía ser truncado o completo; para el primer caso ya se ha esbozado aquí una modificación del concepto: cuando por causas ajenas a la avispa, como por ejemplo por mal tiempo o por escasez de presas, el aprovisionamiento en masa se prolonga, no parece conveniente crear para él una división aparte, ya que como queda puntualizado, es un hecho accidental. Aunque el retraso provoque que el aprovisionamiento se prolongue hasta después del nacimiento de la larva, es muy probable que los contactos entre ésta y la hembra no se produzcan, o no tengan importancia para el aprovisionamiento que seguirá, y concluirá rápidamente apenas las condiciones ambientales lo permitan. Así puede considerarse el aprovisionamiento retardado (delayed) como un caso especial del típico o rápido, en el que la hembra trae una determinada cantidad de presas inmediatamente después de oviponer, o de concluir la construcción de la celdilla, la que luego cierra definitivamente, hecho que en general se produce en el mismo día o en el siguiente cuando la larva aun no ha nacido. Dentro de este grupo se define aquí un tipo de aprovisionamiento en masa lento: la avispa trae presas al nido en forma pausada, sin que existan causas aparentes para la demora; esta lentitud, probablemente debida a condiciones internas de la avispa puede ocasionar que el aprovisionamiento se prolongue hasta después de que la larva haya nacido, pero como en el caso anterior la importancia de esto es reducida. Existen varios indicios que sugieren que Bicyrtes simillina estudiada aquí, presentaría este tipo de aprovisionamiento: en los datos presentados puede notarse la regularidad con que la avispa traía presas al nido, y si la causa de la lentitud fuera ajena a la avispa, como por ejemplo la escasez de presas, es probable que la frecuencia de la captura fuera muy irregular; además las condiciones ambientales no mostraban ninguna alteración evidente que hiciera suponer una escasez de presas en un lugar donde habitualmente son abundantes, prueba de esto es la presencia, año tras año, también de otras dos especies de Bicyrtes que aprovisionan estas presas en forma rápida; por otra parte hay indicios de que el aprovisionamiento lento sería un carácter propio de esta especie, ya que encontrar un ejemplar de Bicyrtes simillina en su nido es un hecho muy infrecuente. A pesar de que en este lugar

fueron realizados estudios durante 4 años, solo en 3 oportunidades, en diferentes años, fueron vistos individuos nidificando; esto indicaría que el tiempo pasado cada día en el nido es muy breve, como lo muestra el hecho de que durante todo el día 28/II solo estuvo 35 minutos en total en el nido, y el 1/III apenas 20 minutos. El cuarto indicio lo proporciona Evans (1966) en su resumen sobre las especies del género Bicyrtes, al señalar que varias de ellas tardan más de un día en aprovisionar una celdilla, y que el aprovisionamiento retardado es conocido en B. cuadrifasciata y B. ventralis; estos casos probablemente pertenezcan a este tipo de aprovisionamiento como fuera detallado en la sección correspondiente a Bicyrtes.

Dentro del segundo grupo, la sección correspondiente al aprovisionamiento progresivo truncado, definido como aquel en que la celdilla es llenada rápidamente cuando las presas son abundantes y el tiempo favorable, por lo que la celdilla es cerrada antes de que la larva esté totalmente desarrollada, incluye ejemplos muy variados, y probablemente, a medida que los estudios se profundicen, se llegue a la conclusión de que se trata de diferentes tipos, englobados en uno solo por escasez de información. El aprovisionamiento progresivo completo se da en la mayoría de los Bembicini, y los contactos entre la larva y la hembra son frecuentes, como vimos en la sección correspondiente a Rubrica nasuta.

Además de una modificación en el esquema de clasificación, la observación del aprovisionamiento en masa lento, propio de Bicyrtes simillima, hace más simple una hipótesis sobre el origen filogenético del aprovisionamiento progresivo, hasta ahora basada en ser originaria en el aprovisionamiento retardado, ya que en este último caso se atribuye a los factores ambientales demasiada importancia, y se debe recurrir a una gran flexibilidad de comportamiento, para no caer en una interpretación lamarckiana (Evans, 1966 p.491). Si en cambio la existencia de un aprovisionamiento en masa lento se confirmara plenamente, su relación con el origen del aprovisionamiento progresivo podría ser simple: a partir de aquella modalidad, sobre la cual actuarían las mismas presiones selectivas mencionadas por Evans (muchas presas son llevadas al nido cuando la larva ya es grande y no puede ser atacada por los cleptoparásitos) se habría intensificado la lentitud, hasta que aparecieron y cobraron importancia los contactos con la larva.

Casi simultáneamente con la publicación de esta hipótesis (Genise, 1982) apareció un trabajo de Parker et al. (1981) con observaciones sobre el aprovisionamiento en Ammophila aberti; estos autores encontraron que de 50 nidos revisados, 30 habían sido totalmente aprovisionados y contenían huevos, mientras que 14 contenían larvas en diferente grado de desarrollo, lo cual indicaba que podría tratarse de un aprovisionamiento que no fuera en masa. Estos autores llaman retardado (delayed) a este aprovisionamiento siguiendo a Evans (1966), y destacan que si el aprovisionamiento fuera retardado únicamente por el mal tiempo o la escasez de presas, la distinción entre este tipo y el "en masa" sería artificial, es decir que llegan

a la misma conclusión que aquí, pero además agregando que única prueba que confirmaría la presencia de un aprovisionamiento retardado sería que la avispa manifestara un ritmo lento de cacería aun cuando las presas fueran abundantes y el tiempo favorable para la actividad, agregando que la especie estudiada por ellos, A. aber-ti no parecería comportarse así de manera consistente. Esta situación es lo que se postula que sucede con Bicyrtes similima, y probablemente con algunas otras especies de Bicyrtes.

Al observar el comportamiento de las especies que aprovisionan sus nidos progresivamente como en el caso de los Bembicini, se tiene la sensación que la biomasa de presas aprovisionadas en relación con la de la avispa es mayor que en el caso de los aprovisionadores en masa; esta presunción motivó el estudio de este tema que será discutido a continuación. La relación de biomasa que expresaré en porcentaje y que resulta del coeficiente entre el peso de la avispa y el peso de las presas aprovisionadas, da una medida de la eficiencia del sistema integrado por la avispa, la larva y las presas y fue incluida aquí por la influencia que ejerce el tipo de aprovisionamiento sobre este sistema, como veremos mas adelante. Este tema no parece haber sido abordado por ningún autor, y los pocos datos fueron en algunos casos obtenidos por mi y en otros tomados de algunos trabajos de Kurczewski, autor que utilizaba el peso de las presas y de las avispas con otros objetivos. Una revisión de estos datos permitirá poner de manifiesto la influencia del aprovisionamiento progresivo en la eficiencia del sistema.

Kurczewski y Kurczewski (1968) registraron algunos casos de las Pompilidae, grupo mas primitivo que las Sphecidae, y cuyos representantes cazan un único ejemplar de araña para alimento de la larva; el valor promedio que se extrae de este trabajo, sobre 43 casos analizados, es de 52,1%, es decir que las Pompilidae deben almacenar el doble de su propio peso para obtener una avispa hija de igual tamaño.

Para la familia Sphecidae pueden citarse algunos casos conocidos, los cuales afortunadamente corresponden a subfamilias distintas, lo cual permite obtener un panorama mas amplio. Seguiré aquí, para la presentación de los datos, un orden concordante con la filogenia de la familia, representada en las figuras 84, 85 y 86 que serán utilizadas en la explicación de la evolución de los mecanismos de transporte de presas.

Para la subfamilia Sphecinae he tomado personalmente varios datos: Frionyx bifoveolatus (Sphecini) aprovisiona una única presa (Saltatoria, Acrididae) en la celdilla, y la relación de biomasa es 21%, y en el caso de Sphex argentinus (Sphecini), que aprovisiona varias presas (Saltatoria, Tettigonoidea), es 11%; dentro de la misma subfamilia, pero en la tribu Sceliphronini las hembras de Sceliphro asiaticum cazan varias arañas pequeñas, que aprovisionan en masa, y la relación de biomasa que obtuve es 26,5%. Para la subfamilia Pemphredoninae conozco dos datos dados por Kurczewski y Lane (1974) para dos especies de Mimesa, las cuales aprovi-

sionan en masa sus celdillas con cierto número de ejemplares pequeños de Cicadellidae (Homoptera): para M. basirufa la relación es 37%, y para M. cressoni 27%. Para las Crabroninae existen también algunos datos aislados: en Oxybelini, Oxybelus cressoni, según los datos de Kurczewski (1972), posee una relación de biomasa de 26%; esta avispa aprovisiona en masa varios ejemplares de Diptera en las celdillas. De Crabronini se conocen datos sobre 3 géneros distintos: Crabro rufibasis y C. arcadensis aprovisionan varios ejemplares de Diptera en las celdillas, y la relación es 23% para el primero y 31% para el segundo, según Miller y Kurczewski (1976); según estos mismos autores (1972) en Entomognathus texana, que aprovisiona en masa varios ejemplares de Coleoptera es 25%. Para la subfamilia Larrinae se conocen también varios datos; según Kurczewski y Ginsburg (1971), Tachytes validus que aprovisiona en masa varios ejemplares de Tettigonoidea (Saltatoria), la relación es 23%; en Diploplectron plegowi, que aprovisiona en masa Heteroptera, la relación que se extrae de los datos presentados por Kurczewski (1972) es 36%; Tachysphex pechumani, que aprovisiona la celdilla con una sola presa (Saltatoria, Acrididae), según Kurczewski y Elliot (1978), tiene una relación de 25%; las especies de los géneros Miscophus y Nitelopterus aprovisionan sus celdillas en masa con pequeñas arañas, y las relaciones encontradas por Kurczewski (1969) son, en Miscophus americanus 57%, en Nitelopterus kansensis y N. slossonae slossonae 20%; por último el mismo autor (1976) encontró para Liris muesebecki que aprovisiona en masa varios ejemplares de Grilloidea (Saltatoria), que la relación era 41%. Personalmente obtuve datos sobre Larra sp., la cual para un único ejemplar de Gryllotalpidae (Saltatoria), sobre el que deposita un huevo; en este caso la relación era 10%.

Sobre las Nyssoninae casi no conozco otros datos que los que presento aquí sobre Bembicini; solamente Kurczewski y Kurczewski (1971) indican que fue coleccionado un ejemplar de Ochleroptera bipunctata que pesaba 13 mg, llevando una presa de 4 mg; si tenemos en cuenta que Evans (1966) encontró que los nidos contenían en promedio 11 presas, la relación sería 29%. Sobre los Bembicini los datos propios que puedo presentar son los siguientes: Bicyrtes variegata aprovisionaba las celdillas con 3 a 6 larvas del quinto estadio de Nezara viridula (Heteroptera), siendo la relación de biomasa 20%, mientras que B. discisa lo hacía con 16 larvas del cuarto estadio que, aunque un poco más chicas, daban una relación de biomasa de 10%. Ambas especies aprovisionan sus nidos en masa, por lo que la obtención de los datos es relativamente simple, pero cuando se trata de aprovisionadores progresivos la obtención de estos datos se dificulta, ya que el número total de presas que son traídas al nido frecuentemente no se tiene en cuenta, pues demandaría la presencia del observador junto a un solo nido por una semana, solo para la obtención de este dato, a lo que se agrega el alto riesgo de que algunas presas sean pasadas por alto, por lo cual no se justifica. Un método indirecto es el recuento de los

restos que quedan en la celdilla después que la larva haya completado su desarrollo. Según fue dicho en la sección correspondiente a Editha integra, en cada celdilla de los nidos de esta especie quedan restos correspondientes a 28 mariposas en promedio; teniendo en cuenta el peso seco de la avispa y de las presas, la relación es 9,5%.

Esto no puede ser realizado con exactitud con los Bembicini cazadores de dípteros ya que parecería que muchos de los restos se rompen y se hacen irreconocibles, como veremos en el siguiente caso de Stictia arcuata: un individuo estudiado trajo en sus 2 últimos días de aprovisionamiento en total 53 presas, y al estudiar el contenido de esta celdilla se llegaron a reconocer 31 presas enteras y restos de otras 31; considero que este total de 62 presas debe ser menor que la cantidad de presas que realmente trajo al nido. Aun considerando que esta cantidad estuviera subestimada, con estos valores la relación de biomasa sería 9,2%.

Los datos aportados por Evans (1966) sobre la cantidad total de presas traídas al nido por algunas especies de Bembicini reflejan, sin embargo, valores mucho menores: para Stictiella, cuyo aprovisionamiento es en masa, encontró que los nidos contenían entre 7 y 21 mariposas; para Glenostictia encontró capullos rodeados por restos de 40 moscas y abejas; para Steniolia calculó un total de 18 o más presas por larva; para Stictia carolina la cantidad total de presas oscilaba entre 15 y 23 en un lugar de estudio, y entre 25 y 35 en otro lugar, correspondiendo estas diferencias a los distintos tamaños de las presas, pero este autor dice que Hartman estimó un total de 63 presas por larva; para Zyzyx chilensis, Janvier (1928) estimó entre 20 y 30 presas el número total, y para Bembix amoena, Evans (1966) calculó 30 en total. Estas cifras son mucho menores que las calculadas aquí para Stictia arcuata, y esta diferencia puede deberse a factores tales como el tamaño de la presa, y otros no estudiados, o bien aquellas cifras pueden estar subestimadas ya que, como vimos, una cierta cantidad de restos parece disgregarse.

La primera diferencia significativa que surge de los datos, es que las Pompilidae tienen en promedio una relación de biomasa de 52,1%, mientras que en las Sphecidae es de 24,3%; si consideramos que todos los representantes de la primera familia predan exclusivamente sobre arañas, mientras que los que se conocen de la segunda lo hacen además de estos artrópodos, sobre 5 órdenes distintos de insectos, podemos suponer que la predación sobre un solo grupo de presas permite una mejor adaptación para el mayor aprovechamiento de ellas, mientras que la extraordinaria diversidad de las Sphecidae, acompañada de un amplio espectro de presas, está indicando una reducción de la relación de biomasa en beneficio de la conquista de nichos ecológicos nuevos.

Surge también de los datos que las Sphecidae que cazan una sola presa por celdilla <sup>o</sup> poseen relaciones de biomasa bajas, contrariamente a lo que sucede con las Pompilidae, por lo que se descarta que la cacería de una sola presa implique nece-

sariamente una alta relación de biomasa, y por el contrario parecería ser que la modalidad de cazar varias presas pequeñas, en vez de una única más grande, no solamente se vio favorecida por la ampliación del espectro de posibles presas, la evolución de los mecanismos de transporte más ventajosos, y la posibilidad de desarrollar otros comportamientos relacionados más especializados, sino también por un pequeño aumento en la relación de biomasa.

El caso de los Bembicini merece especial atención: la relación de biomasa de Bicyrtes variegata y B. discisa, ambos proveedores en masa de Heteroptera, es 20% y 10% respectivamente, mientras que la relación calculada para Editha integra y para Stictia arcuata, proveedores progresivos de Lepidoptera y Diptera respectivamente alcanza solo 9,5% y 9,2%, los valores más bajos registrados para Sphecidae. Las causas de la relación tan baja no son tan claras, ya que si bien, como dijimos antes, fundamentalmente se debe a un proceso de adaptación a la presa, en este caso no existen razones evidentes que justifiquen valores tan bajos, ya que si bien en principio la cacería de lepidópteros es única en Sphecidae, y por lo tanto podría pensarse que la presa sea poco aprovechable, el caso de los que aprovisionan dípteros, en cambio, es totalmente diferente, ya que la mayoría de los Bembicini lo hacen, lo que indica que debería haber una buena adaptación, y por otra parte esas mismas presas son cazadas por varios representantes de las Crabroninae, con relaciones entre 26 y 31%.

Otro dato no presentado hasta ahora podría ayudar a aclarar la causa de estas relaciones tan bajas; Bicyrtes simillima es una especie que como fue dicho realiza aprovisionamiento en masa lento, un estado de transición entre el aprovisionamiento en masa rápido y el aprovisionamiento progresivo; aprovisiona heterópteros igual que el resto de las especies del género. Un individuo había traído a la celdilla 11 presas y es probable que al día siguiente trajera más; aun así contando únicamente estas presas la relación de biomasa es 8,28%. En este caso resulta aun mucho más difícil que en el caso de los Bembicini proveedores de dípteros, pensar en una escasa adaptación a la presa, ya que todas las especies del género las cazan, e incluso las dos restantes estudiadas aquí, B. variegata y B. discisa, cazan la misma especie de presa, lo que descarta aun más esta idea considerando que ambas presentan eficiencias altas.

De todo esto surge que sería el aprovisionamiento progresivo el causante de la reducción de la eficiencia en algunos Bembicini, ya que claramente puede verse que es en las especies que poseen este tipo de aprovisionamiento donde esta reducción tiene lugar; incluso en el caso de Bicyrtes, considerando lo expuesto, no parecerían quedar muchas dudas al respecto.

La manera en que el aprovisionamiento progresivo influye sobre la cantidad de presas traídas al nido es un tema difícil de tratar por la ausencia total de datos podría suponerse que la avispa trajera al nido más presas que las estrictamente

necesarias, probablemente como consecuencia de una combinación de otros factores; por ejemplo si por alguna causa la avispa no pudiera cerrar el nido mientras la larva no termine su desarrollo, es probable que la avispa continuara trayendo presas innecesarias, debido a estímulos internos que influyeran sobre la tendencia a esta actividad. Estos interrogantes, y otros planteados durante esta discusión, podrán ser aclarados por futuras investigaciones y por datos estadísticos sobre este tema, que aun no ha sido tratado por ningún autor, y que, ante la falta de datos para tratarlo en profundidad, aquí solamente se pretendió introducir.

### SELECCION DE PRESAS

La selección de presas en avispas solitarias tiene dos aspectos diferentes: la selección de diferentes especies de presas por un individuo, o por individuos de una agrupación particular de avispas, y los diferentes tipos de presas que cazan los distintos componentes de un determinado taxon, por ejemplo en este caso de la tribu Bembicini, rasgo determinado genéticamente y adquirido en el proceso evolutivo según presiones selectivas particulares.

En el primer caso las diferencias individuales en la selección de presas fueron observadas y tratadas de explicar por algunos autores, esbozándose varias hipótesis que creo interesante analizar aquí, basándome en mis observaciones sobre Rubrica nasuta.

Wheeler (1923) propuso como especulación teórica que la especificidad en los Hymenoptera se desarrollaría tal vez a lo largo de "linajes", en los que las hembras aprovisionan sus nidos con las mismas especies de presas con las que fueron alimentadas siendo larvas. Esta hipótesis del condicionamiento preimaginal, fue mencionada posteriormente, aunque algo modificada, por Pickard (1975) para explicar diferencias individuales en la selección de presas. Sin embargo su aplicación no parece apropiada en este caso, si se tiene en cuenta el estudio sobre condicionamiento preimaginal hecho por Thorpe (1956). Este autor confirmó su existencia en una especie de avispa endoparasitoide y monófaga, por lo tanto muy distante filogenéticamente, y en otros aspectos, de las avispas predadoras oligófagas; además comprobó que se trataba de una causa secundaria en la selección de presas, cuyos resultados podían alterarse sustancialmente por la acción del medio sobre el adulto recién emergido. Si bien esto no lleva a descartar completamente esta hipótesis, la limita en sus alcances, por lo menos hasta la obtención de nuevos datos experimentales. Las observaciones presentadas aquí sobre la agrupación de Rubrica nasuta de Otamendi sugieren que no había un condicionamiento preimaginal importante, ya que los individuos que emergían en enero y que habían sido alimentados con especies de Tabanidae, cazaban especies de Syrphidae, y los que emergían a fines de febrero y habían sido alimentados con las de Syrphidae, cazaban Tabanidae.

Bristowe (1948) también cita avispas que nidifican <sup>u</sup> juntas y cazan presas diferentes, y propone una hipótesis que parece mas probable para explicar las diferencias en la utilización de distintos lugares de cacería, por ejemplo, plantas que debido a sus características son visitadas por insectos diferentes.

En el primer caso aquí presentado para R. nasuta de Córdoba, se explotaban dos lugares de cacería, el de las plantas de Mirabilis jalapa (Nyctaginaceae), donde la presencia exclusiva de Hermetia sp. (Diptera, Stratiomyidae) provocaría su exclusividad en los nidos, y las flores de otras plantas del lugar visitadas por

otros dípteros; la extensión cubierta por M. jalapa, y su proximidad, harían que este lugar fuera más ventajoso, de allí la diferente proporción observada entre las avispas condicionadas a uno y otro.

Esta hipótesis, basada en el condicionamiento a un lugar de cacería, que luego también adoptó Evans (1963) para explicar diferencias individuales en algunas agrupaciones de Bembix, puede explicar bien cualquiera de los casos presentados, y es la que parece más adecuada. Tinbergen (1951), si bien reconoce cierta preferencia por territorios de caza favorables, niega la existencia de condicionamiento en el comportamiento de cacería de Philanthus triangulum (Sphecidae, Philanthinae). Es probable que en avispas monófagas como ésta, que caza exclusivamente abejas (Apis mellifera) el condicionamiento a un lugar de cacería juegue un papel secundario; sin embargo Iwata (1976) menciona que fueron hallados individuos de esta especie acechando cerca de la colmena.

También las avispas que cazan presas no asociadas a un microhabitat especial, o asociadas a hábitats muy amplios, carecerían de un lugar de cacería preciso al cual dirigirse repetidamente en busca de presas, y por lo tanto solo sería posible encontrar preferencias por secciones de su área de acción.

Es ilustrativo mencionar dos hipótesis más, propuestas posteriormente a la de Bristowe (1948). Iwata (1976) cita un ejemplo de diferencias individuales en la selección de presas en Batazonellus unifasciatus (Pompilidae): observó en un mismo lugar dos hembras, cada una aprovisionando sus nidos exclusivamente con una especie de araña, y menciona que probablemente las diferencias observadas se deban a la atracción hacia la especie de la primera presa con la cual la avispa hubiera entrado en contacto después de la emergencia, especie que seguirá cazando siempre. Si bien no puede descartarse en primera instancia la influencia de la primera presa cazada, (las experiencias de Thorpe (1956) muestran que el adulto recién emergido es susceptible a este tipo de condicionamiento) su aplicación no sería posible en los casos aquí presentados para R. nasuta, ni en la mayoría de los conocidos: para el individuo que cazaba varias especies de Stratiomyidae y Syrphidae está claro que lo único que influía en su selección era la asociación entre estos dípteros y determinadas flores, y que la primera presa cazada, sea cual fuera, no tendría importancia.

Tsuneki (1963) encontró diferencias individuales en una agrupación de Sphex argentatus fumosus (Sphecidae, Sphecinae), planteando cuatro hipótesis posibles, sin mencionar su origen: una, la de la abundancia relativa de las especies presa, otra, semejante a la de Iwata (1976) de la primera presa obtenida; otra, similar a la de Bristowe (1948) del microhábitat preferido; y una cuarta, que interpreta las diferencias como los primeros pasos hacia una preferencia hereditaria por una cierta especie de presa, es decir, como un proceso de especiación incipiente. Tsuneki apoya esta última hipótesis, ya que la tercera no le parece conveniente, de-

te dípteros, Glenostictia es bastante particular cazando dípteros, heterópteros, homópteros e himenópteros, y las de Stictiella cazan lepidópteros. Cabe mencionar un detalle de este esquema general: para ciertos géneros cuyas especies cazan exclusivamente especies de Diptera, se han citado observaciones sobre cacerías ocasionales de algunos Lepidoptera; según lo presentado aquí, y de la bibliografía, se sabe de algunas especies de Stictia, Zyzyx, Rubrica y Trichostictia fueron observadas cazando ocasionalmente algún Lepidoptera, principalmente de la familia Hesperidae; Llano (1959) observó a Bembix citripes cazando también algún himenóptero.

La situación del género Bembix es bastante particular, ya que si bien la mayoría de sus especies cazan dípteros, algunas especies australianas cazan exclusivamente zygópteros (Odonata), otra caza planipenios, y otras cazan himenópteros, encontrándose dos especies que cazan insectos de dos ordenes diferentes: distintas agrupaciones de B. variabilis cazan dípteros y odonatos respectivamente, y diferentes agrupaciones de B. moma cazan dípteros e himenópteros. Posteriormente a estos datos presentados por Evans y Matthews (1973), Evans (1978) encontró que Bembix stenabdoma, en los Estados Unidos, cazaba especies de Chrysopidae (Planipennia).

Considerando los datos conocidos hasta 1966, Evans propuso la siguiente hipótesis sobre la evolución de estas preferencias: las Nyssoninae de las tribus más primitivas cazan especies de Hemipteroides, por lo que los Bembicini, que son los más especializados, habrían evolucionado a partir de antepasados con este tipo de presa; de hecho se mantiene esta preferencia en las especies de Bicyrtes. Para Evans, la cacería de lepidópteros, realizada por Stictiella y Editha, resulta la representación de un paso intermedio en la adquisición del hábito de cazar dípteros. Este autor considera que los Lepidoptera son voladores menos hábiles y más asociados a las plantas que los Diptera, y por lo tanto la transición de Hemiptera a Lepidoptera implicaría cambios mucho menores en el comportamiento de cacería que una transición directa a los Diptera, pero los Lepidoptera proveerían un campo mucho menor para su explotación que los Diptera, ya que la mayoría de los Lepidoptera son nocturnos. Completando el esquema proporcionado por este autor, los casos de Microbembex y Glenostictia resultan especiales: el primero habría evolucionado a partir de un antepasado cazador de Heteroptera, teniendo en cuenta su afinidad morfológica con Bicyrtes, y el segundo lo habría hecho a partir de un cazador de Diptera, ya que siguen siendo estos insectos las principales presas de las especies de este género.

Sin lugar a dudas la cacería de Odonata y Planipennia es una adquisición secundaria del género Bembix, que favorece la eliminación de competencia interespecífica con especies cogenéricas cazadoras de dípteros.

Posteriormente Bohart y Menke (1976), al tratar la tribu Bembicini, hablan de una progresión general en el espectro de las presas, desde Hemiptera, hasta Dip-

tera y Lepidoptera, con usos ocasionales de Hymenoptera, Homoptera, Odonata y Planipennia. Esta concepción de que la utilización de Lepidoptera no sería un paso intermedio, sino la culminación de una línea evolutiva, fue simplemente esbozado por estos autores sin ser analizada; sin embargo creo que este punto de vista es mas apropiado que el propuesto por Evans (1966) por las razones que discutiré mas abajo.

En principio, existe una coincidencia entre todos los autores: la cacería de Hemiptera es un rasgo primitivo que se presenta en el género Bicyrtes; coincidentemente con esto, las especies del género Bicyrtes también muestran rasgos etológicos primitivos, como son la construcción de nidos multicelulares y el aprovisionamiento en masa; morfológicamente también son poco especializadas, lo que completa un cuadro coherente, del que se puede concluir que las especies del género Bicyrtes están entre las mas primitivas de la tribu Bembicini. Esta coherencia entre el grado de especialización de los caracteres etológicos y de los morfológicos se presenta en casi todas las especies de Sphecidae estudiadas en profundidad, y en general, cuando no sucede así, existen argumentos que permiten justificar la presencia de un rasgo etológico primitivo en un grupo especializado; teniendo en cuenta esto, si el comportamiento de cazar Lepidoptera fuera un rasgo primitivo, deberíamos esperar que tanto las especies de Editha como las de Stictiella también fueran morfológicamente menos especializadas que las cazadoras de dípteros, lo que no se observa, ya que ambos géneros ocupan una posición que refleja un elevado grado de especialización en el dendrograma de la tribu; por ejemplo las especies de Hemidula, morfológicamente mas primitivas que las de Editha, cazan Diptera. Etológicamente también puede decirse que Editha es un género especializado, considerando la construcción de nidos bicelulares, el aprovisionamiento progresivo, y la selección de una presa especial, más pequeña, para depositar el huevo.

En general puede decirse que al analizar un grupo determinado de avispas, se encuentra que el rasgo mas frecuente es siempre también el mas primitivo, y que los casos particulares, representan siempre casos de especialización secundaria; en este caso, por lo menos dentro de la línea filética que agrupa a los géneros exclusivamente neotropicales y a Bembix, puede decirse que la cacería de dípteros es lo común, y a su vez lo primitivo, mientras que la cacería de insectos de otros órdenes, en ciertos casos particulares, sería una adquisición secundaria.

Teniendo en cuenta estas conclusiones, también debe modificarse la interpretación que hace Evans (1966) al considerar como atavismo el comportamiento de las especies de géneros como Zyzyx, Trichostictia, Stictia y Rubrica de cazar ocasionalmente lepidópteros. Creo que este comportamiento debe interpretarse como una falta de precisión en el estímulo clave que desencadena la cacería, y por lo tanto ciertas especies están en condiciones de cazar presas que de alguna manera sean parecidas a dípteros; esta hipótesis se apoya en que en la mayoría de los casos

esas presas son especies de Hesperidae, posiblemente una de las familias de Lepidoptera cuyos representantes se parecen mas a los Diptera, siendo esta la explicación de su cacería, ya que esta preferencia es manifestada por especies de géneros no muy cercanamente emparentados, y de distintas regiones geográficas, descartándose por lo tanto la influencia de alguno de estos factores.

Considerando esta falta de precisión en el estímulo clave, resulta lógico pensar que algún grupo se hubiera especializado en la cacería exclusiva de lepidópteros, favorecido por la falta de competencia, y este sería el caso de Editha y Stictiella. Esta explicación de las causas de la cacería de lepidópteros, también creo que es mas consistente que la expresada por Evans (1966), ya que si bien existen muchos dípteros que no están asociados a las plantas, existen muchos otros que si lo están, y que de hecho son cazados en gran cantidad por los Bembicini, como por ejemplo las especies de Syrphidae. El caso de dípteros no asociados a las plantas que son frecuentemente cazados cerca de mamíferos, como por ejemplo los Tabanidae, creo que se trata de un caso de coevolución, en el que cierto grupo de Diptera especializados evolucionó hacia la hematofagia, y que paralelamente ciertas especies de avispas adquirieron el comportamiento de acercarse a los mamíferos para cazar, favorecidos selectivamente por el gran número de presas disponibles; ya que la mayoría de las avispas cazan en la vegetación creo que la utilización de mamíferos como fuente de presas debe ser un rasgo muy especializado, adquirido solo por algunos Bembicini también especializados, y por lo tanto creo posible una transición directa desde hemípteros hacia dípteros asociados a plantas, sin que esto implique cambios comportamentales bruscos. Otro argumento utilizado por Evans, referido a que los Lepidoptera ofrecen un campo mucho menor para su explotación que los Diptera, lo que habría causado que la gran mayoría de los Bembicini hubiera preferido este grupo, también es discutible, ya que si bien la mayoría de los Lepidoptera son nocturnos, la diversidad de presas no resulta tan importante como su abundancia, y para el caso sería lo mismo una única especie selectivamente muy exitosa y abundante que varias especies no tan exitosas ni abundantes; por ejemplo, de la especie Colias lesbia (Lepidoptera), cazada por Editha integra, se encuentran concentraciones tan grandes que podrían abastecer de presas la misma cantidad de nidos que muchas especies de Diptera de las mismas áreas.

Otro dato puede sumarse a estos argumentos: la introducción de un lepidóptero en el nido es adaptativamente mas desventajosa que la de un díptero, como se verá, en la sección correspondiente, ya que está mas expuesta al ataque de parásitos, y por lo tanto solo es explicable su presencia teniendo en cuenta el éxito adaptativo que representa la cacería de un tipo de presa sin soportar competencia.

Si consideramos a Bicyrtos como mas primitiva, entonces deberíamos aceptar que de la introducción directa realizada por las especies de este género, es decir, sin que la presa quede momentaneamente expuesta en la entrada del nido, se pasó a

a la indirecta, con la cacería de lepidópteros, y nuevamente se volvió a la directa como una adquisición secundaria en la cacería de dípteros. Es evidente que la explicación por el otro camino es mas simple, involucrando solo un caso de regresión evolutiva.

Todos estos argumentos hacen suponer entonces que la secuencia evolutiva en Bembicini habría sido de hemípteros a dípteros, y a lepidópteros, a los que se agregan los casos particulares de cacería de otros órdenes de insectos ya apuntados.

MECANISMOS DE TRANSPORTE DE PRESAS

Para una mejor comprensión de la filogenia de este comportamiento y de la posición de los Bembicini en su evolución, creo interesante dar un panorama general que abarque la mayoría de las avispas predadoras. Esta revisión fue publicada por mí recientemente (Genise, 1980).

La forma en que las avispas transportan su presa desde el lugar de captura hasta el nido, ha sido, desde hace tiempo, uno de los patrones comportamentales al cual se ha brindado mayor atención. Iwata (1942) propuso la primera clasificación para los diversos tipos de transporte; posteriormente lo hizo Evans (1962) modificando la anterior y proponiendo un esquema evolutivo para esta actividad. Su clasificación agrupa en 7 tipos de igual categoría los diferentes métodos de transporte: el mandibular tipo 1 (M1), en el que la avispa toma a la presa con las mandíbulas y la arrastra caminando hacia atrás; el mandibular tipo 2 (M2), en el que la presa es montada por la avispa y tomada con las mandíbulas, y llevada caminando hacia adelante; el mandibular tipo 3 (M3), en el que la avispa toma a la presa con las mandíbulas y vuela con ella; el pedal tipo 1 (P1), en el que la avispa vuela tomando a la presa con el segundo par de patas; el pedal tipo 2 (P2), en el que la avispa utiliza el tercer par de patas; el abdominal tipo 1 (A1) en el que la avispa lleva a la presa clavada en el acuijón, y el abdominal tipo 2 (A2) en el que la avispa utiliza sus últimos escleritos del abdomen modificados para llevar la presa.

Esta clasificación se ha aceptado desde entonces sin modificaciones, ya que su ordenamiento es claramente representativo y útil. Sin embargo, la información obtenida desde 1962 me permitió actualizarla, profundizando más el origen y evolución de los distintos tipos de transporte, para los que propuse nuevos nombres; sumada a parte de esta información presenté una observación sobre Sceliphron asiaticum (Sphecinae, Sceliphronini) que hizo necesaria una reevaluación del status de los tipos mandibulares para asegurar que los diferentes métodos de transporte agrupados bajo la palabra "tipo" tuvieran similar categoría y significación.

Sceliphron asiaticum como todas las especies del género, aprovisiona su celdilla de barro con arañas, que caza entre la vegetación. El pequeño tamaño de las presas permite el transporte en vuelo de éstas hasta el nido; las arañas son tomadas con las mandíbulas, en un caso típico de mecanismo mandibular del tipo 3 (M3). Sin embargo, en varias oportunidades observé a S. asiaticum atacando individuos adultos de Parawixia audax (Araneidae) de dimensiones más grandes que el diámetro de la celdilla y por lo tanto inutilizables para el aprovisionamiento (Eberhard (1971) observó que Sceliphron caementarium, por el contrario, elude los individuos grandes de Araneus cornutus, mostrando una mayor precisión en el estímulo desencadenante).

Una vez capturada esta presa grande, tuve ocasión de presenciar su transporte, que permite advertir hasta que punto éste puede modificarse de acuerdo con el peso o la forma de la presa, modificaciones que sería difícil provocar experimentalmente, y que se presentan con baja frecuencia en forma natural.

Observé un individuo de S. asiaticum arrastrando un adulto de P. audax hacia atrás, en la forma típica en que lo hace la mayoría de las Pompilidae, correspondiente al mecanismo mandibular del tipo 1 (M1). Luego de recorrer así 1 metro, la presa fue abandonada.

Resulta aclaratorio analizar este caso desde el punto de vista mecánico, para comprobar si efectivamente el peso y la forma de la presa eran los factores limitantes que permitían únicamente este método de transporte, o si su presencia pudiera obedecer a otros factores. A pesar de que los conocimientos en el tema de la aerodinamia del vuelo de insectos no son suficientes como para proporcionar una fórmula que indique la carga máxima que podría transportar un ejemplar de S. asiaticum en vuelo, no es desacertado pensar que no pueda volar con una carga 4 veces su propio peso, ya que un adulto de P. audax pesa en promedio 0,451 g (N=25) y una hembra de S. asiaticum 0,135 g (N=22). Iwata (1976), que recogió numerosos datos de los pesos de las presas y avispas, asegura que en los Sphecoidea la presa llevada en vuelo no excede de 1,2 veces el peso de la avispa. Con estos datos parece razonable afirmar que ese ejemplar de S. asiaticum no volaba con la presa por el excesivo peso de ésta.

El transporte por tierra puede realizarse caminando hacia adelante (M2) o hacia atrás (M1); las avispas que utilizan la primera forma cazan presas alargadas que pueden ser montadas con facilidad, o bien poseen adaptaciones comportamentales y/o morfológicas que ayudan a esta forma de transporte. Un araña, en cambio, es prácticamente imposible de montar, como se desprende de análisis de las medidas de sus apéndices y de los de la avispa. En conclusión a esta avispa le queda como única alternativa desde el punto de vista mecánico, arrastrar la araña caminando hacia atrás para transportarla, de lo que se desprende que el método de transporte una vez que la presa es tomada con las mandíbulas, depende exclusivamente de la forma y peso de la presa, que actuarían como factores limitantes.

El cambio de M3 a M1 fue observado también por Janvier (1926) en Sphex latreillei (Sphecinae); también en el género Miscophus (Larrinae), cuyas especies provisionan su celdilla con arañas, y en este caso el tamaño relativo de éstas es muy variado, y el método de transporte difiere con él (Kurczewski, 1969), utilizando el M3, M2 o M1 según el peso y tamaño de la presa; Kurczewski y Elliot (1978) observaron que cuando el peso de la presa superaba el doble del de la avispa, Tachysphex pechumani (Larrinae), la transportaba por tierra, y si no lo superaba volaba con ella; según Evans y Yoshimoto (1962), en Anoplius apiculatus (Pompilidae) el transporte puede ser por aire, por tierra hacia adelante o hacia atrás se-

gún las dimensiones de la presa.

Otro ejemplo puede tomarse de cualquier pompílido que arrastre su presa hacia atrás y se vea obligado a descender por un barranco; en este caso invierte su marcha y desciende caminando hacia adelante, con la araña colgando, simplemente porque resulta más ventajoso desde el punto de vista de las fuerzas que actúan sobre la avispa. En una superficie horizontal y accidentada, como es el suelo, resulta más fácil tirar de un cuerpo que empujarlo hacia adelante, por lo que la única opción posible es arrastrar a la araña tirando de ella y caminando hacia atrás.

La importancia de la observación sobre Sceliphron asiaticum y de estos antecedentes presentados, radica en que de ellos puede deducirse que los diferentes tipos de transporte mandibular dependen de la forma y tamaño de la presa, y no de diferentes circuitos neuromusculares fijados genéticamente, como probablemente sí sea el caso de los restantes tipos de transporte. Es decir todas las avispas tendrían la capacidad de volar con su presa, pero sólo lo hacen cuando el peso de ésta es reducido, si no pueden levantar vuelo, probablemente tratarán de arrastrar la montándola y caminando normalmente hacia adelante, pero si, como en el caso de las arañas, éstas tienen una forma inapropiada, deberán arrastrarlas caminando hacia atrás. Es lógico pensar que la capacidad de volar o de caminar hacia adelante ya se encontraba presente cuando los Auplopodini (Pompilidae) adquirieron el comportamiento de cortar las patas de las arañas que cazan, cuando en la evolución apareció cualquiera de las otras variantes que permitieron a los pompílidos volar con su presa o caminar con ella hacia adelante.

Las modificaciones a la clasificación de Evans (1962) surgen de lo expuesto anteriormente, que puede resumirse así: una vez capturada la presa, existe en cada especie un circuito neuromuscular determinado genéticamente que hace que la avispa la tome con las mandíbulas, o con el segundo par de patas, o con el tercero, o la clave en el agujijón, o la tome con el extremo del abdomen. Este es el componente fijo del transporte sobre el cual actúa la selección directamente. A aquellas avispas que toman la presa con las mandíbulas se le presentan tres alternativas que dependen de las características de la presa: volar, arrastrarla caminando hacia adelante o caminando hacia atrás; las tres alternativas pueden encontrarse presentes en cada especie, y ninguna de ellas parece estar fijada genéticamente en particular. La selección actúa favoreciendo el uso de presas chicas que permiten el vuelo, pero no directamente la forma de transporte mandibular que es una consecuencia del tipo de presa, por lo tanto se puede hablar de evolución del tipo de presa pero no del mecanismo de transporte entre las tres opciones del tipo mandibular.

Cada circuito neuromuscular fijo formaría un tipo, que son equivalentes en categoría, y distintas alternativas de la evolución sobre las que actúa la selección directamente. Dentro del tipo mandibular se pueden diferenciar tres subtipos de igual categoría entre sí, más restringida que la de tipos, por ser alternativas de los individuos y no de las especies.

La agrupación de los abdominales o pedales bajo un mismo nombre (Evans, 1962), no refleja claramente el distinto origen de cada uno de ellos; para destacar este hecho propuse nuevos nombres para los restantes tipos: tipo mesopedal para el pedal tipo 1, tipo metapedal para el pedal tipo 2, tipo abdominal, restringido únicamente al abdominal tipo 2 de Evans, ya que en este caso son verdaderamente los escleritos del abdomen los que toman a la presa, y tipo aculear para el abdominal tipo 1, por ser el aguijón el que la lleva. Además en las figuras 84, 85 y 86 se presenta un simbología simple para representar los distintos aspectos del transporte.

Otros aspectos pueden ser considerados al analizar el transporte. Una vez que la avispa toma a la presa y levanta vuelo con ella, además del apéndice característico de cada tipo de transporte, pueden intervenir otros para tomarla. Este componente del transporte puede ser importante para explicar la aparición del mecanismo mesopedal típico de los Bembicini y del metapedal: partiendo de un antepasado que llevara en vuelo su presa tomada con las mandíbulas y todas las patas (fig 84), puede evolucionar cualquiera de estos dos tipos de transporte, si aparecen cambios genéticos que hagan que la avispa omita tomar a la presa con las mandíbulas y con los restantes pares de patas; mientras la omisión no involucre a las mandíbulas, se mantiene el tipo de transporte mandibular. Un claro ejemplo de omisión, que apoya esta idea, lo proporciona Crossocerus elongatulus (Crabroninae), que transporta su presa con una sola pata intermedia (Bristowe, 1948) en vez de hacerlo con ambas, como es típico en los casos de transporte mesopedal.

Esta teoría de la omisión tiene ventajas sobre una eventual teoría de reemplazo, porque según esta última tendrían que producirse simultáneamente dos cambios: dejar de operar un circuito neuromuscular y comenzar a actuar otro, lo cual es menos probable, mientras que según la de omisión, de dos circuitos que actuaban simultáneamente, uno se mantiene y el otro deja de operar.

Un repaso general de la forma de transportar la presa en Sphecidae, aclarará el esquema evolutivo general y la ubicación de los Bembicini dentro de él. Siguiendo la sistemática propuesta por Bohart y Menke (1976) para esta familia, y sus esquemas evolutivos basados en caracteres morfológicos (fig 84, 85 y 86), se irán contemplando separadamente los diferentes grupos.

En las Ampulicinae, las Sphecidae más primitivas, la provisión de una celdilla consta de una cucaracha más pesada y voluminosa que la avispa; por lo tanto el tipo de transporte es similar al de la mayoría de las Pompilidae: la presa es arrastrada hacia atrás, tomada con las mandíbulas. Este hecho es comentado con interés por Bohart y Menke (1976) destacando que es único para esta familia, a la vez que primitivo. La tendencia evolutiva de las Sphecidae ha sido reducir el tamaño de las presas, lo que ha permitido la variedad de tipos de transporte que presentan; las Ampulicinae, siendo las más primitivas, han conservado la modalidad de utili-

zar solo una presa grande por celdilla; esto anula la posibilidad de otro tipo de transporte que no sea el mandibular del subtipo 1, ya que la avispa ni puede volar con la presa, ni puede montarse sobre ella. Por lo tanto, es primitiva la relación de tamaño presa-avispa, y el transporte es una consecuencia de esto.

De la subfamilia Sphecinae se puede decir que ha evolucionado hacia presas más pequeñas, que permitieron un transporte algo más eficiente en algunos casos; sin embargo la influencia de este factor todavía se hace sentir sobre el subtipo de transporte. Todos presentan tipo mandibular: en Sceliphronini el peso de las presas permite que las especies de los distintos géneros vuelen con ellas, perteneciendo entonces al subtipo 3. Entre los Sphecini, la subtribu Sphecina evolucionó hacia presas de menor tamaño permitiendo el subtipo 3, mientras que los Prio-nyxina presentan el subtipo 2; en éste la presa, si bien es demasiado pesada como para poder volar con ella, a diferencia de las Pompilidae y Ampulicinae, es un ortóptero de forma cilíndrica, permitiendo que la avispa monte sobre la presa para poder arrastrarla caminando hacia adelante.

Los Ammophilini también alternan entre el subtipo 2 y el 3; las especies de Hoplammophila y Podalonia aprovisionan una sola larva de Lepidoptera por celdilla, más pesada que la avispa y de forma cilíndrica, lo que permite el subtipo 2; también se da este subtipo en especies de Ammophila, pero dependiendo del peso de la presa, y demostrando la falta de un circuito neuromuscular fijo, A. heydeni, según Grandi (1961), puede volar con su presa si esta es liviana. Las especies de Eremochares que cazan juveniles de Acrididae, presentan el subtipo 3.

En los grupos que se trataran a continuación el tamaño de la presa es lo suficientemente pequeño como para no influir sobre el transporte, también se repite en muchos grupos la relación entre el tipo de nido y el mecanismo de transporte por lo que creo conveniente intercalar aquí un breve análisis sobre esta relación: una avispa cavadora que lleva su presa con las mandíbulas, al llegar al nido debe necesariamente dejarla para poder descubrir la entrada, con lo que la presa, que queda desprotegida es frecuentemente atacada por parasitoides. Este ataque debió ejercer una fuerte presión selectiva para la aparición de mecanismos de transporte que permitieran que las mandíbulas y el primer par de patas de estas avispas quedaran libres, para excavar al llegar al nido sin soltar la presa, reduciendo de esta manera el ataque de los parásitos, lo que favoreció la aparición de los mecanismos mesopedal, metapedal, aculear y abdominal en los grupos más evolucionados.

En Pemphredoninae se distinguen dos tribus, Pemphredonini y Psenini; en la primera, según Bohart y Menke (1976), las especies estudiadas presentan mecanismo mandibular, mientras que en la segunda aparece por primera vez en esta revisión el mecanismo mesopedal.

Los Pemphredonini, en general, nidifican en cavidades preexistentes; por lo tanto no existe una presión selectiva favorable al mecanismo mesopedal, esto explica

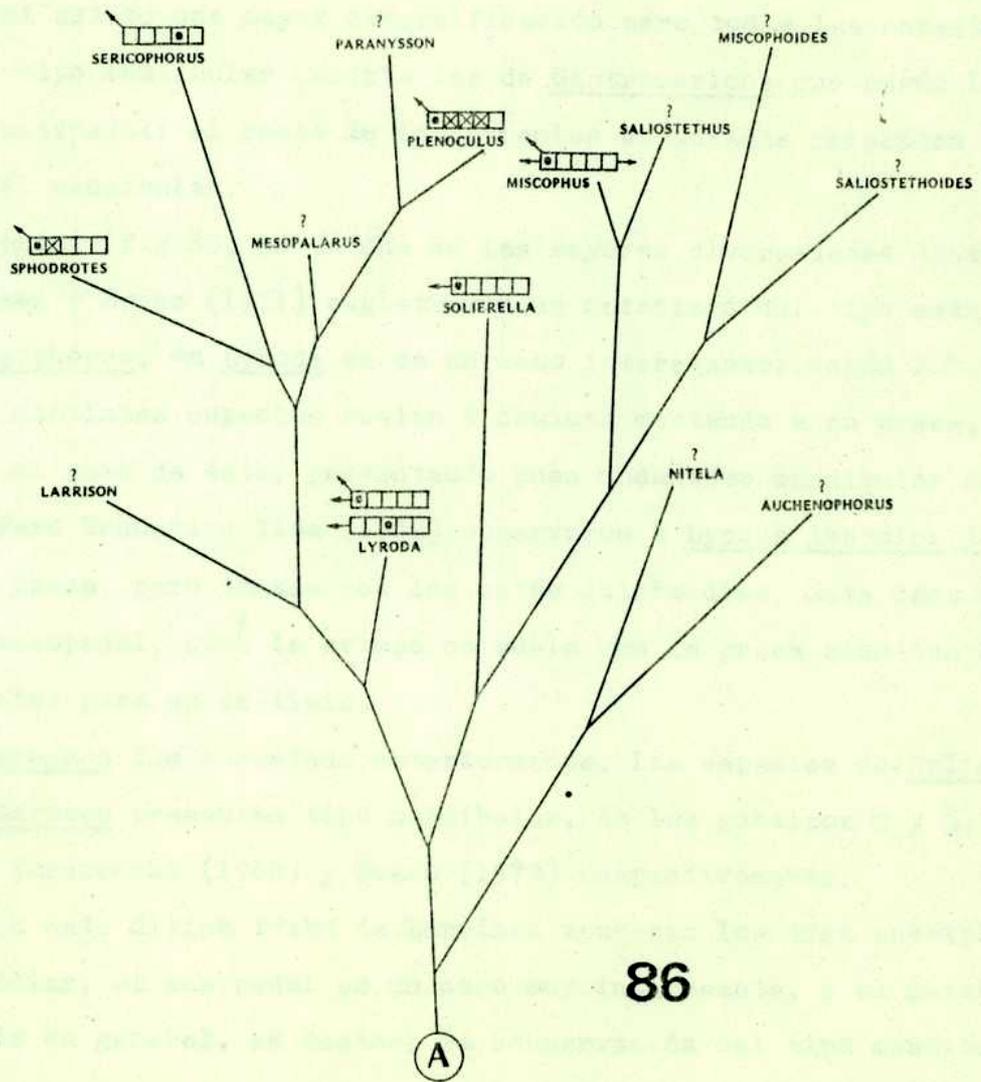
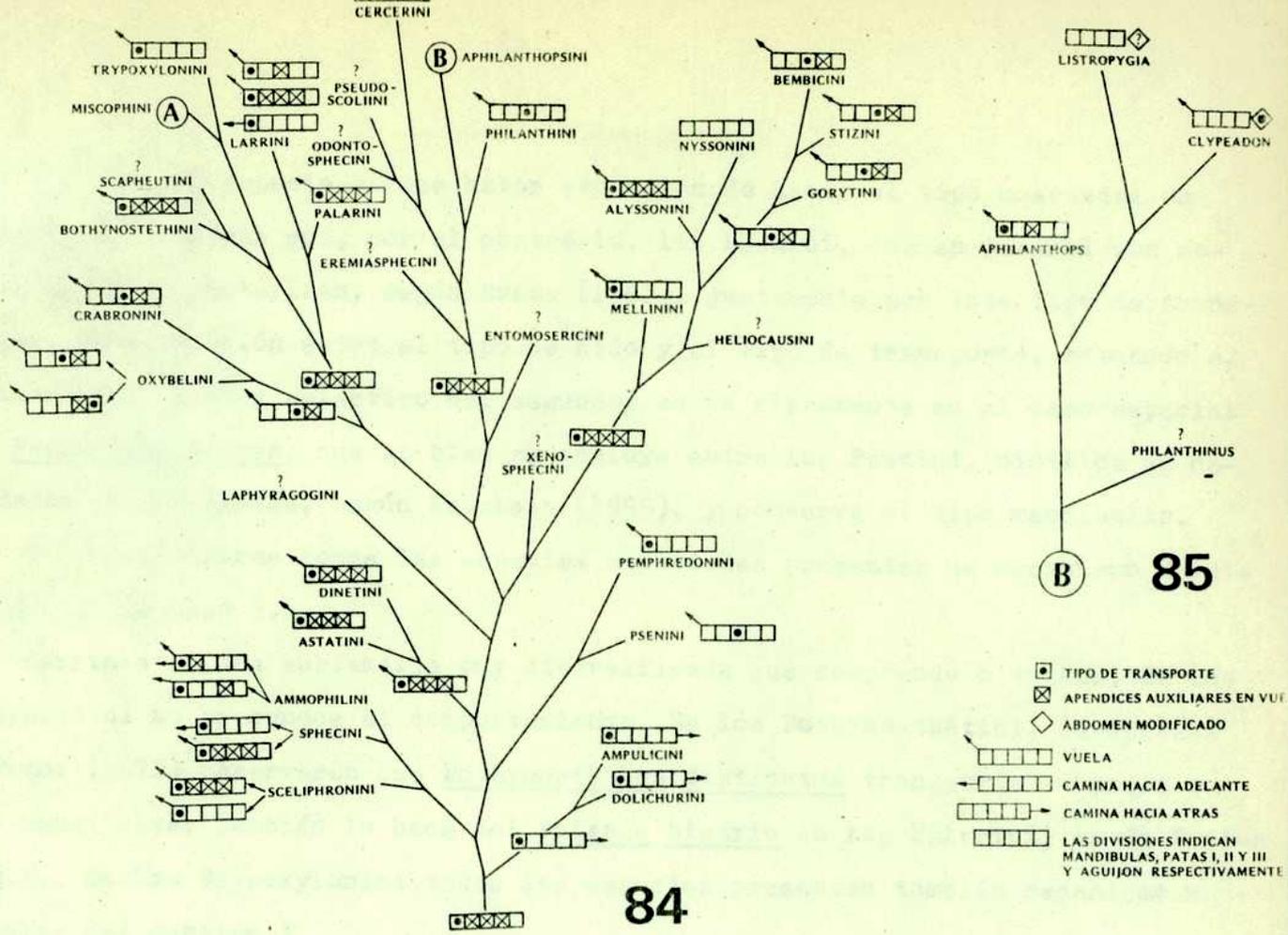


Fig 84. Dendrograma con las relaciones filogenéticas en Sphecidae tomado de Bohar y Menke (1976) mostrando la evolución de los mecanismos de transporte a partir de un antepasado hipotético común con tipo mandibular. Fig 85, detalle de la tribu Aphilanthopsini. Fig 86, detalle de la tribu Miscophini.

por Podagrītus gayi, según Janvier (1928), por Crossocerus annulipes, según Tsuneki (1960), y por algunas especies de Rhopalum, según Leclercq (1954). Resulta difícil saber si la utilización de las mandíbulas en el transporte de estas especies es un patrón que se ha conservado de sus antepasados, o si es una adquisición secundaria; en principio, según Leclercq (1954), Podagrītus y Rhopalum son géneros poco evolucionados de los Crabronini, y en este caso podría haberse conservado en sus especies la modalidad. En el caso de Crossocerus annulipes podría ser una adquisición secundaria, teniendo en cuenta que la mayoría de las especies del género utiliza el mecanismo mesopedal habitual de toda la tribu, que se ayuda con el segundo par de patas, y que por no ser cavador, la presión selectiva hacia el desplazamiento posterior de la presa habría cedido. Podría suponerse, incluso, que se trata de un mecanismo mesopedal, con ayuda de las mandíbulas en vuelo.

La utilización del aguijón para el transporte en esta tribu es tema de controversias. Miller y Kurczewski (1975) discuten este tema en su revisión de la etología de especies de Lindenius: "El transporte de la presa con las patas intermedias es probablemente el método común en Lindenius. Muchos de los informes conflictivos sobre el transporte en L. albilabris y L. panzeri pueden ser atribuidos a que las avispas estuvieron encerradas con sus presas en jaulas, esperando que muestren un comportamiento de transporte de presa normal. Por ejemplo, Crossocerus maculiclypeus (Fox) siempre lleva su presa con las patas intermedias, pero cuando es encerrado en un recipiente, a menudo inserta su aguijón en la presa y deambula con esta usando sus 6 patas...L. armaticeps normalmente lleva su presa con las patas intermedias, pero a menudo clava su aguijón en la presa si al llegar a la entrada la encuentra obstruida. En cambio, L. colombianus errans no fue nunca observada insertando su aguijón en la presa frente a una entrada obstruida, durante tres veranos de observación".

Evans (1962) discute la utilización del aguijón en Crabro, y llega a la conclusión de que durante el vuelo el abdomen rocea a la presa pero sin llegar a clavar-se, pudiendo tomarse este comportamiento como precursor del transporte en el aguijón. Nielsen (1933) observó a Crossocerus elongatulus llevando la presa en el aguijón, pero Bristowe (1948) observó a la misma especie llevándola con una sola pata intermedia, como fuera citado anteriormente.

Parecen ser necesarios más datos para confirmar la utilización del aguijón en el transporte en esta tribu; sin embargo su uso en condiciones inusuales, comprobado en Lindenius, es un hecho que indica por lo menos una innovación comportamental importante, que se relacionará más adelante con el mecanismo aculear.

El tratamiento de la tribu Oxybelini incluye la discusión sobre el mecanismo aculear, ya que algunas especies del género Oxybelus llevan clavada su presa en el aguijón. El origen de este tipo de transporte, considerado como uno de los más evolucionados, no ha sido aun aclarado. Como ya fue dicho anteriormente, Evans

(1962) sugirió que la deflexión del extremo del abdomen en Crabro rodeando a la presa durante el transporte, podía tomarse como precursor del mecanismo aculear. Evans y Eberhard (1970) afirman que varias especies de Oxybelus "han abandonado el tipo pedal en favor del tipo abdominal de transporte", lo que implica la idea de que este último habría evolucionado a partir de un antepasado con tipo mesopedal; sin embargo mas adelante señalan que el hecho de que sólo pocas avispas empleen el mecanismo aculear podría indicar que la presa suspendida en el extremo del cuerpo de la avispa, está muy expuesta a los ataques de las moscas satélites, y estos ataques disminuirían las ventajas de tener los tres pares de patas libres. O sea que, en resumen, esta línea de pensamiento lleva a suponer que el tipo aculear habría surgido de antepasados con tipo mesopedal, siendo esta innovación poco ventajosa, y por lo tanto poco representada en el grupo.

Steiner (1978) analiza en detalle la posible relación del acto de paralizar a la presa con su posterior traslado en el aguijón en Oxybelus uniglumis, encontrando una gran constancia en el lugar donde la avispa clava el aguijón. Una vez insertado y producida la parálisis, la avispa vuela directamente con la presa, mostrando una estrecha relación entre las dos actividades, que sugiere que el transporte en el aguijón, el cual en muchos casos es aserrado, facilitando el enganche (Evans 1962), habría evolucionado a partir de la omisión de retirarlo una vez paralizada la presa, y volar con ella. En la discusión, sin embargo, se mencionan casos en que algunas especies transportan su presa utilizando las patas, y solo insertan el aguijón una vez alcanzado el nido, mostrando una desvinculación entre las dos actividades. Un aspecto a tener en cuenta, es que si el origen del mecanismo aculear fuera el acto de paralización de la presa, no tendría importancia cual tipo de transporte presentaba el antepasado.

Por último, Peckham y Hook (1960) presentan datos sobre el transporte en 8 especies del género, y analizan las diferencias que encuentran. O. laetus, O. packardii, O. decorosus, O. subcornutus y O. emarginatus no cubren la entrada durante el aprovisionamiento y transportan la presa tomada con las patas medias y posteriores, pero si al llegar al nido encuentran la entrada obstruida, clavan el aguijón en la presa y descubren la entrada; O. laetus, al venir con una presa pesada, desciende a varios centímetros de la entrada y le clava el aguijón. O. exclamans cubre la entrada durante el aprovisionamiento, y al llegar clava el aguijón en la presa antes de descubrirla. O. subulatus transporta la presa clavada en el aguijón, y al llegar al nido copula con el macho que se encuentra obstruyendo la entrada. O. uniglumis transporta la presa en el aguijón cuando la caza a poca distancia del nido, y la lleva sostenida con las patas medias y posteriores cuando lo hace a mayor distancia; en este caso al llegar cerca del nido, desciende y clava el aguijón en la presa antes de descubrir la entrada. Los autores, luego de presentar estos datos, sugieren que esta habilidad de insertar el aguijón en la presa para transpor-

tarla, es más común en el género de lo que se suponía, y su presencia en todas las especies hace suponer que este tipo de transporte no debe ser tan avanzado filogenéticamente como se consideraba previamente, principalmente por Evans (1962). Para finalizar mencionan las ventajas del mecanismo mesopedal respecto del aculear debido al mayor ocultamiento de la presa, y relacionan la aparición del mecanismo aculear con la presencia de los machos en las entradas de los nidos, o con el cierre temporal de estos.

Analizando estos datos presentados, así como la bibliografía disponible, se advierte que se necesitarían más elementos de juicio para elaborar una teoría consistente sobre el origen y evolución del mecanismo aculear.

Sin embargo se pueden destacar algunos puntos:

- 1) Existe una capacidad generalizada en las especies estudiadas de Oxybelus de insertar el aguijón en la presa en ciertas situaciones, que difieren del acto de paralizarla. Esta capacidad también es manifestada por algunas especies de Lindernius; por pertenecer a otra tribu puede suponerse que este comportamiento haya sido adquirido tempranamente en la evolución, antes de que las tribus se diferenciaran.
- 2) Esta capacidad se encuentra indudablemente relacionada con el transporte en el aguijón, como se manifiesta en Oxybelus uniglumis, donde en cortas distancias se usa transporte aculear y en las mayores transporte mesopedal, y sólo al aproximarse a la entrada del nido la presa es tomada con el aguijón. Este caso afirmaría aun más la probable relación filogenética entre esta capacidad y el transporte.
- 3) Steiner (1978) comprobó por otro lado, y en la misma especie, la estrecha relación entre la paralización y el transporte aculear, ya que el aguijón no es retirado de la presa una vez paralizado, y la avispa levanta vuelo directamente.

De los puntos precedentes se destaca que existen tres comportamientos relacionados evolutivamente que son: acto de paralizar, transporte aculear, y capacidad de volver a clavar el aguijón en la presa en determinadas situaciones.

En principio, puede suponerse que el transporte aculear fue originado en cualquiera de los otros dos, y de esta manera existirían dos posibles caminos para abordar el sentido de la evolución: uno de ellos, seguido por Steiner (1978), en el que el transporte aculear se originaría a partir del acto de paralizar; siguiendo este sentido es difícil encadenar luego el tercer componente, inconveniente que destacó el mismo autor, y realmente parece imposible postular un camino por el cual la capacidad de reinsertar el aguijón en la presa, por ejemplo ante la entrada cubierta, pueda ser un comportamiento originado de alguna manera a partir del transporte aculear. En cambio, el sentido inverso se puede recorrer sin inconvenientes si se plantea como origen del mecanismo aculear la capacidad de insertar el aguijón en la presa ante ciertos estímulos. Esta capacidad, manifestada solo en condiciones inusuales al principio, pudo haberse transformado en comportamien-

to fijo si a su vez estos estímulos se hubieran fijado, por ejemplo en el caso de la entrada del nido cubierta; el comportamiento de cubrir la entrada pudo haberse adquirido, como en otros grupos, favorecido por la presión selectiva ejercida por los parasitoides. Cuando se adquirió este comportamiento automáticamente se habría fijado el estímulo que provocaba el de clavar el aguijón en la presa al llegar al nido. Posteriormente la selección favoreció el adelantamiento en el tiempo de este acto en favor de una menor exposición de la avispa con la presa cerca del nido, y por último se habría eliminado el de declavar el aguijón después de paralizar la presa para volverlo a clavar para transportarla, acción que sería inútil. Se relaciona de esta manera el transporte con la paralización, sin que esto signifique el origen de uno en el otro, sino la continuidad de ambos, evitando un paso innecesario.

La situación en la subfamilia Nyssoninae es bastante clara respecto de la evolución del tipo de transporte. Evans (1966) ha dado un buen panorama sobre este tema que puede resumirse diciendo que las tribus consideradas primitivas, como Mellinini y Nyssonini, presentan el mecanismo mandibular, también primitivo. Los Nyssonini, por ser cleptoparásitos no transportan la presa, y no se conoce el tipo de transporte en Heliocausini. Las especies de Gorytini, Stizini y Bembicini, las tribus más evolucionadas, adquirieron el mecanismo mesopedal, y en la mayoría de los casos las patas posteriores actúan como auxiliares. La excepción estaría dada por Clitemnestra (Gorytini) que transportaría su presa con las mandíbulas según Janvier (1928); sin embargo esta observación ha sido puesta en duda por Evans (1966).

Los Bembicini, como fuera dicho, presentan mecanismo mesopedal, y creo interesante hacer hincapié en las ventajas selectivas de este mecanismo ya que es en este grupo donde se encuentra la combinación probablemente más exitosa de patrones de comportamiento para proteger el nido del ataque de los parasitoides, durante la introducción de las presas. He comentado en la sección correspondiente a estructura del nido, las dos modalidades de ataque de los parasitoides, una sobre la entrada descubierta del nido y la otra sobre la presa transportada por la avispa; también he mencionado que ambas modalidades ejercen presiones selectivas que actuarían favoreciendo comportamientos opuestos ya que un nido con la entrada descubierta puede ser fácilmente atacado por un tipo de parasitoides, pero al llegar a él la avispa podrá introducirse directamente evitando el ataque del segundo tipo de parasitoides. Partiendo de esta base podríamos imaginar una situación intermedia que sirviera de defensa contra ambos tipos de parasitoides a la vez: la entrada del nido deberá estar cubierta y en este caso sólo puede mejorarse algo haciendo el tapón lo más delgado posible para poder abrirlo rápidamente, pero por otro lado puede mejorarse apreciablemente la situación ajustando el tipo de transporte y el tipo de presa, de manera que al llegar al nido, la avispa demore el menor tiempo posible en descubrirlo y la presa quede bien oculta bajo el cuerpo de la avispa durante este tiempo, de manera de disimular lo más posible la "si-

luceta de una avispa transportando una presa" que probablemente sea el estímulo que desencadene la oviposición en los parasitoides. Esta combinación se da en Bembicini el mecanismo mesopedal permite que la avispa al llegar al nido lo descubra rápidamente usando las patas anteriores libres el tipo de presa en general bastante mas pequeña que la avispa hace que sea bastante difícil reconocer en el tiempo de demora en descubrir el nido (pocos segundos) si transporta la presa. Una prueba de ello se ve en las fotografías de este momento de Trichostictia guttata (fig 64) y Selman notatus (fig 24).

La última subfamilia por tratar es Philanthinae, donde existe una gran diversidad de métodos de transporte de las presas. Dejando de lado las tribus Pseudoscolini, Odontosphecini y Eremiasphecini, de las cuales no se conoce nada sobre su comportamiento, en las otras tres tribus se encuentran tipos diferentes de transporte.

En los Philanthopsini, aparece, en el género Clypeadon, un nuevo mecanismo de transporte: el abdominal. Las avispas tienen los escleritos del último segmento del gáster modificados para tomar a la presa (Evans, 1962). Esta estructura modificada se inserta entre las coxas anteriores e intermedias de las presas (hormigas), que son llevadas en vuelo. Evans y Eberhard (1970) discuten las ventajas de este tipo de transporte, y destacan la rapidez del aprovisionamiento, pero advierten sobre la gran cantidad de ataques por moscas que sufren durante el transporte, debido a que la presa se encuentra muy expuesta, lo cual lo haría poco ventajoso y por lo tanto raro entre las avispas.

Steiner (1978) propone como origen de este transporte la paralización de la presa, seguida del transporte en el aguijón, y la evolución de la estructura abdominal hasta llegar a convertirse ésta en el verdadero soporte, dejando de intervenir el aguijón. En este caso, a diferencia de Oxybelus, el origen del transporte abdominal parece más aceptable suponerlo en el acto de paralización de la presa y no hay evidencias en contra de esta teoría.

En las especies de Listropygia el extremo del gáster también se encuentra modificado, y por lo tanto Evans (1962) supone que el transporte sea abdominal. El resto de la información sobre esta tribu se ha resumido en la figura 85.

En los dos géneros de Philanthini el transporte parece ser mesopedal y en Cerocerini el transporte es de tipo mandibular.

Resumiendo brevemente el panorama de las Sphecidae, se puede decir que el transporte primitivo es mandibular, quedando determinados los diferentes subtipos, según el peso o la forma de la presa. Cuando este factor deja de ser importante, por una evolución hacia presas pequeñas, las avispas quedan en condiciones de adquirir otro tipo de transporte. En este caso el mecanismo mesopedal aparece independientemente en cuatro grupos de Sphecidae: Psenini, Crabroninae, Philanthini y Nyssoninae superiores (incluyendo Bembicini) y el metapedal probablemente en tres grupos:

Sericophorus, Gastrocericus y Oxybelus. El mecanismo mesopedal parece ser el más ventajoso para avispa cavadoras, de allí su alta frecuencia. En el caso de avispa que nidificuen en cuevas, o en nidos de barro, este tipo de transporte no ha sido adquirido, ya que no tienen necesidad de tener las patas y las mandíbulas libres para cavar al llegar con la presa, faltando entonces una presión selectiva que lo favorezca; este caso sería el de los Sceliphronini, Trypoxylonini y Pemphredonini. Por último, han aparecido independientemente dos tipos de transportes distintos, el tipo aculear, presente en Oxybelus, de origen complejo, y el tipo abdominal, en Clypeadon, probablemente originado en el acto de paralizar la presa. Según las consideraciones presentadas, ninguno de ellos parece ser tan ventajoso como el mesopedal presentado por los Bembicini.

INTRODUCCION DE LA PRESA EN EL NIDO

Este comportamiento fue apenas mencionado por Evans (1966) quien no le dedicó una sección aparte, incluyéndolo en la correspondiente a los mecanismos de transporte de presas; sin embargo, aquí se han proporcionado datos suficientes como para analizar este comportamiento por separado.

Todas las especies que cazan dípteros, al llegar al nido descubren la entrada con las patas delanteras, manteniendo a la presa tomada con las intermedias, y después entran caminando; esta observación es la más frecuente, pero en algunos casos la presa se atasca en la entrada, y entonces la avispa entra sola, gira dentro del nido, se asoma, toma la presa con las mandíbulas y la introduce retrocediendo. Este comportamiento accidental fue mencionado aquí para Bembix citripes, Hemidula singularis y Trichostictia vulpina; observaciones similares sobre otras especies fueron también mencionadas por Evans (1966) en su revisión.

Los datos presentados aquí incluyen a Editha integra, una especie que caza lepidópteros, es decir una presa de características muy diferentes, lo que significa una introducción también diferente: la presa, debido a sus grandes alas, queda atascada en la entrada por lo que la avispa entra sola en el nido, gira dentro de él, se asoma, toma la presa con las mandíbulas, y la introduce retrocediendo. Cabe destacar que las especies estudiadas del género Stictiella que también cazan lepidópteros según Evans (1966), introducen la presa en el nido directamente como si fueran dípteros, quizás porque cazan mariposas de menor tamaño.

El panorama hasta aquí muestra que la mayoría de las especies cazan dípteros e introducen la presa de una determinada manera; que una especie, que caza lepidópteros lo hace de otra manera, y que en algunos casos accidentales el primer grupo de avispas puede comportarse como el segundo. Teniendo en cuenta que avispas de grupos primitivos, introducen sus presas a la manera de Editha integra, la hipótesis más verosímil es que el patrón de comportamiento manifestado por esta especie no habría desaparecido en los Bembicini, sino que se mantendría en forma potencial, volviendo a manifestarse cuando el tipo de presa lo requiera.

Sin embargo en esta tesis he aportado un elemento de juicio adicional para la interpretación de la filogenia de este comportamiento: en el caso de Rubrica nasuta, en que fue observado el comportamiento subterráneo, pudo verse que la hembra al llegar a la entrada de la celdilla, después de entrar normalmente, deja la presa, avanza hasta tocar la larva, gira, toma la presa con las mandíbulas, y la introduce, haciéndola pasar por debajo de sí. Esta observación completa el panorama y permite plantear una hipótesis consistente sobre la evolución de este comportamiento.

La introducción de la presa en el nido está estrechamente relacionada con el tipo de transporte, cuya filogenia discuto en la sección correspondiente; aquí parti-

ré de la base de que los antepasados de los Bembicini hayan sido avispas son transporte de tipo mandibular, que al llegar al nido deben dejar la presa en la entrada entrar en el nido solas, y luego asomarse para tomarlas con las mandíbulas. Este comportamiento expone al ataque de aquellos parasitoides que oviponen en la presa antes de que la avispa logre introducirla en la celdilla lo que ejerció una presión selectiva para que el mecanismo mesopedal fuera seleccionado positivamente, de manera que la avispa, al llegar al nido con la presa debajo de sí, demorara el menor tiempo posible en descubrir la entrada, y redujera al extremo las posibilidades de que la presa fuera atacada por estos parasitoides.

Sin embargo, según lo observado en Rubrica nasuta, el comportamiento de dejar la presa, avanzar sola, girar y volver a tomarla con las mandíbulas, no se perdió, ni se transformó en una capacidad potencial, como hacían suponer los casos esporádicos de introducciones dificultosas, y es probable que la mayoría de los Bembicini lo realicen en la entrada de la celdilla, como R. nasuta, evitando así el ataque de los parasitoides que oviponen en la presa.

Para el caso de Editha integra este comportamiento vuelve a manifestarse en la superficie, y esta regresión evolutiva representaría entonces el costo de la explotación de un nicho ecológico diferente: la cacería de lepidópteros que proporciona apreciables ventajas en la competencia, incluso es posible que este costo no sea alto: ningún nido estudiado contenía cleptoparásitos, y es probable que la imagen visual que proporciona un ejemplar de Editha integra llevando una mariposa, sea lo suficientemente diferente de la de cualquier otra especie de Bembicini llevando su presa, como para no desencadenar el comportamiento de oviposición en la mayoría de los cleptoparásitos.

### OVIPOSICION

La mayoría de las especies estudiadas aquí depositan el huevo sobre la primera presa; en el caso de las de Bicyrtes sobre el sternum, y el resto adherido a un costado del tórax. Por lo tanto para este último tipo de oviposición (tipo 6 de Evans, 1966) se agregan a los géneros mencionados por ese autor a Hemidula, Trichostictia, Selman y Editha, cuya modalidad de oviposición no se conocía, y también a Zyzyx sobre cuyo género los datos eran erróneos, que debe excluirse entonces del tipo 7; al mismo tiempo también debe modificarse su posición en los dendrogramas propuestos por este autor.

También esta modificación tiene como consecuencia que Microbembex resulte el único género, todas cuyas especies estudiadas depositan el huevo en la celdilla vacía, mientras que las de Stictia, Bembix y Glenostictia se distribuyen entre ambas modalidades: algunas depositan el huevo en la celdilla vacía y otras lo hacen sobre la primera presa.

Un carácter de Selman y Editha importante de comentar es la selección de una presa pequeña para depositar el huevo; esta primera presa, llamada presa-pedestal, parece en general no ser utilizada como alimento por las larvas de algunas especies (Iwata, 1976). En la secuencia evolutiva correspondiente a la oviposición, se acepta generalmente que desde la oviposición sobre la presa se avanza hacia la oviposición en la celdilla vacía; los pasos intermedios se ven en aquellas avispas, muchas de ellas Bembicini, que oviponen sobre una presa que es utilizada como pedestal y no como alimento, y en aquellas que oviponen en la celdilla vacía, pero construyendo un pedestal de arena para el huevo. Intermedias entre estas dos modalidades se encontrarían las especies de Selman y Editha, que utilizan una presa-pedestal especialmente elegida, más chica, quizás más fácil de obtener, y que no es utilizada como alimento.

Es interesante destacar que la ventaja selectiva que favorece la oviposición en la celdilla vacía, rasgo típico de los himenópteros sociales, es que se evita introducir con esta primera presa larvas de parasitoides que pudieran atacar al huevo, o a la larva recién nacida, que es el período más vulnerable.

Otro comportamiento que merece destacarse en esta sección, con relación a la oviposición es la actividad que la avispa desarrolla hasta el nacimiento de la larva: en los casos de Hemidula singularis y Mubrica nasuta, esta actividad está relacionada con la cacería, y en el caso de Stictia arcuata con la construcción de nidos; sin embargo creo que más importante que el detalle de estos comportamientos anómalos, es destacar la tendencia a la actividad de las hembras en un período en que no pueden realizar ninguno relacionado con el huevo que acaban de depositar, y esta importancia radica en que esta situación podría favorecer que las hembras comenzaran la construcción de un nuevo nido, que cuidarían simultáneamente con el

de las nuevas larvas, también resultaría importante para completar el aprovisionamiento de los nidos viejos.

Por lo tanto, a pesar de que la diferenciación entre ambos tipos de nidificación no resulta muy clara, y ambas podrían representar diferentes manifestaciones de un mismo comportamiento, resulta evidente que el período de espera hasta el nacimiento de la larva es importante, especialmente teniendo en cuenta, como fuera presentado aquí, que las avispas muestran una fuerte tendencia a la actividad en dicho período.

El caso presentado por Tsuneki (1956,1958) en Bembix niponica se aproxima más a lo observado por mí: en una determinada agrupación los individuos construían nidos multicelulares, y en ciertos casos fue visto que una hembra, que todavía estaba aprovisionando una celdilla del nido, ya había construido otra, en cuyo interior se encontraba la primera presa con un huevo. La explicación de Tsuneki puede resumirse así: la avispa es estimulada para la actividad de excavación en un período de espera entre cacerías, lo cual fue registrado en varios casos en esa agrupación, encontrándose nidos en los cuales una celdilla había sido construida a partir de un túnel lateral antes de que el aprovisionamiento de otra celdilla hubiera terminado. Si a esta fase del comportamiento se encadenan los pasos siguientes, la avispa traerá la primera presa y depositará el huevo, lo cual la llevará nuevamente a un período de espera en el cual, estimulada nuevamente por el comportamiento de excavación, podrá <sup>h</sup>destapar la celdilla que estaba siendo aprovisionada y continuar con su aprovisionamiento.

Aunque esta explicación tiene algunos puntos cuestionables, según su propio autor, nuevamente surge que el período de espera hasta el nacimiento de la larva resulta importante, y aun más, en este caso Tsuneki observó que Bembix niponica mostraba una tendencia a la excavación en los períodos de espera, igual que el caso de Stictia arcuata presentado aquí, comportamiento de gran importancia para explicar la atención simultáneamente de más de una larva.

Las diferencias encontradas aquí entre las actividades que las avispas realizan durante el período de espera hasta el nacimiento de la larva en dos casos relacionados con la cacería y en otro con la excavación podrían explicarse así: Hemidula singularis y Rubrica nasuta depositan el huevo sobre la primera presa por lo tanto durante este período de espera ya han cazado una vez por lo que se encuentran dentro de la etapa de aprovisionamiento, lo que influiría para que las actividades realizadas hasta el nacimiento de la larva estén relacionadas con esta etapa de la nidificación y por lo tanto estas avispas realizan cacerías durante este período. En el caso de Stictia arcuata el huevo es depositado en la celdilla vacía, lo que significa que la avispa no cazó presas hasta ese momento, y por lo tanto puede suponerse que la última etapa de la nidificación cumplida o sea la construcción del nido, es entonces la que domina y esta avispa tiende a realizar excavaciones en diferentes lugares.

COMPORTAMIENTO DE DESECHO DE PRESAS

Creo interesante en esta sección analizar dos aspectos del comportamiento de desecho de presas presentado por Rubrica nasuta: en primer lugar, el origen filogenético de este comportamiento, para lo cual es necesario realizar una revisión de los casos de desecho de presas registrados en la bibliografía y en segundo lugar resumir las conclusiones sobre la interpretación de este comportamiento en Rubrica nasuta, basándome en los datos presentados en la sección correspondiente a esta especie.

El desecho de presas, es decir la actividad mediante la cual una avispa descarta una presa propia o ajena, es un comportamiento que en la mayoría de los casos conocidos sólo se da en forma ocasional, o en condiciones experimentales, y no hay una revisión sobre el tema. Sin embargo, considerando las especies en que esto sucede en forma habitual, como Rubrica nasuta, resulta conveniente un repaso de los casos registrados en la bibliografía para analizar ciertos aspectos de la filogenia de este comportamiento.

En principio, puede enfocarse la revisión desde dos ángulos: clasificación de los diferentes tipos de comportamiento de desecho, y forma en que esta actividad se lleva a cabo.

Los casos conocidos sugieren en primera instancia una agrupación en tres tipos principales, ordenados en orden creciente de importancia para este estudio:

- a) La presa desechada nunca estuvo en un nido.
- b) La presa desechada estaba en un nido ajeno.
- c) La presa desechada era del nido propio.

El tipo (a) es el más frecuente y puede dividirse en tres subtipos, considerando el momento en que la presa (que siempre es propia) es desechada: en el primer subtipo es descartada inmediatamente después de obtenida; a veces estas presas pueden servir de alimento a la propia avispa. Bristowe (1948) menciona que Mellinus arvensis (Nyssoninae, mellinini) ocasionalmente captura presas para su propia alimentación que luego abandona; también fue observada Microbembex argentina por Matthews y Evans (1974) en una actitud aparentemente similar, y en general parecería que las especies de Microbembex recogen "presas" que a veces descartan debido a no hallarse en buenas condiciones. También podría mencionarse dentro de este subtipo a Ammophila heydeni (Sphecinae, Ammophilini), que según Molitor (1934) en ocasiones pierde accidentalmente a su presa y no vuelve a encontrarla.

El segundo subtipo agrupa los casos en que la presa es descartada en la entrada del nido, al presentarse dificultades para introducirla en él. Warburton (1919) encontró gran cantidad de moscas descartadas cerca de la entrada de varios nidos de Crabro cephalotes (Crabroninae, Crabronini) y atribuyó este hecho a los movimientos que la avispa tenía que hacer para entrar en el nido. Bristowe (1948) destaca que

una peculiaridad de las especies del género Lindenius (Crabroninae, Crabronini) es la frecuencia con que se encuentran presas descartadas en la entrada del nido, y sugiere que la causa sea que esta se desprenda accidentalmente de la avispa cuando comienza a angostarse el túnel, contrariamente a la suposición de Hamm y Richards (1926) de que las avispas dejaban las presas cuando eran molestadas por la presencia del observador. Miller y Kurczewski (1975) confirman este hecho en otra especie del mismo género, aunque sin sugerir la causa.

Olberg (1959) trató brevemente el comportamiento de desecho de presas en Sphecidae, citando 4 casos y sugiriendo varias de sus posibles causas. Esta revisión fue motivada por la observación del desecho de una presa en Ectemnius continuus (Crabroninae, Crabronini) cuya causa, para Olberg, fue que la presa se enganchó al ser introducida en el nido y por lo tanto dejó de ser considerada como presa y pasó a constituir un obstáculo a eliminar. Janvier (1926), experimentando con Sphex latreillei (Sphecinae, Sphecini), atravesó la presa con un alfiler, que impedía su introducción en el nido; la avispa, luego de intentarlo varias veces, tomó la presa, voló con ella varios metros, la dejó caer y fue a buscar otra.

El tercer subtipo agrupa los casos en que la presa es desechada cuando experimentalmente es puesta en el nido que la avispa se halla cavando en ese momento; en esta situación la avispa trata a la presa como un obstáculo a eliminar. Este experimento fue realizado por Molitor (1934) con Ammophila heydeni y por Steiner (1971) con Liris nigra (Larrinae, Larrini) quien profundizó más en el tema y llegó a obtener diferentes respuestas por parte de la avispa hacia la presa, cuando esta era encontrada en una etapa temprana o tardía de la excavación. También Bristowe (1948) observó a Cerceris rybyiensis (Philanthinae, Cercerini) desechando una presa que encontró accidentalmente cuando construía su nido.

El tipo (b) incluye lo que se conoce como parasitismo de nido: una avispa desocupa un nido construido por otra, para utilizarlo ella, y en este proceso es frecuente que saque fuera de él las presas, aunque sean de las mismas especies que ella cace. Como ejemplo pueden citarse las observaciones de Baerends (1941) sobre Ammophila pubescens (Sphecinae, Ammophilini), que utiliza nidos de otros ejemplares de su misma especie, y de Rau (1928) sobre Chalybion caeruleum (Sphecinae, Sceliphronini) que desocupa nidos de Sceliphron caementarium.

El tipo (c) corresponde a los casos más interesantes de desecho de presas, ya que a veces este comportamiento se relaciona con el cuidado de cría, lo que significa un avance hacia formas especializadas.

Conviene mencionar por separado los casos en que la presa es colocada artificialmente en el nido, como en los experimentos de Rau (1915) con Sceliphron caementarium: la avispa sacaba afuera del nido las presas que el autor transfería a él desde otros nidos; lo mismo fue observado por Molitor (1934) en Ammophila heydeni.

Una mención aparte merece Ammophila pubescens. Esta avispa fue estudiada por Baerends (1941) quien observó lo que denominó comportamiento de aparición irregular, consistente en sacar del nido presas secas o maceradas. Posteriormente Olberg (1959) y Malyshev (1966) no dudaron en tratar a este caso como un ejemplo de cuidado de cría. Sin embargo Baerends (1941) ya había aclarado que si bien parecía lógico que la función de este comportamiento fuera la eliminación de alimento inservible, evitando hongos o larvas de parásitos las observaciones mostraban que en los nidos se encontraban habitualmente orugas con hongos o larvas, es decir ponía en dudas la función de este comportamiento.

Que la presa fuera inadecuada parecería también una razón para provocar su desecho una vez dentro del nido: Olberg (1959) menciona que Tinbergen observó a un ejemplar de Philanthus triangulum (Philanthinae, Philantini) introduciendo un abejorro en vez de una abeja, que luego fue llevado afuera; sin embargo, podría tratarse de un caso de desecho por dificultades en la introducción de la presa en el nido. También Simon Thomas y Simon Thomas (1972) observaron a un ejemplar de Philanthus triangulum sacando presas afuera del nido, pero en este caso se trataba de las que sobaban, una vez completado el aprovisionamiento de la celdilla, ya que esta es construida después de acumular suficientes presas en el túnel.

El caso más interesante de tratar es el de algunas especies de Bembix por la comparación de que fue objeto por otros autores con Rubrica nasuta.

Tsuneki (1956) realizó detallados estudios sobre Bembix niponica. Llegando a comprobar la ausencia de restos de alimento en algunas celdillas, pero una sola vez observó una avispa en el momento de sacar una presa; además nunca se encontraron restos cerca del nido. A pesar de esto debido a lo que se conoce ahora de otras especies de Bembix, resulta aceptable pensar que existe realmente un comportamiento de desecho. Evans (1966) describe el comportamiento de "limpieza de celdilla" en Bembix texana, y sus observaciones son más completas que las de Tsuneki, ya que observó la manera en que las hembras sacaban afuera restos de presas, además de comprobar el total vaciamiento de las celdillas, como el mismo había señalado en 1957. Es interesante agregar otra diferencia con Rubrica nasuta: en Bembix texana el desecho de presas es más frecuente a medida que la larva crece, mientras que en R. nasuta se realiza sólo mientras la larva es joven.

Evans (1966) también menciona que existen evidencias de desecho de restos en Bembix restrata y B. occidentalis; en B. pruinosa se da un caso especial, en que los restos de las presas son depositados por la avispa en un compartimento especial del fondo de la celdilla.

El segundo enfoque que se le puede dar a esta revisión sobre comportamiento de desecho de presas se basa sobre la forma en que la presa es desechada: algunas avispas simplemente arrastran la presa o la llevan caminando (Tabla 3,C), mientras que otras las toman con sus mandíbulas y vuelan con ellas un trecho, antes de dejarlas caer (Tabla 3,V). Otras combinan ambas formas, ya sea con una misma presa

(Tabla 3, C+V) o en diferentes traslados. En la Tabla 3 se exponen los datos conocidos.

TABLA 3. Modalidades de traslado de la presa desechada en los casos conocidos en Sphecidae.

Especie	C	V	C+V
<u>Ammophila pubescens</u> (Sphecinae)	x	x	
<u>Ammophila heydeni</u> (Sphecinae)		x?	
<u>Sceliphron caementarium</u> (Sphecinae)		x	
<u>Chalybion caeruleum</u> (Sphecinae)	x(1)	x	
<u>Liris nigra</u> (Larrinae)	x		
<u>Ectemnius continuus</u> (Crabroninae)			x
<u>Bembix niponica</u> (Nyssoninae)			x
<u>Bembix texana</u> (Nyssoninae)	x	x	
<u>Rubrica nasuta</u> (Nyssoninae)		x	
<u>Philanthus triangulum</u> (Philanthinae)	x		
<u>Sphex latreillei</u> (Sphecinae)		x	

(1) Desplaza las presas hasta dejarlas caer, por tratarse de nidos de barro que se encuentran a cierta altura.

Algunos casos de la tabla merecen un comentario: Liris nigra caza presas pesadas que transporta caminando; por lo tanto, la imposibilidad de levantar vuelo con la presa no permitiría otro tipo de desecho. Evans (1966) observó que Bembix texana arrastraba habitualmente los restos fuera de la celdilla, y en pocas ocasiones la vio volar con ellos, adjudicando este hecho al disturbio originado por la presencia del observador; sin embargo, teniendo en cuenta lo observado en otras especies, lo cual se refleja en la tabla 3, parece apropiado suponer que tal vez se tratara de un comportamiento espontáneo.

Estas consideraciones llevan a afirmar que Philanthus triangulum sea la única especie estudiada que nunca parece haber sido vista volando con una presa para desecharla.

Otros casos en que se produce el desecho no aéreo requerirían mayor atención para dilucidar si los estímulos internos y externos que actúan sobre la avispa son los mismos que cuando se produce el desecho aéreo. Al respecto Olberg (1959), analizando el caso de un ejemplar de Ectemnius continuus, que arrastró a la presa en varias etapas hasta que al parecer voló con ella para desecharla definitivamente, dice que los cuerpos extraños son transportados en una única etapa y abandonados, pero que si una presa abandonada es encontrada repetidas veces accidentalmente, las avispas pueden llegar a variar su respuesta comenzando a tratar a la presa de otra manera. Steiner (1971) reconoció en Liris nigra una respuesta de

"manipulación de presa" y otra de "manipulación de suelo", en diferentes momentos ante una misma presa ubicada en el túnel de un nido en construcción; cuando era situada allí al comenzar la excavación, la presa era tratada como una partícula de suelo, mientras que al aproximarse a la finalización de ésta, y al comienzo de la cacería, se producían respuestas de manipulación de presa alternadas con las de manipulación de suelo.

Estos casos ponen de manifiesto la presencia de estímulos internos importantes capaces de modificar la respuesta de la avispa, y por lo tanto la forma en que el desecho se lleva a cabo. Sin embargo estas modificaciones son unidireccionales, es decir: una presa puede ser tratada como una partícula de suelo, pero nunca sucede lo contrario, por lo tanto en muchos casos el desecho <sup>mo</sup> aéreo de una presa podría ser una respuesta anómala provocada por el estado interno de la avispa. Si a esto se agrega que de once especies observadas solo una nunca se vio volar con la presa, podría suponerse que el desecho aéreo es la forma general de desechar presas en Sphecidae.

La aparición de este comportamiento se produce en la mayoría de los casos en condiciones inusuales o experimentales, lo que indica que no se trata de un patrón expuesto a una presión selectiva constante ni fuerte, y sus ventajas adaptativas no parecen importantes. Su estructura es compleja, y uniforme en los casos estudiados, ya que avispas como Rubrica nasuta, cuyo transporte de presa es mesopedal, en los casos de desecho utiliza siempre las mandíbulas. Por lo tanto, considerando que se trata de una estructura compleja, sin ventajas adaptativas evidentes, y sometida a una presión selectiva débil, se podría descartar que su aparición en las diferentes especies se deba a convergencia evolutiva. En tal caso, teniendo en cuenta su presencia en Sphecidae como respuesta generalizada, podría considerarse que el comportamiento de desecho aéreo de presas de las diferentes especies se deba a homología, o sea que posea una misma estructura por tener un origen común, y su función básica, que es el desecho de una presa, se adapta a las diferentes necesidades de cada especie o individuo: sacar presas en mal estado o inservibles, desocupar un nido ajeno para utilizarlo, dejar libre el camino hasta la larva, etc.

Existen ciertos indicios de que este comportamiento haya sido adquirido tempranamente en la evolución de las Sphecidae: se encuentra presente en las Sphecinae, que constituyen una de las subfamilias más primitivas; la presa es tomada siempre con las mandíbulas, lo que indica un mecanismo primitivo de transporte. Si hubiera aparecido independientemente en los Bembicini, probablemente las presas serían tomadas con el segundo par de patas para ser desechadas. Cuando no se da el desecho aéreo, o se da sólo en algunas ocasiones, como en Philanthus triangulum y Bembix texana, se trata de especies muy evolucionadas, y en el último caso en particular podría deberse al efecto negativo que produciría el hecho de que la entrada del nido permaneciera descubierta por mucho tiempo mientras se realiza el

desecho, que puede durar hasta 20 minutos (Evans, 1966).

Por lo tanto el desecho aéreo de presas sería un comportamiento heredado como una capacidad potencial susceptible de manifestarse solo en condiciones inusuales, y en Rubrica nasuta, debido a las condiciones que mencionaré mas abajo se habría incorporado al repertorio de patrones de comportamiento habituales que constituyen la nidificación.

Quiero destacar también en esta sección el resumen de las conclusiones que se pudieron extraer de las observaciones y experimentos realizados sobre R. nasuta y que fueron mencionados en forma aislada en la sección correspondiente a esta especie:

1) En Rubrica nasuta no existe un comportamiento de desecho de presas de características similares al presentado por algunas especies de Bembix. En ningún caso la celdilla queda vacía o sin restos, y el desecho se realiza solo cuando la larva es joven y no hay muchos restos acumulados.

2) Rubrica nasuta saca fuera del nido aquellas presas que obstaculizan su llegada hasta la larva en la primera visita matinal, situación que se da frecuentemente cuando ésta es joven, y no llega a comer las que fueron aprovisionadas por la avispa el día anterior. Los restos que se acumulan en el fondo de la celdilla a medida que la larva crece, nunca son sacados afuera.

3) La condición de obstáculo adjudicada a la presa, la existencia de desecho independientemente de su ubicación en el túnel, y la ausencia de cierre temporal de la entrada mientras este se lleva a cabo, sugieren que el desecho de presas en Rubrica nasuta podría considerarse como una situación especial del proceso de excavación.

4) Se propone la utilización de la expresión "comportamiento de desecho" para todas las especies de Sphecidae, incluso las de Bembix, por razones de objetividad y uniformidad, y "comportamiento de desocupación de celdilla" para los Hymenoptera sociales, evitando en todos los casos la palabra "limpieza".

5) Las ventajas adaptativas del comportamiento de desecho de presas en Rubrica nasuta no pueden basarse en la protección del propio nido contra los parásitos, considerando la mayoría de los hábitos conocidos, sino en el control biológico ejercido sobre su población.

MORFOLOGIA COMPARADA DE LAS LARVAS  
DE BEMBICINI

Existen ciertos datos, no relacionados estrictamente con el comportamiento de los adultos que los especialistas no dejamos escapar, principalmente porque su obtención resulta casi una consecuencia de nuestro trabajo de campo. Es así que al excavar un nido para verificar su estructura, o el contenido de sus celdillas, es frecuente encontrar capullos con larvas desarrolladas de la especie estudiada, las cuales normalmente son recogidas, y su descripción agregada al trabajo sobre comportamiento.

Estos datos, que no tienen relación directa con el comportamiento, sirven sin embargo para aportar otros criterios, además de la morfología de los adultos y su comportamiento, que permitan una mejor interpretación de la filogenia de la tribu. Es así que el esquema filogenético elaborado por Bohart y Lenke (1976) sobre la morfología de los adultos y presentado en la introducción, resultó necesitar algunas modificaciones, al considerar la morfología de las larvas, un criterio aportado en esta tesis.

áreas sensoriales de la epifaringe que presentan, y entre sí por la cantidad de dientes mandibulares.

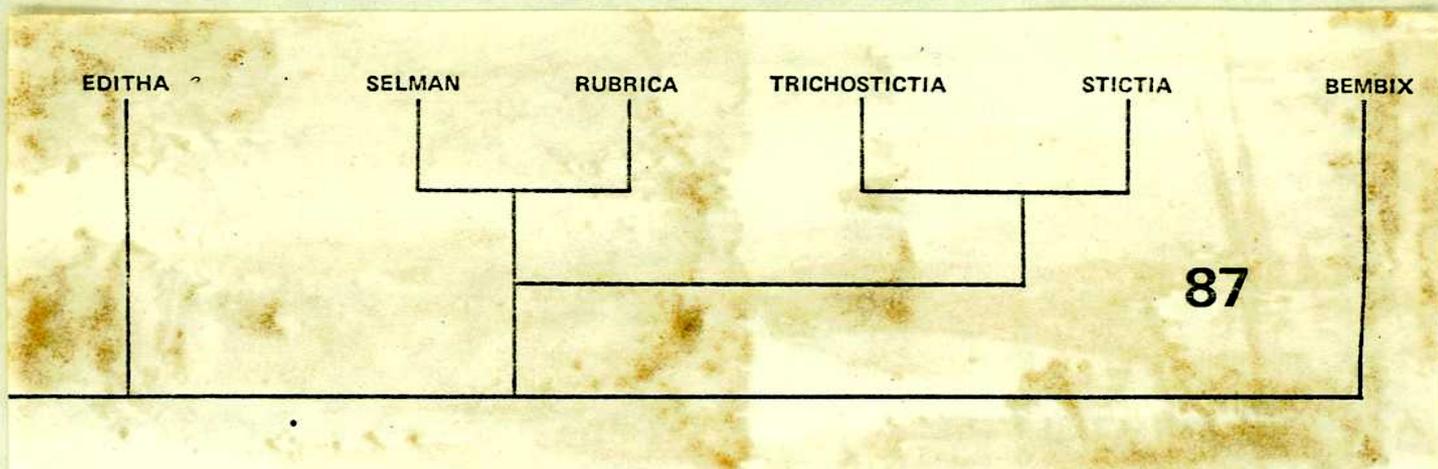
El tercer grupo, en el que se encuentran los géneros tratados en esta tesis, es el más numeroso, y resta conocer aún las larvas de tres géneros; sin embargo con los datos disponibles van esbozándose ciertas relaciones: Selman, Rubrica, Stictia y Trichostictia presentan epifaringes casi idénticas, principalmente por la distribución semicircular de los pelos largos, que dejan un espacio desnudo donde se sitúan varios sensilios en forma de barril; en este aspecto Editha tiene una epifaringe totalmente diferente, en la que los pelos largos cubren la zona entre áreas sensoriales, y desde éstas, hacia el margen anterior, cubren toda la epifaringe, que no presenta sensilios en forma de barril.

Para el género restante, Bembix, surge de la descripción dada por Evans y Lin (1956) que la zona entre las áreas sensoriales es glabra, y hacia el ápice de la epifaringe hay espínulas y no hay sensilios en forma de barril, lo que constituiría el tipo de epifaringe menos modificado. Estas características son presentadas por todas las especies pertenecientes a los distintos grupos establecidos por Evans y Matthews (1968), los que pueden diferenciarse entre sí en cuanto a los caracteres larvales considerando la longitud de los pelos del cuerpo, que es mayor en los grupos más especializados. así: las especies del grupo de belfragei son las que tienen los pelos más cortos, siguiéndole en orden de longitud las de los grupos de americana y cinerea, que son indistinguibles según los caracteres larvales; el grupo de amoena y el grupo de pruinosa. El restante grupo, de texana, se diferencia de todos los demás porque las galeas son mucho más gruesas, y culminan en varios sensilios en vez de dos, que es lo común.

Los cuatro géneros mencionados anteriormente se separan por la ausencia de bandas parietales en Selman y Rubrica, y estos dos se separan entre sí porque Rubrica presenta pelos cortos en la cabeza, dientes mandibulares de punta aguda, y poros fuera del área sensorial en la región espinulosa posterior de la epifaringe, todo lo cual está ausente en Selman, y también por el tamaño de las larvas desarrolladas, que en Rubrica (30 mm) es casi el doble que en Selman (16 mm). Las diferencias entre Stictia y Trichostictia están dadas fundamentalmente por la pilosidad del cuerpo de la primera, que falta en la otra.

Como fue establecido, las diferencias entre Stictia y Bembix se dan en la epifaringe y no tanto por el tamaño del cuerpo, ya que la larva desarrollada de Stictia flexuosa mide 26 mm, menos que las de algunas Bembix presentadas por Evans y Lin (1956).

Con los datos presentados aquí, que han sido volcados más abajo en una clave se modificaría un poco el esquema presentado por Bohart y Menke (1976) (fig 9), ya que Editha no sería tan afín con Stictia, Selman y Rubrica; y Trichostictia lo sería más con estos tres, permaneciendo Bembix separado de los demás (fig 87).



CLAVE PARA DETERMINAR LAS LARVAS DESARROLLADAS DE LOS GENEROS DE BEMBICINI

- 1.- Un diente mandibular molariforme.....2
- .- Sin diente mandibular molariforme.....3
- 2.- Area lacinal de las maxilas papilosa.....MICROBEMBEX
- .- Area lacinal de las maxilas pilosa.....BICYRTES
- 3.- Bordes laterales de la epifaringe no pigmentados y pilosos.....4
- .- Bordes laterales de la epifaringe pigmentados y papilosos.....6
- 4.- Espacio entre las áreas sensoriales de la epifaringe con espínulas.....5
- .- Espacio entre las áreas sensoriales glabro.....STENIOLIA
- 5.- Mandíbulas tridentadas.....STICTIELLA
- .- Mandíbulas cuatridentadas.....GLENOSTICTIA
- 6.- Espacio entre las áreas sensoriales de la epifaringe con pelos.....EDITHA
- .- Espacio entre las áreas sensoriales glabro.....7
- 7.- Area anteromediana de la epifaringe espinulosa y sin sensilios.....BEMBIX
- .- Area anteromediana de la epifaringe glabra y con sensilios.....8
- 8.- Bandas parietales presentes.....9
- .- Bandas parietales ausentes.....10
- 9.- Tegumento del cuerpo sin pelos.....TRICHOSTICTIA
- .- Tegumento del cuerpo con pelos.....STICTIA
- 10- No hay poros fuera del área sensorial; larvas chicas (16mm).....SELMAN
- .- Hay poros fuera del área sensorial; larvas grandes (30 mm).....RUBRICA

CONTRIBUTORS FOLLOW TABLE

Si comparamos las relaciones intergenéricas que surgen de la morfología comparada de las larvas, con aspectos de su etología y distribución vemos que existen similitudes muy significativas.

La línea evolutiva que involucra a Microbembex y Bicyrtes se encuentra bien separada del resto por la morfología de los adultos, pero además también existen afinidades en las larvas, como vimos mas arriba; a estos argumentos puede agregarse que las especies de los dos géneros son las únicas que se distribuyen en toda América no encontrándose esta distribución en ningún otro género de Bembicini, y por último, etologicamente también son diferentes del resto, ya que las de Bicyrtes cazan heterópteros y las de Microbembex son necrófagas, caracteres únicos entre los Bembicini, lo que demuestra que esta línea evolutiva cuenta con todos los argumentos posibles como para ser mantenida separada del resto. Tampoco existen dudas en cuanto a que Bicyrtes es un género mas primitivo que Microbembex, según la morfología de los adultos, como afirman Bohart y Menke (1976); también etologicamente las especies de Microbembex presentan rasgos mas especializados que las de Bicyrtes, como son la necrofagia, la oviposición en la celdilla vacía y el aprovisionamiento progresivo; por último, según la morfología de las larvas se observa que las de Microbembex presentan el área lacinal de las maxilas papilosa, rasgo único en Bembicini, que demuestra especialización.

La línea evolutiva que involucra a los géneros exclusivamente neárticos se encuentra también bien fundamentada sobre la base de la morfología de los adultos, su área de distribución, y la morfología de las larvas como vimos en el capítulo anterior. En lo referente a su etología, no muestra mayores diferencias con el grupo de géneros neotropicales, mas bien hay casos de vicariancia ecológica, como en Editha y Stictiella, únicos géneros cuyas especies cazan lepidópteros; también se observa en otros géneros neárticos cierta tendencia a preñar sobre insectos de otros órdenes además de dípteros. Generalizando, cada grupo de géneros puede decirse que ocupa conjuntos de nichos ecológicos similares, proporcionados principalmente por las zonas secas cercanas a ambos trópicos.

La línea evolutiva que según Bohart y Menke (1976) involucra a los géneros exclusivamente neotropicales y Bembix, requiere un análisis mas detallado. En principio todos los géneros poseen un carácter en la morfología de los adultos que los separa del resto; también la morfología de las larvas proporciona caracteres para agruparlos, como es la papilosidad y pigmentación de los bordes laterales de la epifaringe, como vimos aquí, por lo que parece indiscutible que todos estos géneros se encuentran relacionados filogeneticamente. Sin embargo el género Bembix muestra ciertas características particulares: su distribución es cosmopolita, a diferencia del resto de los géneros, que son exclusivamente neotropicales, y además se halla pobremente representado donde estos géneros muestran mayor diversidad: en las parte áridas de la Argentina. También como vimos en el capítulo ante-

rior, existe un carácter larval en el borde de la epifaringe, por debajo de las áreas sensoriales, que está cubierto de pelos, que lo diferencia del resto de los géneros exclusivamente neotropicales, que poseen esta zona glabra. Justamente este carácter permite introducir una modificación importante en el cladograma (figs 9 y 87), ya que Bembix pasa a formar una línea evolutiva propia, separada del resto, mientras que Trichostictia (y probablemente también Zyzyx) se relacionan más estrechamente con la línea de los otros géneros exclusivamente neotropicales.

La idea de que las especies del género Bembix deben constituir una línea evolutiva propia, aunque relacionada con la de los géneros exclusivamente neotropicales, no solamente se apoya, como vimos, en su distribución geográfica y en la morfología de sus larvas, sino también en su etología. No repetiré aquí la complejidad de los patrones comportamentales presentada por este género, que puede consultarse en la sección correspondiente, pero destacaré ciertos aspectos importantes: la uniformidad de los patrones comportamentales presentada por cada género de distribución neotropical solo es comparable con la uniformidad de cada grupo de especies de Bembix en particular; en algunos de estos grupos de especies pueden reconocerse vicariantes ecológicos de géneros neotropicales, de manera que ambas líneas parecen haber seguido una evolución paralela a partir de cierto momento, diferenciándose en cada una grupos de especies con adaptaciones a distintos nichos ecológicos, pero mientras que en una de ellas esta diversificación etológica fue acompañada de cambios morfológicos que permiten diferenciar claramente varios géneros, en la otra estos cambios fueron menores, diferenciándose apenas grupos de especies. A pesar de esto, la evolución de los caracteres morfológicos de los adultos también muestra paralelismo; por ejemplo las especies más primitivas de ambas líneas poseen los ocelos poco modificados, mientras que sus representantes más especializados los tienen muy atrofiados.

Sobre el origen geográfico y la dispersión de los Bembicini es poco lo que se encuentra en la bibliografía: Evans y Matthews (1968) suponen que el genocentro de Bembix esté en la parte sur de América del Norte, donde este género muestra mayor diversidad morfológica y etológica; Porter (1980) supone que el género Bicyrtes se haya originado en las zonas secas del sur de América del Sur, donde se encuentra más diversificado, y que el clima seco del final del Eoceno probablemente haya favorecido su migración hacia América del Norte. Estos dos antecedentes son las únicas especulaciones encontradas en la bibliografía. Se puede completar este cuadro con algunas otras que resultan evidentes, por ejemplo que los Bembicini se hayan originado en alguna parte de América, teniendo en cuenta su distribución, pero no resulta posible establecer el lugar exacto de su origen, ya que existen dos centros de diversificación muy importantes; de los cuales el de América del Sur parecería ser de mayor importancia por la cantidad de géneros involucrados.

REVIEW OF LAS APLICACIONES

Creo importante resumir en un último capítulo las novedades y conclusiones presentadas en las diferentes secciones de esta tesis. En su introducción, así como en otras secciones planteé la posibilidad de aportar datos sobre dos aspectos relacionados con los Hymenoptera: la diferenciación de nichos ecológicos, y la evolución del comportamiento social; también me propuse aclarar la bionomía de especies de aquellos géneros cuyos integrantes no habían sido estudiados anteriormente así como describir ciertos comportamientos insuficientemente detallados o mal interpretados por otros autores. Todos estos objetivos fueron cumplidos aportando además algunos métodos de estudio nuevos.

Describo por primera vez el comportamiento de nidificación de especies de los géneros Trichostictia, Selman, Editha y Hemidula, a los que debo sumar Zyzyx, ya que los conocimientos sobre la única especie de este género eran en su mayor parte erróneos. La etología de los Bembicini era una de las que menos se conocía en Sphecidae, pero el aporte hecho por esta tesis revierte la situación, de manera que ahora se conocen datos etológicos sobre especies pertenecientes a 14 de los 15 géneros incluidos. A estos datos deben agregarse los presentados para más especies de los géneros Bicyrtes, Bembix, Stictia y Rubrica, ya que de algunas había datos sobre comportamiento.

Las observaciones presentadas, referidas a los géneros enumerados más arriba, me permitieron en algunos casos detallar comportamientos particulares, aportar datos sobre la evolución hacia la sociabilidad, describir actividades no estudiadas antes en este grupo, y redondear el panorama sobre la radiación adaptativa de los Bembicini en la región Neotropical. Así, describo por primera vez detalladamente el comportamiento de desecho de presas de Rubrica nasuta, para lo que debí diseñar una celdilla artificial que permitiera la observación de las hembras bajo tierra; este estudio me permitió interpretar satisfactoriamente esta actividad y hacer una revisión de ella en Sphecidae que me permitió deducir el origen filogenético de este comportamiento. Describo por primera vez en detalle la cópula de un miembro de los Bembicini (Zyzyx chilensis) y reviso este comportamiento en Sphecidae, lo cual adquiere valor si se considera que esta revisión es la primera realizada para este comportamiento, uno de los menos observados en representantes de esta familia. Planteo por primera vez la existencia de un aprovisionamiento en masa lento, según observaciones sobre Bicyrtes simillima, a raíz de lo cual modifiqué la clasificación de los tipos de aprovisionamiento propuesta en la bibliografía, y fundamentalmente llamo la atención sobre la posibilidad de que este tipo sería una transición entre el aprovisionamiento en masa y el progresivo, por lo que sería fundamental para explicar el origen filogenético del segundo. Como destacué en la introducción, el hallazgo de avispas que presenten comportamientos de transición como el mencionado, es un hecho muy raro y muy valioso, ya que estos resultan fundamentales para explicar el paso de una a otra fase en la evolución

hacia la sociabilidad, en este caso el paso de la fase crabronoide a la bembicoide de Malyshev.

A raíz de observaciones sobre comportamientos anómalos durante al espera hasta el nacimiento de la larva, en Rubrica nasuta, Stictia arcuata y Hemidula singularis planteo una hipótesis sobre la importancia de este período en la aparición del hábito de atender a varias larvas simultáneamente, comportamiento poco frecuente en Sphecidae, pero estrechamente relacionado con las sociedades de otros grupos de Hymenoptera. En relación con la oviposición destaco un aporte hecho aquí, que contribuye al esclarecimiento de la transición entre la fase bembicoide y la moneduloide de Malyshev, o sea entre la oviposición en la primera presa y en la celdilla vacía: Selman notatus y Editha integra seleccionan una presa mas pequeña para depositar el huevo, la cual al parecer no sirve como alimento, y sea el paso anterior a la deposición del huevo en la celdilla vacía.

La observación del comportamiento subterráneo en Rubrica nasuta me permitió aclarar la evolución del comportamiento de introducir la presa en el nido en Bembicini, tema no tratado anteriormente en la bibliografía, y que permite incluso poner de manifiesto, en el caso de Editha integra, como las ventajas adaptativas de explotar un nuevo tipo de presa, llevan a veces implícito el costo de una regresión evolutiva en otro aspecto del comportamiento, como es la introducción de la presa en el nido.

También los datos aportados para varias especies, frecuentemente dieron lugar a la revisión de otros temas, como los mecanismos de transporte de presas, la estructura de los nidos y los cierres temporales de estos (relacionado con la estructura de los nidos presento un método para obtener moldes de acrílico de ellos) También analizo la selección de presas en Bembicini, planteando ciertas hipótesis aplicables a la mayoría de las avispas predadoras oligófagas.

Si bien los datos aportados en el campo de la etología pura, mencionados mas arriba, son de mucho interés, creo que los Bembicini ofrecen todavía mas campo, si se considera el tema de la radiación adaptativa, es decir como los diferentes comportamientos presentados reflejan adaptaciones para la conquista de nuevos nichos ecológicos. Así se ve que en el conjunto de especies de cada género es posible distinguir por lo menos un rasgo importante, no compartido por especies de otros géneros, y en algunos casos, cuando los datos lo permiten, analizo también las diferencias ecológicas entre especies de un mismo género.

Resumiendo estos rasgos sobresalientes, puedo decir que las especies de Rubrica nidifican en suelos limosos compactos, la única de Selman en suelos arenosos con vegetación densa, y las de Hemidula en salitrales; las especies de Editha cazan lepidópteros, las de Bicyrtes cazan Heteroptera, y las de Microbembex son necrófagas; las de Zyzyx y Trichostictia nidifican a temperaturas mas bajas que las demás, y las de Stictia ubican sus celdillas a una profundidad no utilizada por

ningún otro miembro de los Bembicini. La única especie de Bembix ampliamente distribuida en el país representa en cambio un Bembicini mas típico: nidifica en arena sin vegetación, caza dípteros y construye nidos no muy profundos. En lo referente a diferencias intragenéricas, fueron estudiadas tres especies del género Bicyrtes, que se diferencian por el tamaño de la presa cazada, y por el tipo de suelo utilizado para nidificar. Este panorama general, resumido brevemente, que presenta diferencias ecológicas tan claras, muestra lo antedicho sobre el excelente campo que brindan los Bembicini para estudios sobre temas ecológicos.

Paralelamente a estas observaciones llevé a cabo estudios sobre morfología comparada de las larvas, describiendo por primera vez las larvas de especies pertenecientes a géneros de los que no se sabía nada sobre este aspecto, como Editha, Selman y Trichostictia; además redescribo la de Rubrica nasuta, y describo por primera vez la de Stictia flexuosa.

De este estudio surgió la necesidad de modificar el esquema filogenético propuesto para la tribu, armado sobre la base de la morfología de los adultos solamente. Esta modificación, a grandes rasgos, involucra al género Bembix, el cual, como se ilustra en la figura 87, sería el único integrante de una línea evolutiva; dicha línea, estaría emparentada con la de los géneros exclusivamente neotropicales, pero la relación sería mas distante que en el esquema propuesto para los adultos. Dicha modificación también se apoyaría en datos sobre etología presentados en esta tesis, y en aspectos zoogeográficos.



Dr. Abraham Willink  
Director de Tesis



Lic. Jorge F. Genise

ALGEBRA

- ALCOCK, J. 1975. Notes on the behaviour of three Argentine Sphecids (Microbembex uruguayensis, Tachytes fraternus and T. amazonus). Pan-Pacific Ent. 51(3): 195-200.
- and RYAN, A.F. 1973. The behaviour of Microbembex nigrifrons. Pan-Pacific Ent. 49(2): 144-148.
- and GAMBOA, G. 1975. The nesting behaviour of some Sphecids wasps of Arizona, including Bembix, Microbembex and Philanthus. Ariz. Acad. Sci. 10(3): 160-165.
- et al. 1978. The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. Zool. Jour. Linn. Soc. 64(4): 293-326.
- BAERENDS, G.P. 1941. Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe Ammophila campestris Jur. Tijdschr. Entomol. 84: 68-275.
- BODKIN, G.E. 1917. "Cowfly tigers", an account of the hymenopterous family Bembecidae in British Guiana. J. Bd. Agri. Brit. Guiana 10: 119-125.
- BOHART, G. and KNOWLTON, G. 1953. Notes on mating, prey provisioning, and nesting of Sphex procerus (Dahlbom). Proc. Ent. Soc. Wash. 55(2): 100-101.
- BOHART, R. and LENKE, A. 1976. Sphecids wasps of the World. Univ. Calif. Press. 695 pp
- BONDIAR, G. 1930. Vespas que protegem os animais domesticos contra as moscas. Correio Agricola 8: 179-181.
- BRETHES, J. 1902. Notes biologiques sur trois Hymenopteres de Buenos Aires. Rev. Mus. La Plata 10: 193-205.
- 1918. Un bembécido cazador de hemípteros. Physis 4: 348-349.
- BRISTOLE, W. 1948. Notes on the habits and prey of twenty species of British hunting wasps. Proc. Linn. Soc. London 160: 12-37.
- CALLAN, E. 1945. A wasp preying on house-flies and stable-flies. Nature 155: 146.
- 1954. Observations on Vespoidea and Sphecoidea from the Paria Peninsula and Patos Island, Venezuela. Bol. Ent. Venez. 9: 13-27.
- COPELLO, A. 1933. Biología de Hyperalonia morio. Rev. Soc. Ent. Arg. 5: 117-120.
- CHAPMAN, R. et al. 1926. Studies in the ecology of sand dune insects. Ecology 7: 416-426.
- CHLURZYNSKI, J. 1977. Stimuli eliciting sexual pursuit in the digger wasp Bembex rostrata (L.) males. Acta. Neurobiol. Exp. 37: 27-56.
- EBERHARD, W. 1971. The predatory behaviour of two wasps, Agnoideus humilis and Sceliphron caementarium on the orb weaving spider Araneus cornutus. Psyche 77: 243-251.
- 1974. The natural history and behaviour of the wasp Trigonopsis cameronii Kohl. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 125(3): 295-328.
- ELLIOT, N. et al. 1979. Preliminary annotated list of the wasps of San Salvador Island, the Bahamas, with a new species of Cerceris. Proc. Ent. Soc. Wash. 81: 352-362.

- EVANS, H. 1957. Studies on the comparative ethology of digger wasps of the genus *Bembix*. Comstock Publ. Assoc., Cornell Univ. Press. 248 pp.
- 1959. Observations on the nesting behaviour of digger wasps of the genus *Ammophila*. Amer. Midl. Nat. 62: 449-473.
- 1962. The evolution of prey-carrying mechanisms in wasps. Evolution 16: 468-483.
- 1963. Predatory wasps. Scientific Amer. 208: 145-154.
- 1965. Simultaneous care of more than one nest by *Ammophila azteca* Cameron. Psyche 72: 8-23.
- 1966. The comparative ethology and evolution of the sand wasps. Harvard Univ. Press. 526 pp.
- 1966b. The accessory burrows of digger wasps. Science 152: 465-471.
- 1966c. The behaviour patterns of solitary wasps. Ann. Rev. Ent. 11: 123-154.
- 1973. Observations on the nests and prey of *Sphodrotes nemoralis* sp. n. J. Australian Ent. Soc. 12: 311-314.
- 1976. Nesting behaviour of *Microbembex hirsuta* Parker, with notes on related species. Proc. Ent. Soc. Wash. 78(2): 185-189.
- 1976. Bembicini of Baja California Sur: notes on Nests, Prey, and Distribution. Pan-Pac. Ent. 52(4): 314-320.
- 1978. A solitary wasp that preys upon lacewings. Psyche 85(1): 81-84.
- and LIN, C. 1956. Studies on the larvae of digger wasps, part II: Nyssoninae. Trans. Amer. Ent. Soc. 82: 35-66.
- and MATTHEWS, R. 1968. North American *Bembix*, a revised key and suggested grouping. Ann. Ent. Soc. Amer. 61: 1284-1299.
- --- 1973. Systematics and nesting behaviour of Australian *Bembix* sand wasps. Mem. Amer. Ent. Inst. 20, 387 pp.
- --- 1974. Observations on the nesting behaviour of South American sand wasps. Diotropica 6(2): 130-134.
- et al. 1974. Observations of the nesting behaviour of *Rubrica surinamensis*. Psyche 81(2): 334-352.
- and EBERHARD, W. 1970. The wasps. Univ. Michigan Press. 265 pp.
- FERTON, G. 1911. Notes detaches sur l'instinct des Hymenopteres melliferes et ravisseur 7a. ser. Ann. Soc. Ent. France 80: 351-412.
- FREELAN, B. and JOHNSTON, B. 1978. The biology in Jamaica of the adults of the Sphecid wasp *Sceliphron assimile*. Ecol. Ent. 2: 39-52.
- FRITZ, M. 1963. Himenópteros neotropicales II. Neotropica 8: 61-65.
- GENISE, J. 1979. Comportamiento de nidificación de *Bicyrtes variegata* y *B. discisa*. Rev. Soc. Ent. Arg. 38: 123-126.
- 1979. Utilización de moldes de acrílico en el estudio de nidos de avispa cavadoras. Rev. Soc. Ent. Arg. 38: 79-82.

- GEISE, J. 1980. Comportamiento de cópula de Sceliphron asiaticum (L.) en cautiverio. Rev. Soc. Ent. Arg. 39(3-4): 315-323.
- 1980. Comportamiento de nidificación de Sphex argentinus y S. dorsalis. Revisión de esta actividad en el género. Rev. Soc. Ent. Arg. 39: 251-262.
- 1980. Evolución de mecanismos de transporte de presas en avispas. Reclasificación de los tipos mandibulares y esquema evolutivo general. Rev. Soc. Ent. Arg. 39: 19-36.
- 1980a. Interacción social en una agrupación de Rubrica nasuta. Physis 38: 8/30.
- 1980b. Selección de presas en Rubrica nasuta. Ecosur 7(13): 15-18.
- 1980. Comportamiento de nidificación de Prionyx bifoveolatus. Physis 39: 51-54.
- 1981. Observaciones sobre el comportamiento de nidificación de Stictia arcuata. Physis 40: 15-17.
- 1981. Influencia de factores meteorológicos en la actividad de Prionyx bifoveolatus. Physis 39: 19-24.
- 1982. Estudios sobre el comportamiento de nidificación de Bembicini neotropicales I. Bicyrtes simillima y B. discisa, con una revisión de los tipos de aprovisionamiento en Bembicini. Physis 40: 93-99.
- 1982. Estudios sobre el comportamiento de nidificación de Bembicini neotropicales II. Selman notatus, Trichostictia guttata y Editha integra. Rev. Soc. Ent. Arg. 40: 249-262.
- 1982a. Comportamiento de desecho de presas en Rubrica nasuta y revisión de esta actividad en Sphecidae. Physis 40: 101-109.
- (en prensa). Descripciones de larvas de Bembicini. Anales Mus. Arg. Cs. Nat.
- (en prensa). Estudios sobre el comportamiento de nidificación de Bembicini neotropicales III. Stictia flexuosa y algunas reflexiones sobre la diferenciación de nichos ecológicos en Bembicini. Physis.
- (en prensa). Estudios sobre el comportamiento de nidificación de Bembicini neotropicales IV. Bembix citripes. Physis.
- (en prensa). Estudios sobre el comportamiento de nidificación de Bembicini neotropicales V. Hemidulia singularis. Rev. Soc. Ent. Arg.
- (en prensa). Estudios sobre el comportamiento de nidificación de Bembicini neotropicales VI. Zyzyx chilensis. Rev. Soc. Ent. Arg.
- (en prensa). Estudios sobre el comportamiento de nidificación de Bembicini neotropicales VII. Trichostictia vulpina. Physis.
- GOODMAN, W. 1970. Observations of the behaviour and life history of Microbembex californicus. Pan-Pac. Ent. 46: 207-209.

- GRANDI, G. 1961. Studi di un entomologo sugli Imenotteri superiori. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 25: 1-659.
- HAASE, A. and RICHARDS, C. 1926. The biology of the British Crabronidae. Trans. Ent. Soc. London 74: 297-331.
- HARTMAN, C. 1905. Observations on the habits of some solitary wasps of Texas. bull. Univ. Texas. 65: 1-73.
- HOCK, A. 1981. Hesperidiidae as prey of Stictia carolina. J. New York Ent. Soc. 39: 202-203.
- MIATA, K. 1942. Comparative studies on the habits of solitary wasps. Tenthredo 4: 1-142.
- 1976. Evolution of Instinct. Comparative ethology of Hymenoptera. Smithsonian Institution. 529 pp.
- JANVIER, H. 1925. Le sommeil et l'orientation chez les Monedula. Rev. Chilena Hist. Nat. 29: 214-216.
- 1926. Los estefos de Chile. Anal. Univ. Chile 2(4): 5-69.
- 1928. Recherches biologiques sur les predateurs du Chili. Ann. Sci. Nat. Zool. (10)11: 67-207.
- KILSEY, L. 1978. Nesting behaviour in Dynatus nigripes spinolae. Pan-Pac. Ent. 54: 65-68.
- KROEBELN, K. 1955. Miscellaneous prey records for solitary wasps I. Bull. Brook. Ent. Soc. 50: 13-17.
- KURCZEWSKI, E. 1968. Nesting behaviour of Plenoculus davisii. J. Kansas Ent. Soc. 41: 179-207.
- 1969. Comparative studies of the ethology of female digger wasps in the genus Miscophus and Nitelopterus. J. Kansas Ent. Soc. 42: 470-509.
- 1972. Observations on the nesting behaviour of Diploplectron plegowi. Proc. Ent. Soc. Wash. 74: 385-397.
- 1972. Observations on the nesting behaviour of Oxybelus cressoni and O. exclamans. J. Kansas Ent. Soc. 45: 397-404.
- 1976. Behavioral observations on some Tachytini and Larrini. Jour. Kansas Ent. Soc. 49(3): 327-332.
- and KURCZEWSKI, E. 1968. Host Records for some North American Pompilidae with a discussion of factors in prey selection. Jour. Kansas Ent. Soc. 41(1): 1-33.
- 1971. Host records for some species of Nyssoninae. Jour. Kansas Ent. Soc. 44(3): 334-337.
- and GINSBURG, S. 1971. Nesting behaviour of Tachytes (Tachyplena) validus. Jour. Kansas Ent. Soc. 44(1): 113-131.

- KURCZEWSKI, F. and EVANS, H. 1972. Nesting behaviour and description of the larva of Bothynostethus distinctus. Psyche 79: 88-103.
- and LANE, C. 1974. Observations on the nesting behaviour of Mimesa (Mimesa) basirufa and M. (M.) cressonii. Proc. Ent. Soc. Wash. 76(4): 375-384.
- and ELLIOT, N. 1978. Nesting behaviour and ecology of Tachysphex pechumani. Jour. Kansas Ent. Soc. 51(4): 765-780.
- LECLERCQ, J. 1954. Monographie systematique, phylogenetique et zoogeographique des Hymenopteres Crabroniens. Lejunia Press, Liege. 371 pp.
- LIN, C. 1971. Bionomics of Stictia carolina at Lake Texoma, with notes on some Neotropical Species. Texas Jour. Sci. 23(2): 275-286.
- LINSLEY, E. and MC SWAIN, J. 1956. Some observations on the nesting habits and prey of Cerceris californica. Ann. Ent. Soc. Amer. 49: 71-84.
- LIANO, R. 1959. Observaciones biológicas de insectos bonaerenses. Supl. Rev. Educ. prov. Buenos Aires. 136 pp.
- MATTHEWS, R. and EVANS, H. 1971. Biological notes on two species of Sericophorus from Australia. Psyche 77: 413-429.
- --- 1974. Notes on the behaviour of three species of Microbembex in South America. J. Georgia Ent. Soc. 9(2): 79-85.
- and MATTHEWS, J. 1978. Insect Behaviour.
- et al. 1981. Nesting behaviour of the sand wasp Stictia maculata in Costa Rica. J. Kansas Ent. Soc. 54: 249-254.
- MALYSHEV, S. 1966. Genesis of the Hymenoptera and the Phases of their evolution. Methuen and Co. 319 pp.
- MERISUO, A. 1967. Ein Entwurf zum dreidimensionalen Zeichen der Raubwespenester. Ann. Ent. Fenn. 33(3): 176-180.
- MILLER, R. and KURCZEWSKI, F. 1972. A review of the nesting behaviour in the genus Entomognathus with notes on E. nemoralis. Psyche 79: 61-78.
- --- 1975. Comparative behaviour of wasps in the genus Lindeni. Jour. New York Ent. Soc. 83(2): 82-120.
- --- 1976. Comparative nesting behaviours of Crabro rufibasis and Crabro arcadensis. Flo. Ent. 59(3): 267-285.
- MOLITOR, A. 1934. Neue Beobachtungen und Versuche mit Grabwespen. Biol. Zbl. 54: 450-466.
- NIELSEN, E. 1931. Quelques procedes ameliores a employer a l'etude de nids des Hymenopteres solitaires. Ent. Medd. 17(5): 312-318.
- 1933. Sur les habitudes des Hymenopteres aculeates solitaires III. Ent. Medd. 18: 259-348.
- 1945. Moeurs des Bembex. Spolia Zool. Mus. Hauniensis 7: 1-174.

- OLBERG, G. 1959. Das Verhalten der Solitären Wespen Mitteleuropas. Deutscher Verlag Wissenschaften, Berlin, 401 pp.
- PARKER, J. 1917. A revision of the Bembicini wasps of America north of Mexico. Proc. U.S. Nat. Mus., 52(2173): 1-155.
- 1929. A generic revision of the fossorial wasps of the tribes Stizini and Bembicini with notes and descriptions of new species. Proc. U. S. Nat. Mus. 75(5): 1-203.
- PARKER, F. et al. 1981. Observations on the provisioning behaviour of Ammophila aberti. Psyche 87: 249-258.
- PECKHAM, D. and HOOK, A. 1980. Behavioral observations on Oxybelus in southeastern North America. Ann. Ent. Soc. Amer. 73: 557-567.
- PICKARD, R. 1975. Relative abundance of syrphid species in a nest of the wasp Ecitemnius cavifrons compared with that in the surrounding habitat. Entomophaga 20: 143-151.
- PORTER, C. 1980. Hicyrtes Lepelletier in the Lower Rio Grande Valley of Texas and in Northeast Mexico. Flo. Ent. 63(3): 281-285.
- POULTON, E. 1917. Predaceous reduviid bugs and fossors, with their prey, from the Sao Paulo district of southeast Brazil. Proc. Ent. Soc. London (1917): 24-31.
- RAU, P. 1915. The ability of the mud-dauber to recognize her own prey. J. Anim. Behaviour 5: 240-249.
- 1928. The nesting habits of the wasp Chalcidion caeruleum. Ann. Ent. Soc. Amer 21: 25-35.
- and RAU, N. 1918. Wasp studies afield. Princeton Univ. Press. 372 pp.
- RICHARDS, O. 1937. Results of the Oxford University expedition to British Guiana, 1929. Hymenoptera, Sphecidae and Bembecidae. Trans. R. Ent. Soc. London 86: 101-118.
- 1971. The habits of Edithe magnifica. Ent. Mon. Mag. 107: 112-113.
- SCHONE, H. and TENGO, J. 1981. Competition of males, courtship behaviour and chemical communication in the digger wasp Bembix rostrata. Behaviour 77: 44-66.
- SILON THOMAS, R. 1966. A method of breeding Philanthus triangulum. Ent. Ber. 26 (7): 114-116.
- and SILON THOMAS, A. 1972. Some observations on the behaviour of females of Philanthus triangulum. Tijdsch. Ent. 115: 123-139.
- STEINER, A. 1962. Mise au point d'une technique d'elevage d'Hymenopteres fouisseurs en laboratoire. Bull. Soc. Ent. France 70: 12-18.
- 1971. Behavior of the hunting wasp Liris nigra in particular or unusual situations. Canad. J. Zool. 49(11): 1401-1415.
- 1978. Evolution of prey-carriage mechanisms in digger wasps: possible role of a functional link between prey-paralyzing and carrying

- studies in Oxybelus unigiumis. Quaest. Ent. 14(3): 393-410.
- THORPE, W. 1956. Learning and instinct in animals. Methuen and Co. 558 pp.
- TINBERGEN, N. 1951. The study of Instinct. Oxford Univ. Press. 228 pp.
- TORO, H. y LAGUNACELAYA, J. 1980. Factores mecanicos en la precoula de Sphex latreillei. Anal. Mus. Hist. Nat. Valparaiso 13: 245-253.
- TSUNEKI, K. 1956. Ethological studies on Bembix niponica, with emphasis on the psychobiological analysis of behaviour inside the nest I. Biological Part. Mem. Fac. Lib. Arts, Fukui Univ. Ser. II (6): 77-172.
- 1957. Ethological studies on Bembix niponica, with emphasis on the psychobiological analysis of behaviour inside the nest II. Experimental Part. Mem. Fac. Lib. Arts, Fukui Univ. Ser. II(7): 1-116.
- 1958. Ethological studies on Bembix niponica, with emphasis on the psychobiological analysis of behaviour inside the nest III. Conclusive Part. Mem. Fac. Lib. Arts, Fukui Univ. Ser. II(8): 1-78.
- 1960. biology of the Japanese Crabronidae. Mem. Fac. Lib. Arts, Fukui Univ. Ser. III(10): 1-53.
- 1963. Comparative studies on the nesting biology of the genus Sphex in East Asia. Mem. Fac. Lib. Arts, Fukui Univ. Ser. II(13): 13-78.
- and IIDA, T. 1969. The biology of some species of the Formosan Sphecidae with descriptions of their larvae. Etizenia 37: 1-21.
- VESEY-FITZGERALD, D. 1940. Notes on Bembecidae and allied wasps from Trinidad. Proc. Roy. Ent. Soc. London (A) 15: 37-39.
- WARBURTON, C. 1919. Notes on the solitary wasp Crabro Cephalotes. Proc. Cam. Phil. Soc. 19(6): 296-299.
- WHEELER, W. 1923. Social life among insects. Constable, London.
- WILLIAMS, F. 1950. The wasps of the genus Solierella in California. Proc. Calif. Acad. Sci. 4(26): 355-417.
- WILLINK, A. 1947. Las especies argentinas de Bembicini. Acta Zool. Lilloana 4: 509-651.
- 1958. Descripción de un nuevo género y especie de Bembicini y observaciones sobre otra. Acta Zool. Lilloana 16: 47-54.
- 1980. Sobre la presencia de Vespula germanica en la Argentina. Neotropica 26(76): 205-206.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar deseo agradecer a mi esposa Ana María por su aliento y ayuda, así como por su colaboración en el trabajo de campo; también a mi hijo, Diego, a cuyo nacimiento adelantado no pude asistir como tampoco a sus primeros días por hallarme en Mendoza, lejos de cualquier medio de comunicación, realizando parte de las observaciones para esta tesis. Mi agradecimiento más profundo para los doctores Abraham Willink y Axel Bachmann por la lectura crítica de los extensos y tediosos borradores, y las importantes sugerencias realizadas, además de su constante apoyo para la culminación de este trabajo. A mi suegro, José Puerta, por su permanente asistencia técnica, que me permitió contar con un imprescindible medio de transporte, además de ayudarme en diversas tareas y acompañarme en varios de mis viajes. Al Dr. Mateo Zelich, por todo el apoyo recibido en mis viajes a Entre Ríos y porque sus amplios conocimientos de la fauna entrerriana me permitieron ubicar varias especies de Bembicini de la zona. También a Manfredo Fritz por la ayuda en la localización de algunas especies, la determinación de otras y el constante apoyo brindado a través del préstamo de material y bibliografía. Al Ing. Ramón Palacios debo agradecer la determinación de las plantas y al Ing. Rafael Valencia la del tipo de suelo que utiliza para nidificar H. singularis. También a los guardaparques del PN El Palmar por la ayuda recibida durante mi estadía en ese Parque. A Gabriela Puerta y a Corina Joly por su colaboración en la realización de las copias y a Daniel Speranza por algunos de los trabajos de ilustración que acompañan el texto.