

1989 - 2

REG. No. 78558245

Universidad de Guadalajara

FACULTAD DE CIENCIAS



OBSERVACIONES SOBRE LA BIOLOGIA DE LA AVISPA SOCIAL
Mischocyttarus immarginatus Richards
(HYMENOPTERA : VESPIDAE)

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
LICENCIADO EN BIOLOGIA

P R E S E N T A :

ALICIA RODRIGUEZ PALAFOX

GUADALAJARA, JAL.

1989.

14258/019008
80061/085245
BIA
g

A mis padres

A mis hermanos

A Felipe

OBSERVACIONES SOBRE LA BIOLOGIA DE LA AVISPA SOCIAL
Mischocyttarus immarginatus Richards
(HYMENOPTERA: VESPIDAE)

CONTENIDO

I.	RESUMEN.....	1
II.	INTRODUCCION.....	3
III.	TAXONOMIA Y DISTRIBUCION.....	4
IV.	ANTECEDENTES.....	5
V.	OBJETIVOS	
	1. OBJETIVO GENERAL.....	9
	2. OBJETIVOS PARTICULARES.....	9
VI.	MATERIALES Y METODOS	
	1. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.....	10
	2. METODOLOGIA.....	12
VII.	RESULTADOS	
	1. ANIDACION	
	A) Características del nido.....	19
	B) Sitios de anidación.....	20
	C) Interacción con otros organismos.....	22
	D) Reutilización de nidos.....	24
	2. HABITOS ALIMENTICIOS	
	A) Recurso Energético.....	25
	B) Recurso proteínico.....	25
	C) Distribución de recursos por las forraje- ras entre los miembros de la colonia.....	25
	3. PARASITOS.....	28
	4. DEPREDADORES.....	29
	5. ESTADOS INMADUROS	
	A) Huevecillo.....	30
	B) Larva.....	30
	C) Pupa.....	31
	6. SUPERVIVENCIA DE ADULTOS.....	33
	7. MORFOMETRIA DE ADULTOS	
	A) Tamaño.....	35
	B) Peso.....	36
	8. ACTIVIDAD ANUAL DE LAS COLONIAS.....	44
VIII.	DISCUSION.....	48
IX.	CONCLUSIONES.....	58
X.	AGRADECIMIENTOS.....	60
XI.	BIBLIOGRAFIA.....	61

I. RESUMEN

Durante un periodo de un año (1986-1987) se estudiaron algunos aspectos sobre la anidación, hábitos alimenticios, parásitos, depredadores, desarrollo de estados inmaduros, sobrevivencia, morfometría de los adultos y ciclo anual de las colonias de la avispa social Mischocyttarus immarginatus Richards (Hymenoptera: Vespidae). Las observaciones se llevaron a cabo en la Estación de Biología Chamela, reserva biológica del Instituto de Biología de la UNAM, ubicada en la costa sur del Estado de Jalisco, México. El sitio de estudio presenta como vegetación dominante la Selva Baja Caducifolia con una estacionalidad muy marcada (PP \bar{X} =748 mm anuales y Temp. 24.9°C). Mediante observaciones directas de las colonias de M. immarginatus se obtuvo lo siguiente.

Los nidos de M. immarginatus son de forma horizontal, con pedicelo muy corto y ancho y con celdas descubiertas. Son de color café y su tamaño promedio fué de 405 celdas. M. immarginatus construyó sus nidos preferentemente sobre construcciones humanas y menos frecuentemente sobre la vegetación. Algunas de sus colonias se establecieron alrededor de los nidos de Polybia occidentalis (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae).

Fué registrada alimentándose en flores, residuos azucarados de coccidos y de diferentes insectos. Forrajeó más frecuentemente por alimentos líquidos (70.2%) que por presas (29.8%), el alimento fué distribuido principalmente a los adultos en el nido, siendo éstos los encargados de alimentar al resto de la colonia tanto adultos como larvas.

Los registros de parasitismo y depredación fueron escasos, destacando un Ichneumonidae Teochorychus prob. abactus Townes entre los primeros y las arañas entre los segundos.

En cuanto a su desarrollo, se registró para los huevecillos un tiempo promedio de duración de 9.7 días, para las larvas fué de \bar{X} =14.6 y para las pupas de \bar{X} =13.3 días. Se encontraron diferencias significativas entre los tiempos promedios de duración de huevecillos, larvas y pupas entre la época lluviosa y la de secas (análisis de varianza con análisis posterior de Newmann-Keuls), encontrándose también diferencias significativas en el caso de las larvas en diferentes tiempos dentro de una colonia. Los tiempos de desarrollo fueron menores que los registrados para otras especies de climas más húmedos.

Los adultos registraron un tiempo promedio de vida de 36 días para las hembras y 8.3 para los machos, la curva de sobrevivencia para ambos casos correspondió a la curva tipo I según Pearl (Krebs, 1985).

Se encontró que existen diferencias morfológicas significativas (tamaño y peso) entre las hembras y entre hembras y machos de una colonia, destacando las diferencias

entre las primeras.

Las colonias presentaron ciclo anual con dos periodos de actividad: crecimiento y desarrollo de las colonias y mantenimiento de adultos, con una duración aproximada de 5 y 7 meses respectivamente. El primero se inició en julio inmediatamente después de que ocurrió la primera lluvia y el segundo durante la sequía. Destaca el hecho de que las primeras colonias establecidas al inicio del periodo de crecimiento y desarrollo fueron iniciadas por hembras únicas y el resto de las colonias fundadas en cualquier otro tiempo fueron establecidas por grupos de hembras.

Los individuos de M. immarginatus pueden responder a lluvias extratemporales con otro ciclo de anidación.

Nunca se registró la estivación de individuos.

II. INTRODUCCION

Los insectos sociales tales como abejas, hormigas, termitas y avispas por su alto grado de sociabilidad constituyen una fuente importante de estudio de la conducta animal. Las teorías sobre la sociobiología y evolución de la conducta social son aplicables a la mayoría de especies animales y están basados primariamente en el estudio de la conducta en los insectos eusociales (West-Eberhard, 1967; Hamilton, 1964, 1972; Wilson, 1972, 1975; Alexander, 1974; West-Eberhard, 1975; Metcalf, 1975; Trivers y Hare, 1976: tomado de Litte, 1981).

Wilson (1971) cita cuatro de los descubrimientos básicos de la sociobiología de insectos sociales que se originaron en estudios de avispas o fueron basados inicialmente en ellas --control nutricional de castas (Marchal), el uso de caracteres conductuales en estudios de taxonomía y filogenia (Ducke), trofalaxis (Roubaud) y conductas dominantes (Heldmann, Pardi).

Las avispas exhiben varios estados en la evolución de la sociabilidad, más claramente que cualquier otro grupo de organismos por lo que son sujetos admirables para el estudio de la conducta animal (Evans y West-Eberhard, 1970).

Dado que todas las avispas sociales son depredadoras de insectos, principalmente de larvas de lepidópteros, económicamente son importantes porque pueden ser usadas como agentes de control biológico de las poblaciones de las plagas de los cultivos, de los cuales depende en gran parte el pueblo mexicano. Dentro de la comunidad ecológica juegan un papel elemental, regulando el crecimiento de las poblaciones de insectos.

El posible origen de los Vespidae y la amplia diversidad de géneros y especies en los trópicos son motivos suficientes para llevar a cabo estudios sobre la biología de los vespídeos en regiones tropicales (Jeanne, 1972). Aunado esto a la escasez de estudios de avispas sociales en los trópicos secos, que por su estacionalidad tienen influencia en el comportamiento, papel ecológico y ciclo de las colonias.

Por otra parte, estudiar Mischocyttarus resulta interesante por varias razones: las diferencias morfológicas respecto a los otros géneros (Polybiini) unido a la diversidad arquitectónica de sus nidos, sugiere un alto grado de adaptaciones y una igual diversidad en los patrones de conducta. La estructura simple de sus nidos con celdas expuestas, facilita la observación detallada, aunado esto a la poca agresividad que presenta, a diferencia con Polistes similar en algunos aspectos pero muy agresiva.

Finalmente, el conocimiento de las avispas en México es un campo virgen y éste trabajo representa una introducción al estudio de éste grupo tan importante.

III. TAXONOMIA Y DISTRIBUCION

Siguiendo el arreglo de Richards (1962 tomado de Jeanne, 1972) la superfamilia Vespoidea comprende 3 familias: Vespidae, Eumenidae y Masaridae. La familia Vespidae a su vez comprende 3 subfamilias: Stenogastrinae, Vespinae y Polistinae. La subfamilia Polistinae es el grupo mas grande y diverso y esta dividida tambien en tres tribus: Ropalidiini, Polistini y Polybiini.

Los Polybiini en América, comprenden un total de 23 géneros y 405 especies, de las cuales 202 corresponden a Mischocyttarus y 203 a los otros géneros (Richards, 1978).

Los adultos de Mischocyttarus pueden separarse fácilmente de los otros géneros por tener el tercero y cuarto segmento de los tarsos medio y posterior asimétricos, con el lóbulo interno más prominente que el externo (Richards, 1978). Las larvas poseen el primer esternito abdominal con uno, dos o tres lóbulos proyectándose fuertemente y el primer espiráculo torácico muy largo (Reid, 1942 tomado de Richards, 1978).

Mischocyttarus se encuentra exclusivamente en América y solamente una o dos especies están registradas para los Estados Unidos, la mayoría de las especies habitan en la región tropical de Sudamérica (Richards, 1978).

Para México se reportan tan sólo 14 especies (Richards, 1978; Snelling, 1983).

M. immarginatus Richards ha sido registrada de México, Guatemala, Honduras, Costa Rica y Nicaragua. En México se ha reportado para los siguientes estados: Guerrero, Jalisco, Nayarit, Oaxaca, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Richards, 1978; Snelling, 1953 y Rau, 1943).

IV. ANTECEDENTES

Los primeros datos sobre la biología de Mischocyttarus fueron reportados en varias publicaciones (Von Ihering, 1904; Ducke, 1914; Bequaert, 1944; tomado de Poltronieri y Rodrigues, 1976); y mayores detalles son encontrados en Richards y Richards (1951, tomado de Poltronieri y Rodrigues, 1976). En 1953, Snelling dio algunas notas sobre la hibernación y anidación de M. flavitarsis, estudio que realizó en California.

Estudios más específicos y profundos en cuanto a la biología de Mischocyttarus son en realidad muy pocos, únicamente se conocen los realizados con M. drewseni en Brasil (Jeanne, 1972), con M. mexicanus en Florida (Litte 1976 tomado de Litte, 1981 y Litte, 1977), con M. flavitarsis en Arizona (Litte 1979 tomado de Hermann y Chao, 1984a), con M. labiatus en Colombia (Litte, 1981) y con M. extinctus en Brasil (Raphoso-Filho 1982 tomado de Raphoso-Filho y Rodrigues, 1983a y 1983b).

Algunos otros estudios aportan algunos datos sobre el hábitat, distribución y biología de: M. cassununga, M. cerberus styx y M. rotundicollis (Poltronieri y Rodrigues, 1976); M. extinctus (Raphoso-Filho y Rodrigues, 1983a, 1983b, 1984) y M. mexicanus cubicola en los Estados Unidos (Hermann y Chao, 1984a, 1984b, 1984c y Hermann et al., 1985).

Otros datos, principalmente sobre distribución, descripción de los adultos para casi la totalidad de las especies y breves aspectos sobre anidación y parasitoides para algunas de ellas son encontrados en el trabajo realizado por Richards (1978) con los vespídeos de América.

Específicamente, unas pocas especies mexicanas de Mischocyttarus son brevemente tratadas por Rau (1940, 1943) en sus estudios sobre hábitos de anidación realizados con algunas avispas sociales en México, entre ellas encontramos a M. pallidipectus, M. labiatus, M. ater, M. basimacula, M. angulatus, M. mexicanus y M. immarginatus, destacando el hecho de que entonces fueron colectados los primeros ejemplares de la especie sujeto de nuestro estudio.

Mischocyttarus presenta una gran diversidad en la estructura de sus nidos, pero como regla general, sus nidos son simples con celdas expuestas y unidas por un solo pedicelo. El pedicelo es usualmente barnizado con una secreción (Richards, 1978). En M. drewseni esta secreción actúa como repelente contra las hormigas que forrajeaban por la cría (Jeanne, 1970).

Richards (1978) señaló que los nidos de Mischocyttarus son usualmente pequeños, raramente con más de 100 celdas (M. cassununga 295, Ducke, 1907; tomado de Richards, 1973) y M. drewseni hasta 210 celdas (Jeanne, 1972). Rau (1940) reportó un nido muy grande de cerca de 290 celdas y para el caso de M. immarginatus un tamaño de 21.5

celdas en promedio.

Entre los sustratos utilizados por Mischocyttarus como sitios para construir sus nidos, encontramos hojas y construcciones humanas (Rau, 1940, 1943; Hermann y Chao, 1984a; Hermann, et al., 1985; Jeanne, 1972; Litte, 1977) y sobre rocas (Litte, 1981; Raphoso-Filho y Rodrigues, 1984).

Windsor (1972) y Gorton (1978) registraron en Costa Rica la anidación de M. immarginatus en asociación con Polybia occidentalis (Vespidae), sugiriendo una asociación de protección de Polybia hacia Mischocyttarus. Sin embargo, Rau (1940, 1943) no registró asociación alguna entre estas dos especies.

La mayoría de las colonias son establecidas por una sola hembra. No obstante, Jeanne (1972) en su estudio con M. drewseni y Litte (1981) con M. labiatus establecen que el 69% y el 42.9% respectivamente de las colonias son iniciadas por grupos de dos o más hembras. Litte (1981) reportó que los nidos de M. mexicanus fueron fundados por 1 a 20 hembras, variando el tamaño del grupo fundador con el periodo de tiempo y Poltronieri y Rogrigues (1976) reportaron que los nidos de M. cassununga son establecidos en su fase inicial por una sola hembra y el resto de las colonias son iniciados por grupos de hembras, en cambio los de M. cerberus styx y M. rotundicollis siempre por hembras únicas.

Tanto en M. drewseni como en M. labiatus existe una división de la labor entre reinas y obreras. La reina pone huevecillos y prepara la celda para éstos, inicia la construcción del nido y de la mayoría de las celdas, forrajeando primariamente por pulpa. Las obreras levantan la pared de las celdas, forrajean por pulpa y alimento y distribuyen el alimento a sus compañeras y a las larvas (Jeanne, 1972; Litte, 1981). Sin embargo, parece ser que no hay diferencias morfológicas aparentes entre las hembras (Jeanne, 1972). En M. cassununga y M. cerberus styx las reinas fueron siempre las hembras de mayor tamaño, no así para las colonias de M. rotundicollis, aunque en las tres especies los machos fueron siempre los individuos menores (Poltronieri y Rodrigues, 1976); en M. mexicanus Litte (1977) registró que las reinas fueron significativamente más grandes que las cofundadoras.

Los reportes sobre los hábitos alimenticios de los Polybiini son escasos, siendo algunos de éstos: larvas de lepidópteros, moscas, hormigas y a menudo termitas, todas las especies probablemente colectan néctar y algunas pocas piezas de frutos maduros (Akre y Davis, 1978). Entre las especies de Mischocyttarus se ha registrado su visita a flores (Jeanne, 1972; Litte, 1977, 1981; Raphoso-Filho y Rodrigues, 1983b y Snelling, 1953) y a azúcares provenientes de cóccidos (Jeanne, 1972; Raphoso-Filho y Rodrigues, 1983b); así como también azúcares de ácidos y otros homópteros, de bagazo de caña y frutos maduros (Raphoso-Filho y Rodrigues, 1983b). Datos sobre captura de presas son

reportados por Jeanne (1972), Litte (1981), Raphoso-Filho y Rodrigues 1983a) y Snelling (1953). Entre las presas citadas por ellos podemos encontrar: estados inmaduros de lepidópteros, hemipteros y ortópteros, abejas y moscas despedazadas o masticadas, también se registró la visita a carne, pellejos frescos y pescado, así como también la rapia de artrópodos capturados en telas de arañas y una larva de Polistes (Cuadro 7). Ambos recursos constituyen una fuente de alimento tanto para el adulto como para la larva.

En cuanto a sus parasitoides, Richards (1978) sugirió que posiblemente Teochorychus es el Ichneumonidae que podría ser asignado como el más importante. El registró a éste ichneumonido sobre los nidos de M. cerberus (en Brasil), M. cooperi (en Colombia) y M. flavicornis (en Perú). Litte (1981) reportó a Megaselia sp (Diptera: Phoridae) parasitando las pupas de M. labiatus, siendo la causa del 32% del fracaso de los nidos. Vesey-Fitzgerald (1938 tomado de Jeanne, 1972) encontró las pupas de M. surinamensis parasitadas por un ichneumonido y por un díptero. También encontró larvas de fóridos en las celdas de M. labiatus.

Por otro lado, en relación a sus depredadores Jeanne (1975), Richards and Richards (1951 tomado de Hermann, et al., 1984c) y Turillazzi (1984 tomado de Hermann, et al., 1984c) han establecido que los pájaros y las hormigas son los depredadores más importantes de avispas sociales en general. Windsor (sin fecha) en su estudio con avispas polistinas en Costa Rica señaló a los pájaros como depredadores más importantes de la cría de las colonias de Polistes y Mischocyttarus, registrando que destruyen el 15% de los nidos disponibles mensualmente.

Jeanne (1970 tomado de Hermann y Chao, 1984a) reportó la depredación sobre Mischocyttarus por murciélagos y en 1972 señaló que las arañas son posiblemente el depredador más importante de los adultos, registró la captura de un macho de M. drewseni por la araña Ariadna gracilis (Segestriidae). Litte (1977) reportó a varias especies de pájaros atacando nidos de M. m. cubicola, hormigas como depredadores de las avispas inmaduras y arañas atrapando y alimentándose de avispas adultas, entre éstas últimas registró la caída de dos adultos en las telas de Argiope aurentia (Araneidae). Posteriormente, Litte (1981) registró en solo una ocasión la depredación de avispas activas de M. labiatus en el nido por hormigas armadas.

Existen en la literatura los registros de algunos tiempos promedios para la duración de los estados del desarrollo para otras especies, Jeanne (1972) lo reportó para M. drewseni, Litte (1976, tomado de Litte, 1981) para M. mexicanus y Litte (1981) para M. labiatus (Cuadro 8).

En cuanto a los adultos, Jeanne (1972) encontró que el promedio de vida es diferente entre individuos, reina 61 días, obreras 31 días, no obreras 5.0 días y machos 4.8 días. Una hembra de M. labiatus vivió entre 30 y 50 días

(Litte, 1981) y una hembra de M. mexicanus 8 semanas (Litte, 1977).

El promedio de vida conocido para una colonia de M. drewseni fué de 160 días (Jeanne, 1972); para M. mexicanus fué estimado ser de 8 meses (Litte, 1977).

V. OBJETIVOS

1. OBJETIVO GENERAL

Contribuir al conocimiento de la historia natural de las avispas sociales del género Mischocyttarus mediante el estudio de algunos aspectos de la biología de la especie M. immarginatus, tales como: anidación, alimentación, desarrollo y ciclos de las colonias e interrelación con otros organismos.

2. OBJETIVOS PARTICULARES

- a) Se planteó estudiar la biología de anidación de M. immarginatus para determinar la arquitectura, el tamaño de sus nidos y cuales son los sustratos que utiliza preferencialmente para construir sus nidos.
- b) Con la finalidad de conocer cuales son sus hábitos alimenticios determinar cuales son sus principales fuentes de obtención de alimento, registrando su visita a fuentes energéticas (flores y otras fuentes de azúcares) y protéicas (captura de presas).
- c) Llevar a cabo un registro e identificación de sus parásitos y depredadores.
- d) Realizar un estudio demográfico de sus colonias para conocer el proceso de desarrollo de las crías.
- e) Mediante un análisis morfométrico del total de individuos de una colonia, establecer las diferencias morfológicas entre los miembros de la misma.
- f) A través de un registro de sus nidos desde su inicio hasta su abandono, determinar el número de hembras que inician la construcción del nido y conocer las características de su población, determinando sus patrones temporales y especiales de abundancia.

VI. MATERIALES Y METODOS

1. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

El área de estudio fuè la Estación de Biología Chamela y sus alrededores, una reserva biológica del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Se localiza en la costa suroeste del Estado de Jalisco, en el Km 59 de la carretera Barra de Navidad-Puerto Vallarta, dentro del Municipio de la Huerta (19°30' N y 105°03' W) (Figura 1, modificada de Solís-Magallanes, 1980)

La Estación comprende un terreno de 1600 hectáreas, a una elevación que oscila entre 10 y 584 m.s.n.m., aunque la mayor parte del terreno no sobrepasa los 150 m. Con un clima que corresponde al (Awo(w)i) el más seco de los cálidos húmedos con lluvias en verano, según la clasificación de Köppen (modificada por García, 1981). La precipitación media anual es de 748 mm (1977-1984), un 80% de la precipitación anual en este periodo ocurrió entre julio y octubre, siendo cerca de 53 días de lluvia por año; la temperatura promedio anual es de 24.9°C (Bullock, 1986).

Esta área presenta como vegetación dominante la Selva Baja Caducifolia (de acuerdo a Miranda y Hernández X., 1963; correspondiente al Bosque Tropical Caducifolio de Rzedowski, 1978) con manchones de Selva Mediana Subperennifolia y Subcaducifolia. La Selva Baja Caducifolia se localiza en los lomeríos, con suelos más someros y la Selva Mediana Subperennifolia se desarrolla a lo largo de los arroyos y en lugares protegidos sobre suelos profundos (Lott, et al. 1987). La selva es marcadamente estacional y muy seca, se caracteriza por la pérdida total de follaje durante la época de sequía, quedando solamente con follaje las cañadas y arroyos por ser de los lugares más húmedos. Las familias más diversas son: Leguminosae, Euphorbiaceae, Rubiaceae y Binoniaceae (Lott, 1985).

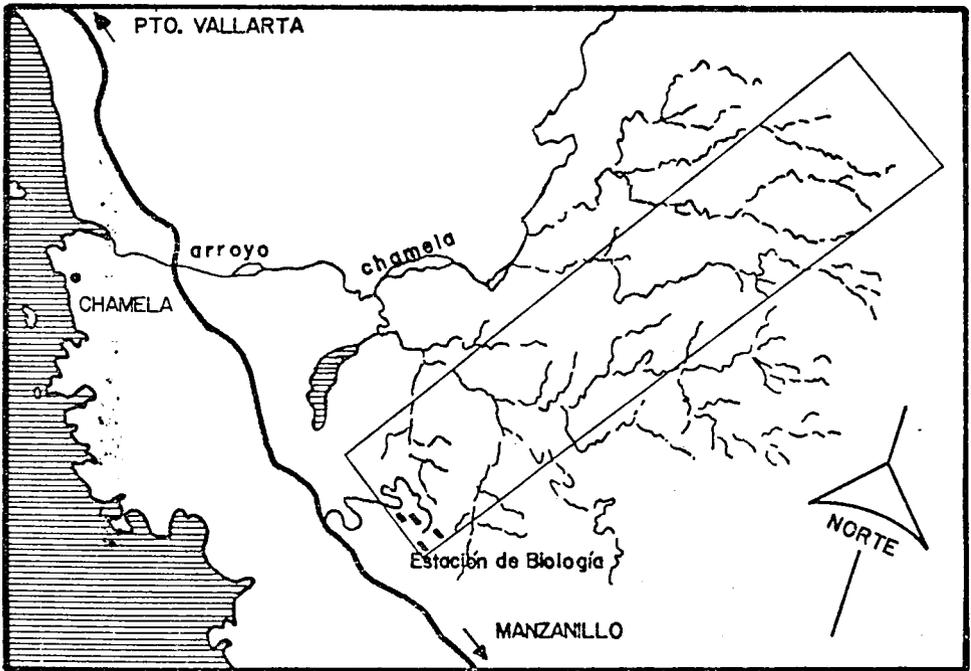
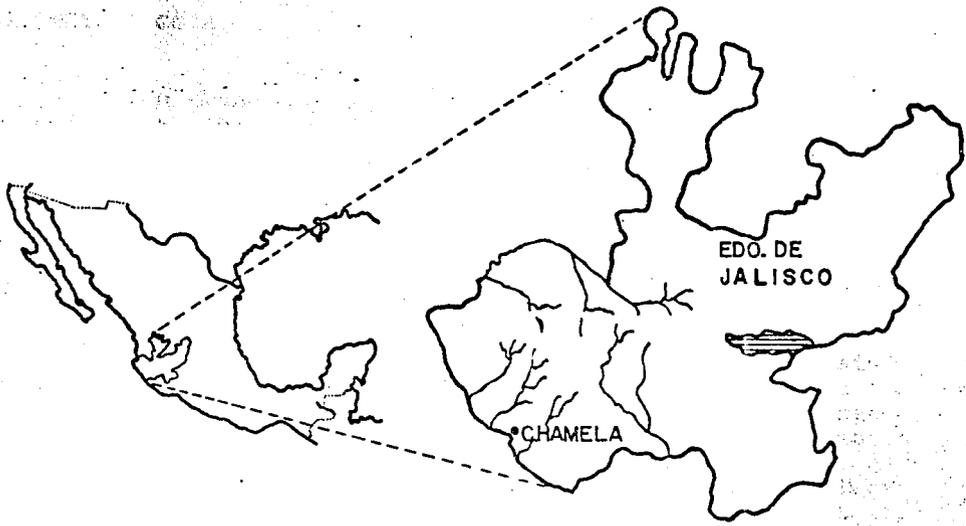


FIGURA 1. LOCALIZACION GEOGRAFICA DEL AREA DE ESTUDIO

2. METODOLOGIA

Con base en los objetivos, se planteó la siguiente metodología, misma que estuvo basada en las observaciones directas de las colonias y los individuos de Mischocyttarus immarginatus Richards "in situ".

El periodo de estudio fué de abril de 1986 a mayo de 1987.

En primer término se realizó una inspección de todos los nidos que pudieran ser localizados, colectando algunos de los abandonados y registrando todos los demás nidos. La forma en que se realizó el registro fué la siguiente: cada nido fué marcado y registrado con un número progresivo, anotando fecha, sitio, altura, sustrato y condición. De la misma forma se fué registrando cada nuevo nido, registrando además el número de hembras que lo iniciaron. Todos estos nidos fueron seguidos regularmente durante el tiempo en que se llevó a cabo el inicio de la mayor cantidad de ellos, posteriormente se llevó con una periodicidad de cada 15 días. Al mismo tiempo se inició otro registro similar con aquellos nidos que fueron localizados sobre la vegetación anotando en éste caso fecha, localización, especie de planta, altura y condición. Referente a la condición, se tomaron en cuenta 4 categorías:

ACTIVO: nido que tenía todas sus celdas ocupadas. Si estaba muy desarrollado contenía gran cantidad de celdas operculadas, larvas en todos sus estadios, huevecillos y conservaba su población de adultos.

SEMIACTIVO: nido que presentaba gran parte de sus celdas ocupadas, con pocas celdas operculadas, muchos huevecillos y con casi toda su población de adultos.

SEMIABANDONADO: nido que presentaba pocas celdas ocupadas conteniendo huevecillos o larvas poco desarrolladas y muy pocas operculadas, pocos adultos presentes en el nido.

ABANDONADO: nido que presentaba sus celdas totalmente vacías, ocasionalmente se observó algún adulto.

Un registro adicional permitió seguir los nidos durante todo el tiempo de estudio, registrando cada vez la condición de cada uno de estos. La forma en que se llevó a cabo este registro fué similar a la forma (C) ilustrada para el desarrollo de los nidos, anotando en este caso el número de nido en la parte horizontal y en la vertical la fecha de registro, eligiendo para cada condición un color particular.

Se eligieron 10 nidos con la finalidad de determinar el tiempo de desarrollo de los estados inmaduros, así como también datos generales sobre su crecimiento y desarrollo. Este tipo de observaciones se llevó a cabo cada tercer día, desde el inicio del nido hasta su abandono total, registrando el contenido de cada celda. Para éste registro se utilizó una planilla con un cuadrulado de forma hexagonal. Así se facilita el manejo posterior de los datos. Para no perder la continuidad de las celdas conforme

transcurrió el tiempo algunas de ellas fueron marcadas con corrector líquido blanco. Para cada observación se realizó un planilla, asignando un color a cada uno de los estados encontrados en la celda. Una vez concluido el desarrollo del nido, fué utilizado un molde adicional de la última planilla registrada, en el cual cada celda fué numerada. Este molde fué luego sobrepuesto a cada planilla, desde el último registro hasta el primero, eliminando los números de las celdas que fueron desapareciendo, todo esto guiado por las celdas marcadas. Cada planilla fué así vaciada en una forma lineal en donde fué posible seguir de un modo continuo la historia de cada celda respecto al tiempo. Para hacer más comprensible esto, se ejemplifica parcialmente el desarrollo del nido 83 y la manera como fueron registrados los datos (Figura 2).

Se realizaron colectas y observaciones directas sobre plantas, particularmente en flores, con la finalidad de conocer sus fuentes energéticas (néctar) y mediante el robo de presas o partes de presas parcialmente destrozadas a las forrajeras en el momento de su regreso al nido conocer sus fuentes proteínicas.

Algunos individuos fueron extraídos del nido durante la noche, llevados al laboratorio y marcados con pintura para aeromodelos, colocándoles puntos de colores en la parte dorsal del tórax. Usando un color para identificarlos como miembro de una colonia dada y una combinación de dos puntos de diferentes colores para cada individuo. No se utilizó ninguna sustancia anestésica para no provocar posibles cambios en sus patrones de comportamiento. Una vez que la pintura secó fueron colocados nuevamente en su nido.

Una serie de adultos marcados de 3 colonias fueron utilizados para conocer la distribución de recursos alimenticios entre los miembros de la colonia. Para ello se realizaron observaciones de 15 minutos en cada nido, rotando los tiempos de observación entre ellos durante todo el día y registrando en cada regreso de un viaje de forrajeo a quién es repartido el recurso dentro del nido.

También, mediante el registro de adultos marcados de varias colonias se estimó su sobrevivencia, para lo cual fué registrada su permanencia en el nido cada tercer día hasta su desaparición de la colonia.

Para la obtención de los parásitos fueron colectados nidos con celdas operculadas y colocados en el laboratorio en cámaras de cría, para esperar la emergencia de posibles parásitos. Datos sobre su época de actividad fueron complementados mediante la obtención de datos tomados directamente de las observaciones de campo.

Con el propósito de obtener datos morfométricos de los adultos se colectaron 3 colonias con el total de individuos. Esta fué hecha poco antes del anochecer por ser este el momento en que la mayoría de los adultos se encuentran en el nido, además de tener actividad baja. Para ello se utilizó una pequeña red que fué colocada envolviendo

el nido, una vez que todos los adultos se encontraban dentro de la red fueron sacrificados con acetato de etilo, el nido se colectó y se colocó en una cámara de cría en el laboratorio. Los adultos fueron inmediatamente pesados y marcados individualmente y colocados en líquido de Bouin durante 24 horas, posteriormente conservados en alcohol al 70%. Con los adultos que emergieron en el laboratorio se procedió de la misma manera. Posteriormente, a cada individuo le fue medida la longitud del ala anterior derecha y la longitud del tórax lateral desde el ángulo humeral hasta la válvula propleal.

Los ejemplares resultado de éste estudio se encuentran depositados en la Colección Entomológica de la Estación de Biología Chamela, UNAM, con réplicas en la Colección Entomológica de la Facultad de Ciencias, Universidad de Guadalajara.

FIGURA 2

A) Serie de esquemas que muestran el desarrollo parcial del nido 83, cada figura representa el registro del contenido del nido de un día de observación, en donde cada número representa la fecha de observación realizada cada tercer día, el número 3 y 7 fueron omitidos por corresponder a fechas no registradas. Los espacios en blanco corresponden a celdas vacías, aquellos con líneas diagonales a huevecillos, con puntos negros a larvas y totalmente negros a pupas. Aquellas figuras cuyo contorno es más grueso corresponden a celdas marcadas.

B) Esquema que muestra la planilla con la forma final del nido, en donde se ha numerado cada celda y la cual es sobrepuesta a cada uno de los esquemas en A para luego pasar la información a la forma C.

C) Forma que permitió seguir el desarrollo de cada celda respecto al tiempo. Cada línea horizontal constituye el contenido del nido de un día de observación y cada línea vertical la historia de cada celda respecto al tiempo. Las líneas en blanco horizontales corresponden a días no registrados. Cabe hacer notar que cada punto se multiplicó por 3, ya que los registros fueron realizados cada tercer día.

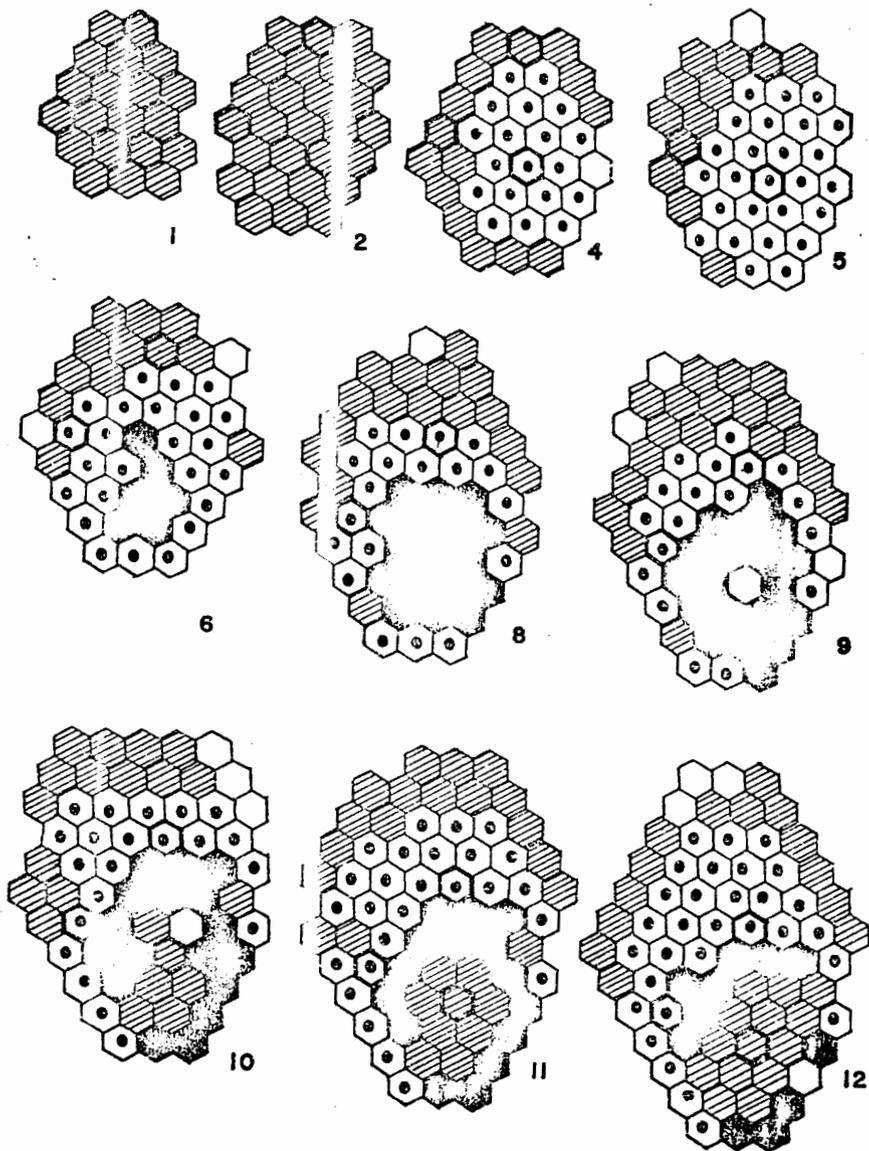
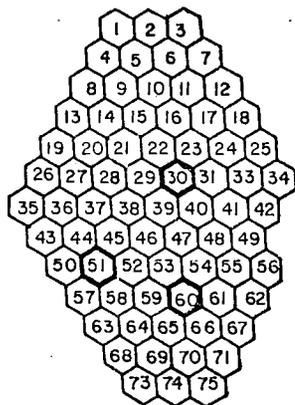
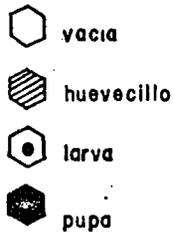


FIGURA 2 (A)



(B)



(C)

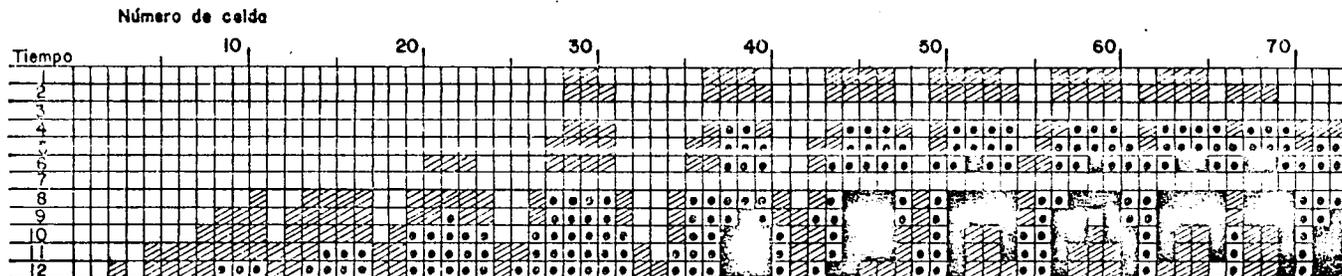


FIGURA 2

VII. RESULTADOS

1. ANIDACION

A) Características del nido

Los nidos de Mischocyttarus immarginatus Richards son de disposición horizontal con las celdas en un plano vertical abiertas hacia abajo. No presentan envoltura y son de color café con el pedicelo un poco más obscuro y liso, el cual, al igual que la superficie superior de las celdas más cercas a él está cubierto con una película brillante semejante a barniz. Son construidos mediante la adición de innumerables fragmentos pequeños de origen vegetal de diversas formas y tamaños, que se encuentran unidos entre sí aparentemente con un material semejante a barniz; lo que hace que el nido en su totalidad parezca estar ligeramente barnizado. Evans y Eberhard (1970) indican que este material es producido por glándulas cefálicas y que aparentemente actúa como adherente en la construcción del nido, mezclado con la fibra y agua y que posiblemente también sea aplicado al pedicelo y parte superior de las celdas, donde seca hasta formar una cubierta dura, brillante y semejante al barniz, sirviendo para sujetar e impermeabilizar el nido.

El pedicelo es excéntrico y en su etapa inicial es delgado y tubular, pero a medida que el nido se desarrolla se modifica adoptando una forma tridimensional (longitud: $\bar{X}=3.3$ mm, d.s.=0.9; ancho: $\bar{X}=3.5$ mm, d.s.=1 y grueso: $\bar{X}=2.1$ mm, d.s.=0.7, n=14), además, se extiende en su parte superior formando una película muy delgada sobre la superficie de la cual se sostiene. Generalmente es único, pero si el nido es muy grande o la superficie donde se construye muy irregular entonces se presentan más de un pedicelo y en ocasiones una serie de pedicelos unidos entre sí, alcanzando dimensiones tales como: 2.93 cm de ancho por 1.87 cm de grueso en un nido de 1032 celdas (11.2 cm en su parte más ancha por 17.0 cm en su parte más larga) y 1.5 X 1.75 cm en uno de 1094 celdas (9.5 cm X 22.4 cm de diámetro).

Las celdas son hexagonales y casi sin variación en tamaño: diámetro ($\bar{X}=4.1$ x 4.4 mm, d.s.=0.18 y 0.2 respectivamente, n=14), ancho de la pared ($\bar{X}=2.5$ mm, d.s.=0.2, n=14) y grueso de la pared ($\bar{X}=0.38$ mm, d.s.=0.4, n=14). Presentan diferentes tonalidades que van desde un color café cremoso hasta un café cobrizo oscuro, variación que posiblemente se deba a la utilización de diversos materiales durante su construcción, los cuales son adicionados capa por capa en todo el contorno celular.

El opérculo es construido en su totalidad por la larva sobre el borde de la celda o un poco por debajo de éste; es delgado, translúcido y ligeramente redondeado. Se forma por la adición de múltiples hilos sedosos que inicialmente se observan como una fina red blanquecina, cambiando posteriormente a una película de color café mate

(casi del mismo color que el nido).

Los nidos vistos desde abajo son de forma oval o redondeada con tendencia hacia una forma hexagonal, modificada a veces por su cercanía a superficies que limitan su crecimiento. Su tamaño promedio fué de 405.8 celdas de un total de 13 nidos registrados, con un rango de variación desde 124 hasta 1034 celdas por nido. Su tamaño en diámetro varió desde 4.0 cm medido en parte más ancha por 4.5 cm en su parte más larga hasta 9.5 cm por 22.4 cm respectivamente.

B) Sitios de anidación

Los nidos de M. immarginatus fueron encontrados en construcciones realizadas por el hombre y con menor frecuencia sobre la vegetación.

Casi la totalidad de los nidos fueron encontrados en el área correspondiente a las instalaciones de la Estación de Biología, gran parte de ellos fueron localizados sobre la superficie del techo de los aleros de los edificios, ventanas y lámparas (sobre superficies generalmente lisas de cemento, metal y plástico).

En comunidades humanas cercanas al área de estudio (5 km) fueron encontrados sobre construcciones, tales como casas (de concreto o construidas con palmas) y debajo de los puentes.

Cuando el sustrato utilizado como sitio de anidación lo constituyeron las plantas, los nidos fueron localizados generalmente sobre la superficie inferior de las hojas, unidos a la nervadura central.

En la Estación, las plantas sobre las que se registraron los nidos (Cuadro 1) se localizaron en la mayoría de los casos dentro del área de las instalaciones o a la orilla de los caminos cercanos a las mismas. En otros sitios (Cuadro 2) también fueron encontrados sobre las hojas de las plantas localizadas principalmente a la orilla de veredas y caminos en lugares perturbados y cercanos a las comunidades humanas mencionadas anteriormente.

CUADRO 1. Plantas utilizadas como sustrato de anidación por Mischocyttarus immarginatus en el área de la Estación

sp planta	No. nidos
<u>Annona</u> sp. (ANNONACEAE) n.c. guanábano	1
<u>Tabebuia rosea</u> (BIGNONIACEAE)	2
<u>Tabebuia</u> sp. (BIGNONIACEAE)	2
<u>Opuntia excelsa</u> (CACTACEAE)	1
<u>Terminalia catappa</u> (COMBRETACEAE) n.c. almendro	1
<u>Amphipterygium adstringens</u> (JULIANACEAE)	1
<u>Acacia crinita</u> (LEGUMINOSAE)	1
<u>Caesalpinia eriostachys</u> (LEGUMINOSAE)	4
<u>Mimosa arenosa</u> (LEGUMINOSAE)	2
<u>Guapira</u> sp. (NYCTAGINACEAE)	2
<u>Cocos nucifera</u> (PALMAE) n.c. palma de coco	2
<u>Antigonon flavescens</u> (POLYGONACEAE)	1

CUADRO 2. Plantas utilizadas como sustrato de anidación por M. immarginatus. Otras localidades

sp planta	No. nidos
<u>Couepia polyandra</u> (CHRYSOBALANACEAE)	3
<u>Acacia pennatula</u> (LEGUMINOSAE)	1
<u>Acacia</u> sp. (LEGUMINOSAE)	2
<u>Ficus</u> sp. (MORACEAE)	4
<u>Cocos nucifera</u> (PALMAE) n.c. palma de coco	1
<u>Coccoloba</u> sp. (POLYGONACEAE)	2
<u>Melochia tomentosa</u> (STERCULIACEAE)	1
Palma de ornato	1

C) Interacción de anidación con colonias de otras especies Vespidae

En algunos casos M. immarginatus fué registrada anidando en la vecindad de los nidos de la avispa Polybia occidentalis (Olivier) (Vespidae), en cuyo caso utilizaba el mismo sustrato que ésta última. Polybia occidentalis siempre construyó sus nidos sobre la vegetación, utilizando como sustrato las ramas, preferentemente ramas delgadas y terminales. En éste tipo de asociación Mischocyttarus siempre construyó sus nidos sobre ramas pequeñas cercanas a la periferia de los nidos de Polybia. Este tipo de anidación fué registrado tanto en plantas nativas, como en plantas introducidas.

En el cuadro 3, se enlistan para el área de la Estación, las plantas sobre las que fueron registradas tales asociaciones y el número de ellas por especie de planta utilizada; en el cuadro 4 se enlistan para otras localidades.

A finales de julio se observó el inicio de nidos de M. immarginatus en los alrededores inmediatos de algunas colonias de P. occidentalis, las cuales se habían establecido desde unas semanas antes o incluso hasta 10 meses (observaciones personales).

Se registraron hasta 7 nidos de Mischocyttarus por cada colonia de Polybia, permaneciendo ésta asociación activa durante la época lluviosa. Tiempo después los nidos fueron abandonados, primero por los adultos de Polybia y luego por los de Mischocyttarus.

En estas condiciones, los nidos de M. immarginatus alcanzaron un tamaño promedio de 105.3 celdas ($r=13-261$, $n=15$).

Únicamente en dos ocasiones se registró el derribo de manera accidental de los nidos de Polybia y la desaparición de éstos pareció no afectar a las colonias de Mischocyttarus asociadas, ya que continuaron el desarrollo de sus colonias. Con excepción de estos casos, nunca se observó el derribo de nidos de Polybia por otra causa, tal como el ataque por pájaros o murciélagos.

Cerca de una de las comunidades humanas (Arroyo Chamela) se registraron dos casos de cercanía de los nidos de M. immarginatus con los de Parachartergus apicalis (Fabricius) (Vespidae). En el primero, se encontró un nido de M. immarginatus a 10 cm aproximadamente de un nido de P. apicalis ambos activos y construidos sobre una viga de cemento y en el segundo, se encontraron sobre una planta, localizándose el nido de M. immarginatus en el envés de una hoja.

CUADRO 3. Plantas utilizadas como sustrato de anidación por M. immarginatus en asociación con Polybia en en el área de la Estación

sp planta	No. asociaciones
<u>Cordia alliodora</u> (BORAGINACEAE)	3
<u>Caesalpinia eriostachys</u> (LEGUMINOSAE)	4
<u>Psidium</u> sp. (MYRTACEAE) n.c. guayabo	1
<u>Bougainvillea</u> sp. (NYCTAGINACEAE) n.c. bugambilia	4
<u>Antigonon flavescens</u> (POLYGONACEAE)	1
<u>Cocos nucifera</u> (PALMAE) n.c. palma de coco	3

CUADRO 4. Plantas utilizadas como sustrato de anidación por M. immarginatus en asociación con Polybia Otras localidades

sp planta	No. asociaciones
<u>Couepia polyandra</u> (CHRYSOBALANACEAE)	1
<u>Acacia hindsii</u> (LEGUMINOSAE)	1
<u>Acacia</u> sp. (LEGUMINOSAE)	5
<u>Cocos nucifera</u> (PALMAE) n.c. palma de coco	1
Palma de ornato 2 sp	2

D) Reutilización de nidos

En el área de la Estación, de un total de 72 nidos abandonados, construidos en la temporada anterior y localizados en los edificios, 10 (13.9%) fueron reutilizados por los adultos continuando se desarrollo durante la siguiente temporada y 3 (4.2%) fueron provisionalmente ocupados solamente por adultos y ocasionalmente se registraron con huevecillos, permaneciendo ahí por 3-5 días.

2. HABITOS ALIMENTICIOS

A) Recurso Energético

A pesar de registrarse muchas especies de plantas cuyas flores fueron visitadas por varias especies de avispas y particularmente algunas de la familia Vespidae, fueron muy pocos los registros de visita a éstas por M. immarginatus.

La presencia de M. immarginatus fué registrada únicamente sobre las flores de las siguientes especies de plantas: Colubrina triflora (Rhamnaceae) 1♂ y 1♀, Casearia tremula (Flacuartiaceae) 1♂, Sapium pedicellatum (Euphorbiaceae) 1♂ y Serjania brachycarpa (Sapindaceae) 1♂. Ayala y Bullock (com. pers.) registraron la visita de éste véspido sobre las flores de: Heliocarpus pallidus (Tilliaceae), Zea mays (Graminaeae) y Eclipta alba (Compositae).

M. immarginatus fué observada también recolectando residuos de azúcares proveniente de cóccidos (Homoptera) que infestaban una planta de ornato de la familia Malvaceae dentro del área de las instalaciones.

B) Recurso Proteínico

No se registró la despredación de presas por M. immarginatus. Sin embargo, aún cuando los adultos regresan generalmente al nido con sus presas maceradas, fué posible observar en algunos casos el regreso de forrajeras con presas parcialmente destrozadas o con partes indentificables de las mismas.

En una ocasión una forrajera regresó al nido con una larva pequeña de lepidóptero y en otra, una avispa regresó con la pata trasera de un saltamontes (Orthoptera). En ésta último caso después de aproximarse al nido, fué a posarse a una planta cercana, ahí maceró solamente el fémur, una vez que lo masticó hasta formar una masa, regresó al nido y repartió su carga con sus compañeras.

Experimentalmente en el laboratorio tratando de mantener las colonias en cautiverio se observó a M. immarginatus forrajear ocasionalmente por larvas de palomilllas (Lepidoptera), saltamontes (Orthoptera) y un cicádelido (Homoptera).

C) Distribución de recursos de las forrajeras entre los miembros de la colonia

De un total de 349 viajes registrados, el 70.2% fueron de forrajeo por liquido y el 29.8% fueron por presas. En 217 viajes de ese total se registró su ocurrencia de distribución entre los individuos de la colonia por las

forrajeras inmediatamente de su regreso al nido, de los cuales el 63.13% (137) fueron para liquido y el 36.87% (80) para presas.

Para el caso del liquido, se encontró que el 54.7% de las obreras fueron solicitadas inmediatamente después de su llegada por adultos presentes en el nido. Sólo el 9.5% de los viajes por liquido registrados, fué repartido directamente a las larvas por las forrajeras. Así mismo, el 16.1% de viajes por éste recurso fué exclusivamente depositado en el interior de celdas (ya sea, conteniendo huevecillos o larvas poco desarrolladas) o sobre la superficie de los opérculos.

Cabe destacar como se señala en el cuadro 5, que algunas de las obreras realizaron en el momento de llegada, dos o tres actividades de las ya mencionadas anteriormente. Así, el 5.8% de las forrajeras dió tanto a larvas como a adultos, el 2.2% dió a larvas pero también depositó en celdas, el 11% compartió con los adultos y depositó en celdas y solamente se registró un caso (0.7%) en que realizó simultáneamente las tres cosas: dió a larvas, a adultos y depositó en celdas.

Para el caso de presas, se registró que el 70% de las avispa que regresaron al nido con éste alimento compartieron su carga con los adultos, el 21.3% lo dió directamente a las larvas muy desarrolladas, el 7.5% (sólo se registró en 6 ocasiones) dió directamente a larvas y compartió entre los adultos. Solamente se registró en una ocasión (1.3%) el depósito de éste material en el interior de una celda.

CUADRO 5. Ocurrencia de la repartición de recursos alimenticios por forrajeras al momento de su regreso al nido

LIQUIDO

Tipos de repartición	1	1,2	1,3	1,2,3	2	2,3	3	TOTAL
No. viajes	13	8	3	1	75	15	22	137
%	9.5	5.8	2.2	0.7	54.7	11.0	16.1	100

PRESAS

Tipos de repartición	1	1,2	2	3	TOTAL
No. viajes	17	6	56	1	80
%	21.3	7.5	70	1.3	100

TIPOS DE REPARTICION

1. Da directamente a larvas
2. Comparte con los adultos
3. Deposita en celdas

3. PARASITOS

El Ichneumonidae de la especie Teochocychus prob. abactus Townes fué registrado como parasitoide de las pupas de M. immarginatus. Se obtuvo un individuo por celda operculada (n=6). Se observó con frecuencia cerca de los nidos de M. immarginatus entre los meses de octubre a diciembre.

También en la vecindad de los nidos de M. immarginatus se registró a un diptero de la familia Phoridae. Entre noviembre y diciembre observé pupas de un diptero adheridas a paredes de celdas que contenían huevecillos, larvas poco desarrolladas o vacías.

4. DEPRADADORES

Solamente se registró en dos ocasiones la depredación de adultos de M. immarginatus, siendo en ambas el depredador una araña.

En una de ellas una avispa fué capturada cerca del nido por la araña Olios sp. (Sparassidae). En otra se observó dentro de una tela de araña del género Filistata (Filistatidae) a una avispa ya muerta, encontrándose la misma próxima a un nido de M. immarginatus.

Observaciones de los habitantes del lugar indican la destrucción total de los nidos de M. immarginatus por hormigas legionarias (Eciton sp.). Registré en sólo una ocasión la destrucción de un nido, el cual fué aparentemente atacado por hormigas durante la noche.

Por otra parte, es posible que se pueda señalar como posibles depredadores de los adultos a un ortóptero de la familia Mantidae y a la lagartija Phyllodactylus lanei Dixon (Squamata: Gekkonidae). En el primero de los casos se registró a un ortóptero atrapando un adulto de M. mexicanus, otra especie presente en el área. En el segundo, se registró a las lagartijas con frecuencia en la cercanía de los nidos de M. immarginatus, pero nunca fueron vistas atrapando alguna avispa. Respecto a éstas últimas Dixon (1964 tomado de Casas, 1982) revisó el contenido estomacal de varias especies de Phyllodactylus, encontrando en ellas diferentes tipos de escarabajos, arañas, mariposas nocturnas, moscas, termitas, hormigas y ocasionalmente larvas de insectos.

5. ESTADOS INMADUROS

A) Huevecillo

Los huevecillos son cilindricos con los extremos redondeados (semejantes a salchichas) y de color blanquecino, se encuentran unidos por un extremo al ángulo que forman la unión de dos de las paredes de las celdas.

El promedio de duración calculado fué de 9.7 días (d.s.=3.47, n=1553), registrado en un total de 6 colonias. El rango de variación va desde 8.8 días registrado para la colonia 190 hasta 13.8 días para la colonia 13 (Cuadro 6).

En el mismo cuadro observamos que para las colonias 13 y 7 se calcularon los promedios de duración de los estadios en diferentes periodos de tiempo y que para el caso de los huevecillos el promedio varió. En la colonia 13 durante el periodo de tiempo correspondiente a la época de sequía de 1986 (tiempo A) se registró un promedio de duración mayor (\bar{X} =13.8 días, d.s.=7.16, n=22) (Análisis de varianza, con análisis posterior de Newmann-Keuls, P=0.05) que durante los periodos siguientes en la época de lluvias. Así también, en la colonia 7 fueron contrastantes los promedios en el periodo de lluvias de 1986 (\bar{X} =9.4 días, d.s.=2.6, n=476) y en el de secas de 1987 (\bar{X} =13.3 días, d.s.=3.71, n=64). Con excepción de éstos cambios temporales, en las 6 colonias no se observaron diferencias muy marcadas durante la época mejor muestreada que fué la de lluvias de 1986.

Estos promedios pueden tener un margen de error debido a que los adultos frecuentemente comen huevecillos, teniéndose el registro de la ingestión de hasta 5 huevecillos de una misma celda y por lo tanto, no pudo precisarse si un huevecillo depositado permaneció en la celda hasta desarrollarse como larva.

B) Larva

La duración del estado larval pudo conocerse con mayor certeza, ya que no se observó que éstas fueran removidas de una celda a otra o comidas y sustituida por otra larva, en cambio se observó que son sacadas del nido y tiradas fuera de él en cualquier sitio.

El periodo larval registró un promedio de duración de 14.6 días (d.s.=4.58, n=1048). Pero al igual que el estado de huevecillo el promedio mostró algunas diferencias (Análisis de varianza con análisis posterior de Newmann-Keuls, P=0.05) entre colonias y entre épocas, desde 13.3 días (d.s.=2.27, n=73) hasta 36.3 días (d.s.=11.7, n=9) (Cuadro 6).

Las colonias 13 y 7 también presentaron diferencias (Análisis de varianza, con análisis posterior de Newmann-

Keuls, $P=0.05$) a lo largo de su desarrollo. La duración promedio disminuyó de 23.5 (d.s.=3.74, n=7) hasta 13.3 días (d.s.=2.27, n=73) para la colonia 13 entre la época de secas y la de lluvias. Para la colonia 7, el tiempo promedio se incrementó de 13.7 días (d.s.=1.17, n=374) durante la época lluviosa hasta 36.3 días (d.s.=11.7, n=9) en época de secas. La variación que se presentó entre otros nidos durante la época de lluvias fué muy poca.

Comparando la duración del estado larval entre los meses en los nidos 13 y 7 se encontró que hubo diferencias significativas ($F=40.8$ y 22.6 respectivamente). Mediante una comparación múltiple posterior (Prueba T de Newmann-Keuls $P<0.05$) se demostró que para la colonia 13 no hubo diferencia significativa en julio, agosto y octubre ($\bar{x}=14.0$, 14.7 y 14.8 días respectivamente), sin embargo, entre junio, septiembre y noviembre hubo diferencias significativas ($\bar{x}=24$, 18.2 y 10.9 días respectivamente).

Para la colonia 7 se encontraron diferencias significativas entre septiembre ($\bar{x}=15.8$ días) y agosto, octubre y noviembre ($\bar{x}=13.2$, 13.4 y 13.4 días respectivamente), mientras no hubo diferencia significativa entre éstos últimos.

C) Pupa

El tiempo promedio de duración de las pupas, puede también tener cierto margen de error debido a que es difícil precisar que la pupa haya podido continuar su desarrollo hasta emerger como adulto, ya que los adultos en ocasiones quitan el opérculo de las celdas y comen su contenido, o las mismas pupas son a veces parasitadas.

La duración promedio del estado pupal calculado de 1225 pupas, fué de 13.3 días (d.s.=2.94).

El estado pupal, al igual que los promedios para el estado de huevecillo y larva mostró diferencias (Análisis de varianza, prueba de Newman-Keuls) entre épocas y colonias (Cuadro 6), aunque su variación entre los promedios fué menor que para los casos anteriores. Sólo la colonia 7 registró un incremento en el tiempo promedio ($\bar{x}=17.5$ días, d.s.=1.46, n=19) durante la época de sequía.

CUADRO 6

PROMEDIO DE DURACION EN DIAS DE LOS ESTADOS INMADUROS DE
Mischocyttarus immarginatus Richards

HUEVECILLO

PERIODO DE TIEMPO	No. COLONIA	%	d.s.	RANGO	N
A) 25 may - 9 jul 86	13	13.8	7.16	(3-39)	22
B) 15 jul - 11 ago 86	13	10.0	5.73	(3-24)	70
C) 17 ago - 20 sep 86	13	9.4	3.92	(3-21)	176
D) 11 oct - 13 nov 86	13	9.3	2.51	(3-21)	165
E) 22 abr - 16 dic 86	1	10.7	3.78	(3-30)	336
F) 25 jul - 13 dic 86	7	9.3	2.6	(3-24)	476
G) 8 ene - 23 abr 87	7	13.3	3.71	(6-27)	64
H) 5 sep - 22 dic 86	83	10.2	3.56	(6-27)	111
I) 24 ago - 13 dic 86	3	9.2	3.39	(3-21)	43
J) 28 jul - 17 oct 86	190	8.8	2.5	(3-21)	90
TOTAL		9.7	3.47	(3-39)	1553

LARVA

A) 25 may - 9 jul 86	13	23.5	3.74	(18-50)	7
B) 15 jul - 11 ago 86	13	13.9	4.0	(9-21)	22
C) 17 ago - 20 sep 86	13	13.3	2.27	(6-18)	75
D) 11 oct - 13 nov 86	13	14.1	2.74	(9-21)	68
E) 22 abr - 16 dic 86	1	14.9	5.17	(6-33)	319
F) 25 jul - 13 dic 86	7	13.7	1.17	(9-27)	374
G) 8 ene - 23 abr 87	7	36.3	11.7	(18-48)	9
H) 5 sep - 22 dic 86	83	14.8	2.73	(12-24)	111
I) 24 ago - 13 dic 86	3	15.7	6.61	(9-33)	41
J) 28 jul - 17 oct 86	190	15.0	4.42	(6-24)	24
TOTAL		14.6	4.58	(6-48)	1048

PUPA

A) 25 may - 9 jul 86	13	11.6	2.8	(9-15)	8
B) 15 jul - 11 ago 86	13	11.4	2.76	(6-15)	26
C) 17 ago - 20 sep 86	13	10.8	2.17	(3-15)	113
D) 11 oct - 13 nov 86	13	11.4	3.0	(3-15)	175
E) 22 abr - 15 dic 86	1	12.3	2.75	(3-21)	301
F) 25 jul - 13 dic 86	7	13.1	2.3	(3-27)	385
G) 8 ene - 23 abr 87	7	17.5	1.46	(15-21)	19
H) 5 sep - 22 dic 86	83	13.5	2.96	(3-30)	113
I) 24 ago - 13 dic 86	3	13.6	3.57	(3-21)	61
J) 28 jul - 17 oct 86	190	12.2	1.84	(9-15)	24
TOTAL		13.3	2.94	(3-30)	1225

6. SUPERVIVENCIA DE ADULTOS

De un total de 46 hembras y 8 machos marcados desde el momento de su emergencia y registrados hasta su desaparición de la colonia se estimó la supervivencia de los adultos.

En cuanto a las hembras (Figura 3a), se registró una desaparición del 13% de los individuos en los primeros ocho días de vida. La mayoría de los sobrevivientes a este punto vivieron hasta los veintitres días, luego se incrementó de nuevo la desaparición de los adultos siendo más o menos constante en número, lo que implica que el porcentaje fué aumentado.

De un total de 46 individuos que estaban presentes por lo menos un días después de ser marcados, el promedio de vida fué igual a 28.3 días. El caso más excepcional fué de una hembra que vivió cerca de 5 meses.

Respecto a los machos (Figura 3a), se observó también la desaparición de individuos jóvenes de la colonia, pero también se registró que llegan a vivir un tiempo considerable, aunque menor que el registrado para las hembras ($\bar{x}=14.1$ días, $n=8$).

La curva de supervivencia para ambos casos (hembras y machos) corresponde a la curva de supervivencia tipo I (según Pearl (1928 tomado de Krebs, 1985), la cual corresponde a poblaciones en donde ocurren pocas muertes a lo largo de la mayor parte del promedio de vida y después muertes numerosas de los organismos de edad avanzada (Figura 3b).

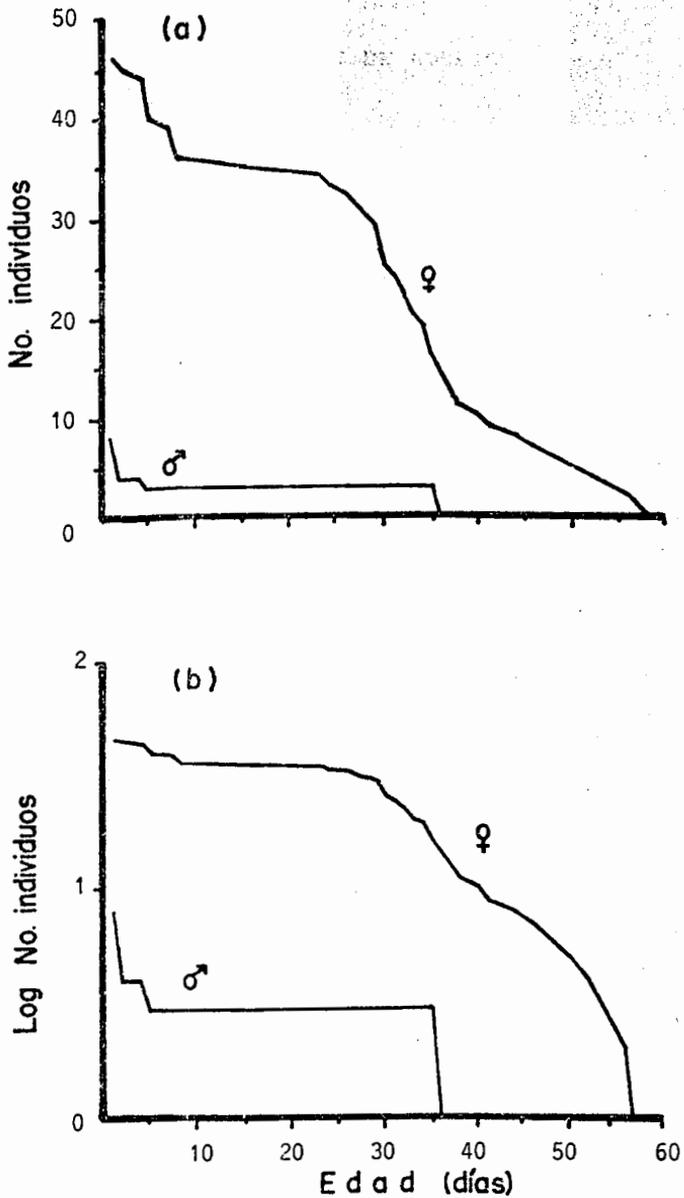


Figura 3. Curvas de sobrevivencia de individuos adultos de *Mischocyttarus immarginatus* Richards

7. MORFOMETRIA DE ADULTOS

A) Tamaño

El análisis de varianza ($F=14.21$) demostró que hubo diferencias significativas entre las hembras respecto al tamaño (longitud del ala anterior derecha).

Para ello, de las tres colonias colectadas con este propósito fueron agrupados en forma separada aquellos individuos presentes en la colonia en el momento de la colecta y aquellos que emergieron posteriormente en el laboratorio, dando como resultado 2 grupos de hembras por colonia los cuales corresponden a dos tiempos diferentes, resultando de las tres colonias un total de 6 grupos.

- Grupo 1. individuos presentes en la colonia 191 (12-IX-86)
- Grupo 2. individuos emergidos de la colonia 191 (18-IX-86)
- Grupo 3. individuos presentes en la colonia 29 (6-IX-86)
- Grupo 4. individuos emergidos de la colonia 29 (12-IX-86)
- Grupo 5. individuos presentes en la colonia 104 (13-I-87)
- Grupo 6. individuos emergidos de la colonia 104 (19,28,30-I-87)

Posteriormente, por medio de una comparación múltiple (Prueba T de Newmann-Keuls, $P<0.01$) se encontró que entre los grupos 1, 3 y 4; y entre los grupos 2, 5 y 6 no hubo diferencias significativas, pero los tres primeros fueron significativamente diferentes de los tres últimos. Ahora bien, en los grupos 1, 3 y 4 se encontraron las hembras cuyo tamaño fué menor ($\bar{x}=11.04$, 11.04 y 10.96 mm respectivamente). En los grupos 2, 5 y 6 se agruparon las hembras de mayor tamaño ($\bar{x}=11.68$, 11.68 y 11.48 mm respectivamente) (Figura 4).

Por otra parte y respecto al tamaño (longitud del ala anterior derecha) entre los machos, el análisis de varianza demostró que no existen diferencias significativas ($F=0.96$). Para realizar dicho análisis los machos fueron agrupados de la siguiente manera. En el primer grupo se incluyeron los machos que estaban presentes en la colonia 191 en el momento de su captura, en el segundo se incluyeron los machos que emergieron de la colonia 191 posterior a la captura y en el tercero el total de machos correspondientes a las dos colonias restantes 29 y 104 (Figura 5a).

Finalmente se realizó una comparación del tamaño entre hembras y entre hembras y machos.

Para realizar estas comparaciones se tomaron en cuenta 3 grupos:

- Grupo 1. el total de hembras de los grupos 1, 3 y 4 entre los cuales no hubo diferencias significativas.
- Grupo 2. el total de hembras de los grupos 2, 5 y 6 entre los cuales no hubo diferencias significativas.
- Grupo 3. el total de machos de las 3 colonias.

Mediante un análisis de varianza ($F=4.72$) se encontró que hubo diferencias significativas, posteriormente la Prueba T de Newmman-Keuls ($P<0.05$) desmostró que hubo diferencias significativas entre el grupo 2 ($\bar{x}=11.44$ mm) y los grupos 1 y 3 ($\bar{x}=11.01$ y 11.10 mm respectivamente) (Figura 5b).

B) Peso

De la misma forma en que fueron agrupadas las hembras para el caso del tamaño, fueron agrupadas para realizar el análisis estadístico para el peso.

El análisis de varianza ($F=6.5$) demostró que hubo diferencias significativas entre el peso de las hembras y mediante una comparación múltiple a posteriori (Prueba T de Newmann-Keuls, $P<0.05$) se encontró que hubo diferencias significativas entre los grupos de hembras 1, 3, 4 y 5 y los grupos 2 y 6. Los grupos 1, 3, 4 y 5 registraron ($\bar{x}=62.7$, 66.9 , 65.3 y 65.7 mg respectivamente) y los grupos 2 y 6 ($\bar{x}=73.2$ y 72.2 mg respectivamente) (Figura 6).

Para analizar el peso de los machos, también fueron agrupados de la misma manera que para el caso del tamaño.

Nuevamente, a través de un análisis de varianza ($F=9.06$) se encontró que existen diferencias significativas entre el peso de los machos. Con análisis posterior (Prueba T de Newmann-Keuls, $P<0.05$) se desmostró que hubo diferencias significativas entre el grupo 2 ($\bar{x}=57.6$ mg) y los grupos 1 y 3 ($\bar{x}=50.4$ y 52.8 mg respectivamente). (Figura 7a).

Al igual que para el tamaño, los grupos para el análisis del peso entre hembras y entre hembras y machos, los grupos 1 y 2 fueron formados a partir de los resultados del peso de las hembras, el primero comprende los grupos 1, 3, 4 y 5 entre los cuales no se encontraron diferencias significativas, el segundo los grupos 2 y 6 entre los cuales tampoco se encontraron diferencias significativas y el tercer grupo fué formado nuevamente con el total de los machos.

El análisis de varianza ($F=94.92$) demostró que hubo diferencias significativas entre los tres grupos. Mediante un análisis posterior por el procedimiento de Newmann-Keuls ($P<0.05$) se encontraron diferencias significativas entre los tres grupos. Grupo 1 ($\bar{x}=64.9$ mg), grupo 2 ($\bar{x}=72.8$ mg) y grupo 3 ($\bar{x}=53.8$ mg) (Figura 7b).

FIGURA 4.

Serie de gráficas que representan el tamaño de las hembras de 3 colonias. Las 3 gráficas de la izquierda muestran las hembras presentes en el momento de la colecta y las de la derecha las hembras que emergieron posterior a la colecta. Horizontalmente, cada par de gráficas corresponde a una colonia (191, 29 y 104 respectivamente).

FIGURA 5.

a) Serie de gráficas que representan el tamaño de los machos. La gráfica 1 corresponde al tamaño de los machos presentes en el momento de la colecta en la colonia 191, la 2 corresponde a los machos que emergieron de la misma colonia y la 3 al total de machos de las otras 2 colonias (29 y 104).

b) Serie de gráficas que representan el tamaño de las hembras comparado con el tamaño de los machos. La gráfica 1 corresponde a las hembras entre las cuales no hubo diferencias significativas, la 2 corresponde al otro grupo de hembras entre las cuales no hubo diferencias significativas y la 3 al total de machos de las 3 colonias.

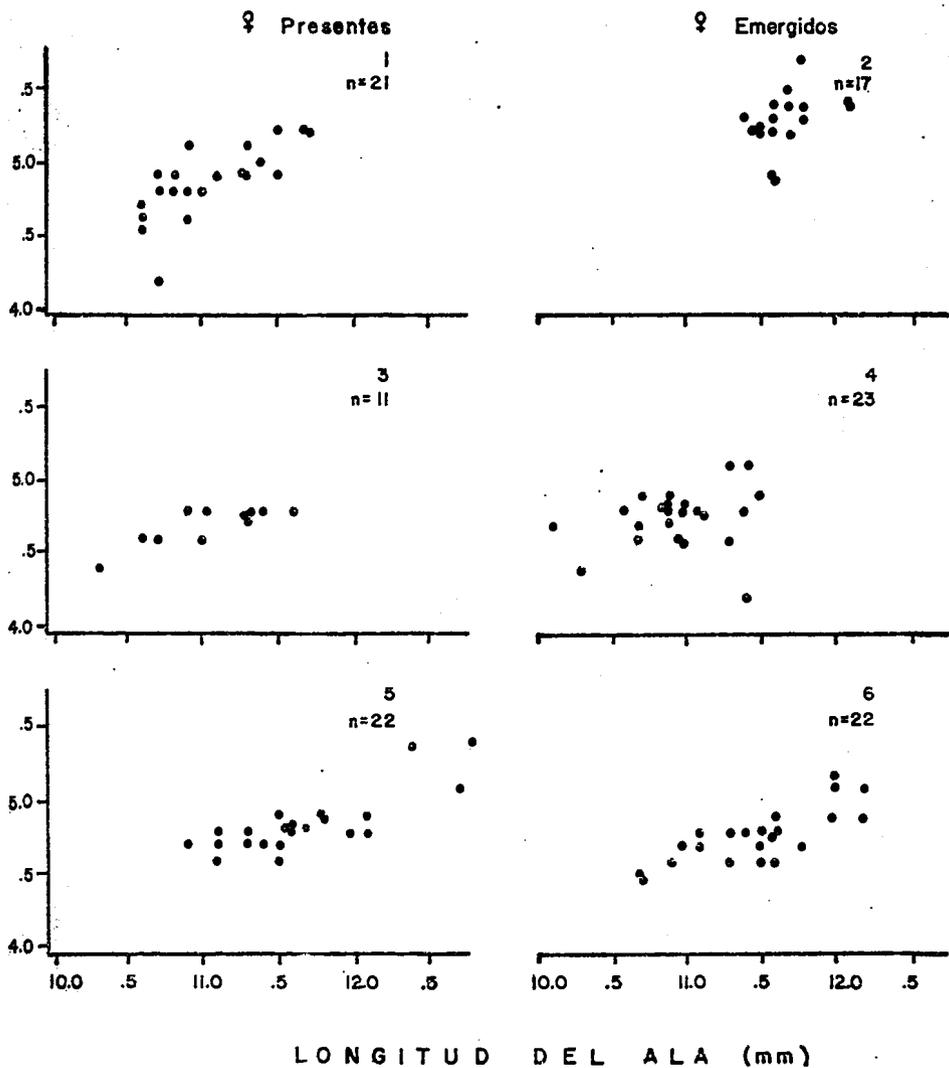


FIGURA 4

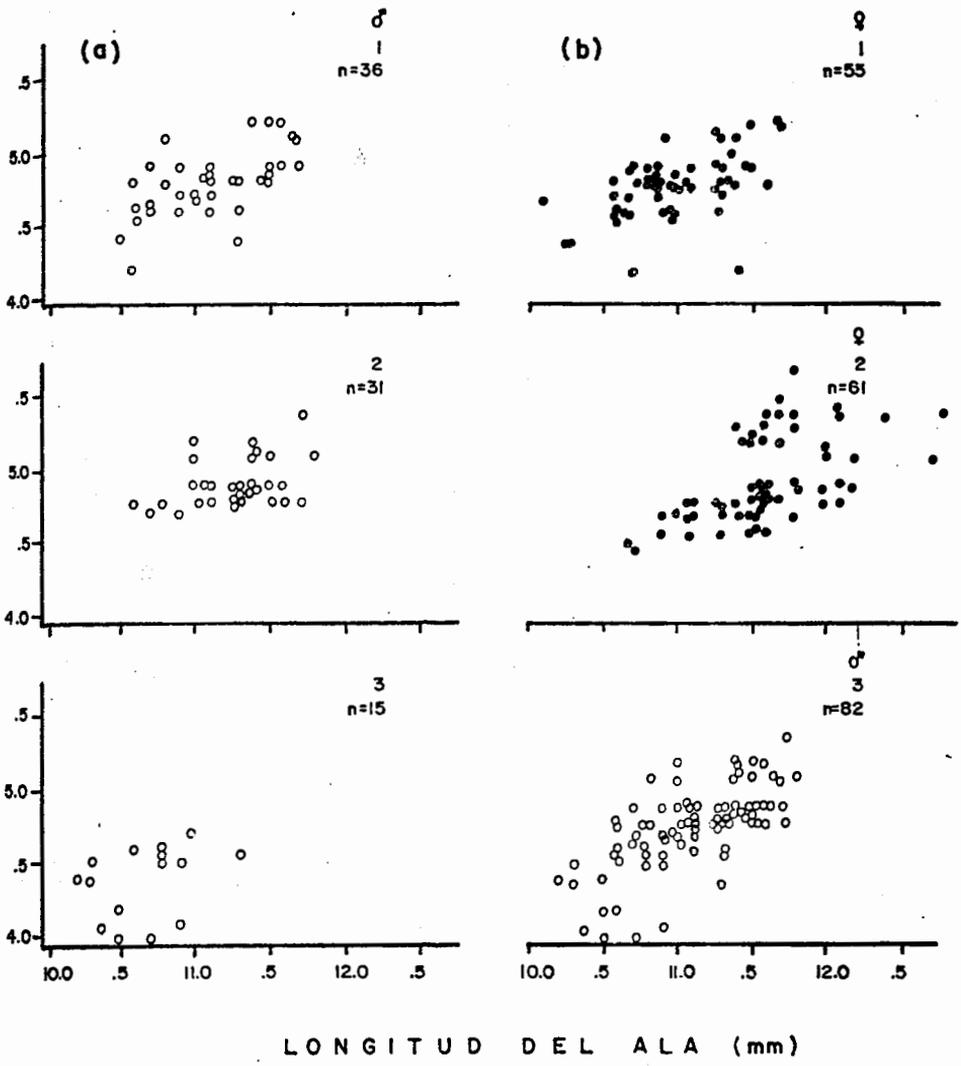


FIGURA 5

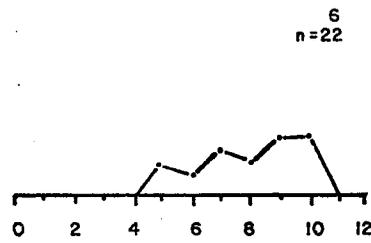
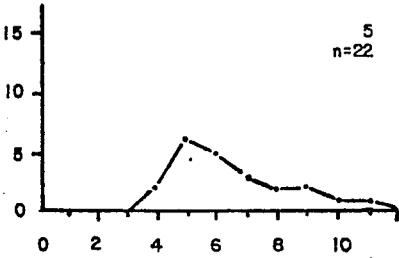
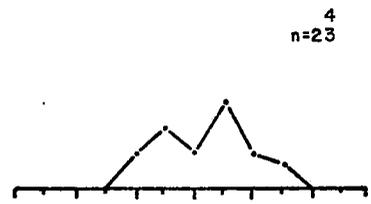
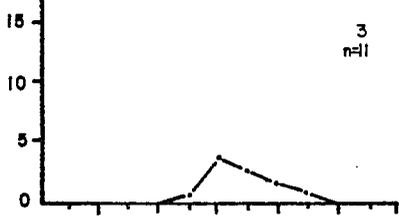
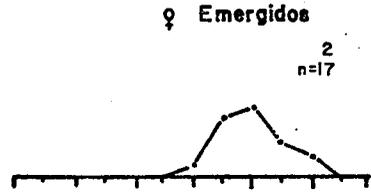
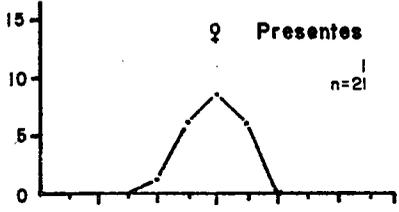
TABLA 1

Intervalos de clase	
1) 0.035-0.040	7) 0.066-0.070
2) 0.041-0.045	8) 0.071-0.075
3) 0.046-0.050	9) 0.076-0.080
4) 0.051-0.055	10) 0.081-0.085
5) 0.056-0.060	11) 0.086-0.090
6) 0.061-0.065	12) 0.091-0.095

FIGURA 6.

Polígonos de frecuencias que representan el peso de las hembras registrado de 3 colonias. Cada número del eje (x) corresponde a un intervalo de clase de la tabla 1. Las gráficas de la derecha corresponden a los grupos de hembras presentes en el momento de la colecta y los de la izquierda a las hembras que emergieron posteriormente. Horizontalmente cada par de gráficas corresponden a una colonia (191, 29 y 104 respectivamente).

F R E C U E N C I A



P E S O (gr)

FIGURA 6

FIGURA 7.

Poligonos de frecuencias de pesos de individuos de 3 colonias. Cada número del eje (x) corresponde a un intervalo de clase de la tabla 1.

a) Gráficas que corresponden exclusivamente al peso de los machos, en la primera se representan los machos presentes en la colonia 191 en el momento de la colecta, en la segunda, los machos que emergieron de la misma colonia y en la tercera el total de machos de las colonias 29 y 104.

b) Gráficas que corresponden al peso de las hembras comparadas con el peso de los machos. en la primera se representan las hembras entre las cuales no hubo diferencias significativas, lo mismo en la segunda y en la número 3 el total de machos de las 3 colonias.

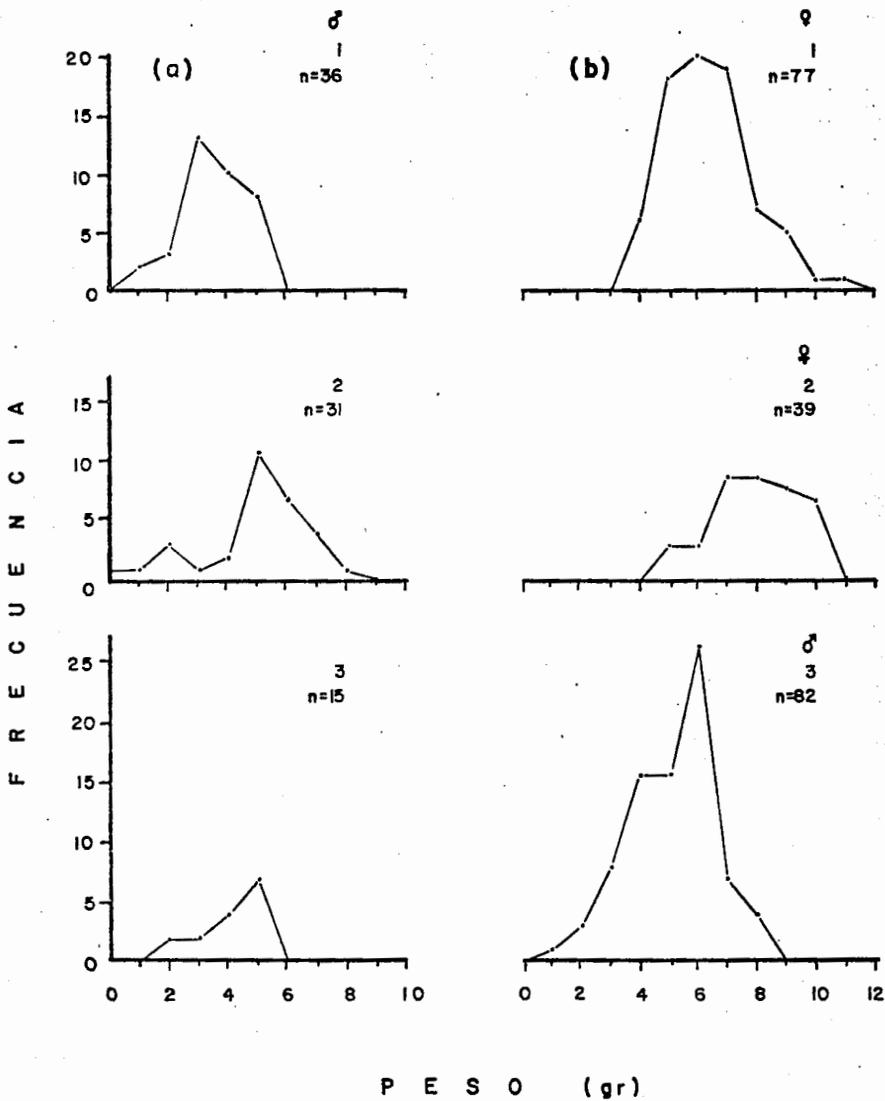


FIGURA 7

8. ACTIVIDAD ANUAL DE LAS COLONIAS

Las colonias de *M. immarginatus* presentaron dos periodos de actividad bien definidos: uno de crecimiento y reproducción y otro de mantenimiento de los adultos.

El periodo de crecimiento y reproducción estuvo comprendido entre los meses de julio y noviembre, teniendo un tiempo aproximado de duración de 5 meses, continuando inmediatamente después el periodo de mantenimiento de adultos, el cual comprendió aproximadamente 7 meses (de diciembre a junio).

El periodo de crecimiento y reproducción fué iniciado en los últimos días de junio y principios de julio (Figura 8). Inmediatamente después de que ocurrió la primera lluvia (28 junio) se observó la presencia de hembras solas sobre los edificios, posadas en los techos y paredes aparentemente en busca de sitios para anidar.

Posteriormente, durante la primera quincena de agosto se registró una segunda etapa de inicio de nuevos nidos, ocurriendo al mismo tiempo otra lluvia considerable y coincidiendo con el tiempo en que emergió la primera generación de las colonias iniciadas en julio y en que ocurrió la desaparición de los adultos de ésta primera generación de algunas de esas colonias, pero a diferencia de las primeras el establecimiento de este grupo de colonias fué llevado a cabo por grupos de hembras que variaron en número de 2 a 6. Durante éste tiempo nunca fué observado el inicio de nidos por hembras solas.

El desarrollo de las colonias se incrementó paulatinamente alcanzando su máximo desarrollo entre los meses de septiembre a noviembre (Figura 8). A partir de entonces se registró un descenso en el número de individuos adultos de la colonia, así como también disminuyó el número de pupas y larvas muy desarrolladas, incrementándose por el contrario el número de huevecillos, larvas poco desarrolladas y celdas vacías. Aquellas larvas que durante este momento se encontraban en un estado bastante desarrollado alcanzaron a pupar y muchas de ellas fueron sacadas de las celdas por los adultos y tiradas cerca del nido. También durante esta etapa se registró el canibalismo de pupas por los mismos adultos integrantes de la colonia (entre mediados de octubre hasta mediados de diciembre), lo cual es evidente porque los adultos destruyen parcial o totalmente las celdas donde se encuentran las pupas y las celdas cercanas a las mismas. Con esto, se inicia la etapa de declinación de las colonias iniciadas en julio o agosto, pero sorprendentemente al mismo tiempo se registró otra nueva etapa de inicio de nidos también por varios grupos de hembras los cuales no lograron desarrollarse demasiado. A principios de enero, ocurriendo otra lluvia se observó el inicio de otro grupo de nidos, además de continuar en escasa actividad algunas de las colonias iniciadas en julio o en

agosto, manteniendo algunas celdas con huevecillos, larvas poco desarrolladas, algunas pupas, adultos tanto hembras como machos y néctar. Todo esto constituyendo el período de mantenimiento de algunos adultos, transcurriendo durante la época de sequía y terminando al ocurrir las primeras lluvias, dando inicio al otro período.

FIGURA 8.

En la gráfica superior se esquematiza el registro de la precipitación y la temperatura correspondiente al periodo de estudio, sacando un promedio de cada evento cada 9 días. Los datos fueron obtenidos de la Estación Meteorológica de la Estación de Biología Chamela.

En la gráfica inferior se representa la proporción de la población de nidos en cada uno de sus estados o condición registrados durante finales de abril de 1986 a principios de mayo de 1987. Las líneas delgadas representan la proporción de nidos activos, los espacios en blanco delimitados por pequeñas líneas horizontales a los semiactivos, las barras oscuras representan la proporción de nidos semiabandonados y las barras en blanco a la proporción de abandonados.

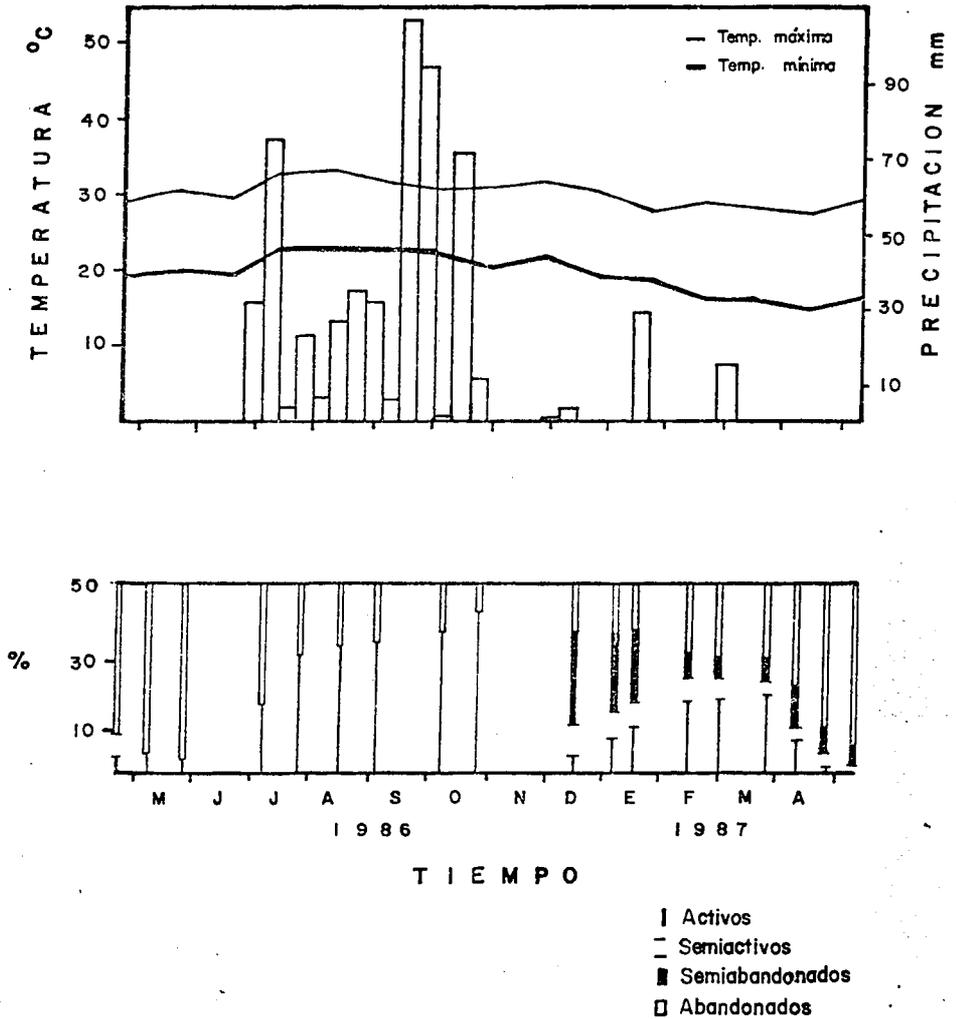


FIGURA 8

VII. DISCUSION

En la literatura, se reporta que usualmente los nidos de Mischocyttarus son pequeños, raramente con más de 100 celdas (Richards, 1978), reportándose casos excepcionales de 295 para M. cassununga (Ducke, 1907 tomado de Richards, 1978), hasta 210 para M. drewseni (Jeanne, 1972) y especialmente para las especies mexicanas Rau (1940) reportó un nido muy grande de cerca de 290 celdas y para el caso de M. immarginatus un tamaño promedio de 21.5 celdas (n=15). Se reportó también que generalmente se encuentran pocos adultos por colonia (Richards, 1978), en M. drewseni en Brasil raramente se encontraron más de 30 en un tiempo dado (Jeanne, 1972) y el tamaño de las de Polistes y Mischocyttarus en Costa Rica rara vez excedió de una docena de individuos (Windsor, sin fecha).

Sin embargo, mis resultados revelan que los nidos de M. immarginatus alcanzaron un tamaño promedio mucho mayor ($\bar{x}=405.8$ celdas, n=13) al reportado para las especies de este género, incluso aún para la misma especie y el número de adultos que se registró por colonia en un momento dado fue mayor que 100 individuos. Esto obedece quizás a que la mayoría de los estudios previos a éste fueron el resultado de unos pocos días de observaciones y posiblemente en el tiempo en que las colonias se encontraban en sus etapas iniciales de desarrollo. Por otro lado, cabe destacar que M. immarginatus en Chamela anidó preferentemente en sitios perturbados sobre construcciones humanas. Las construcciones pueden ofrecer sitios más seguros que la vegetación respecto a un desarrollo continuo de sus colonias. Como se recordará, cuando anida sobre la vegetación lo hace generalmente sobre las hojas y al principio de la sequía cuando ocurre la caída de éstas caen también los nidos presentes en ellas. Ofreciendo por lo tanto las construcciones humanas un sustrato más seguro. Todos los nidos fueron cuidados de todo derribo intencional y los registros de parasitismo o depredación fueron casi nulos, permitiendo un libre desarrollo de las colonias. Ahora bien, tener un sustrato seguro le permite continuar en actividad baja durante la época de sequía, además de que el área de los edificios en la Estación constituye un sitio con más recursos, entre ellos el agua, de gran importancia en este lugar. Finalmente, de acuerdo a los registros de las especies de plantas en las cuales anida M. immarginatus, no se encuentra preferencia por alguna de las especies, lo cual parece indicar que lo importante para M. immarginatus es seleccionar en la vegetación un sitio protegido.

En 1972, Windsor reportó por primera vez la asociación de anidación entre M. immarginatus y Polybia occidentalis spilonota en una selva tropical seca en Costa Rica. Registró durante el periodo de sequía a Mischocyttarus

anidando siempre junto a los nidos de Polybia, conteniendo hasta 45 celdas y raramente con más de 12 adultos, Sugirió que Mischocyttarus anida en la vecindad de Polybia buscando protección contra posibles depredadores, debido ésto a que la primera es muy dócil y la segunda muy agresiva y con un gran número de individuos por colonia. Posteriormente, Gorton (1978) encontró que el 91.67% de los nidos de Mischocyttarus estaban en la vecindad inmediata de los nidos de Polybia y registró el inicio de 2 nidos de Mischocyttarus después del establecimiento de ésta última y sugirió que por esa razón es Mischocyttarus la que se beneficia en tal asociación y que Polybia está protegiendo a Mischocyttarus del parasitismo o depredación.

Ciertamente, Mischocyttarus se estableció en la periferia de las colonias de Polybia, lo cual podría implicar que Mischocyttarus busca protección, tal como lo señalan Windsor (1972) y Gorton (1978); pero mis registros señalan que más del 70% de los nidos de Mischocyttarus no anidó junto a las colonias de Polybia sino de manera independiente; el tamaño de las colonias de Mischocyttarus ($\bar{x}=105.3$ celdas) fué mayor que el reportado por Windsor (1972) (1-45 celdas) y más aún, las colonias que no anidaron junto a Polybia alcanzaron tamaños mayores ($\bar{x}=405.8$ celdas) lo cual indica que de manera independiente el desarrollo de las colonias es mucho mayor, además de que parece que la desaparición de los nidos de Polybia no afecta el desarrollo de los nidos de Mischocyttarus.

Por otro lado, para el caso de Mischocyttarus los registros sobre depredación fueron casi nulos y los de parasitismo escasos y para Polybia nunca se registró alguno de estos eventos, contrario a lo que se señala en los trabajos de Windsor (1976, 1983) en donde las condiciones son muy similares pero los nidos son muy destruidos por pájaros, principalmente durante la época seca.

Por las condiciones propias de la sequía podría esperarse que entonces Mischocyttarus prefiriera anidar junto a Polybia, sin embargo, no se registró interacción durante la misma, si en cambio, nidos de Mischocyttarus solos en actividad baja. Finalmente, queda por señalar que ambas especies atacan solamente cuando el estímulo externo es brusco, ya sea por la aproximación de otro insecto o un disturbio accidental, respecto a esto, dado que Polybia no es muy agresiva, no podemos hablar de que Mischocyttarus busque protección en este sentido.

Posiblemente, en condiciones naturales ocurra algo similar a lo reportado por Windsor (1972) y Gorton (1978), pero en un sitio como la Estación, al construirse los edificios y al encontrar Mischocyttarus un buen sustrato, este pudiera haber sustituido a Polybia. Además, es posible que al darse la perturbación del lugar, Mischocyttarus aumentara su población, tal y como lo señala West-Eberhard (1975) en donde menciona que las condiciones de perturbación favorecen a algunas especies entre ellas Mischocyttarus. Por

ultimo cabe mencionar que Rau (1940, 1943) en sus estudios con especies mexicanas reporta a ambas especies de manera independiente, no registrando asociación alguna entre Polybia y Mischocyttarus, reportando para la segunda construcciones humanas como sitios de anidación.

En otro punto, en cuanto a sus hábitos alimenticios y de acuerdo a lo registrado para M. immarginatus lo mismo que para otras especies: M. drewseni (Jeanne, 1972), M. labiatus (Litte, 1981), M. extinctus (Raphoso-Filho y Rodrigues, 1983a, 1983b) y M. flavitarsis (Snelling, 1953) (Cuadro 7) podemos confirmar que las flores y los insectos constituyen sus principales fuentes de alimento.

Por otra parte, como ya se ha mencionado anteriormente los registros de parasitismo y depredación fueron escasos para M. immarginatus. En la literatura se encuentran pocos registros para el parasitismo.

En el caso de los depredadores, numerosos trabajos coinciden en señalar a los pájaros, hormigas y murciélagos como principales depredadores de las avispas sociales (Jeanne 1970 tomado de Hermann y Chao, 1984a; Jeanne, 1975; Richards y Richards, 1951 tomado de Hermann et al., 1984; y Windsor, sin fecha, 1972, 1983).

Jeanne (1972) y Litte (1977) coinciden en señalar particularmente a las arañas como depredadores de Mischocyttarus.

Resalta el reporte de Windsor, (sin fecha, 1972, 1983) de un sitio con condiciones similares a Chamela, de gran cantidad de nidos depredados principalmente por pájaros, mientras no registré tales eventos. Esto podría deberse a la frecuencia de anidación sobre las construcciones humanas, haciendo el acceso difícil a sus depredadores principalmente pájaros y murciélagos. Además por sus pedicelos tan cortos sus nidos no pueden ser atacados fácilmente, con excepción claro está de hormigas y lagartijas.

Aunque los registros de depredación de adultos son escasos, ésta podría ser una causa importante de su desaparición de la colonia. Es posible que los pájaros sean depredadores importantes de los adultos fuera del nido, puesto que muchos de ellos pasaron la noche fuera de él. Así, temprano por la mañana antes de regresar pueden ser depredados o bien capturados por algún otro depredador durante sus viajes de forrajeo. Es factible también, que aquellos que se encuentran fuera durante la noche pudieran ser depredados por murciélagos, lagartijas, etc.

Por último cabe discutir si las lagartijas podrían estar o no depredando adultos en el nido. M. immarginatus anidó frecuentemente cerca de las lámparas situadas en los edificios, las cuales atraen insectos nocturnos que perturban las colonias. A pesar de tanto movimiento o por la abundancia de otros insectos las lagartijas nunca fueron registradas atrapando avispas.

Existe también la posibilidad de que fueran dañados

durante el marcaje o que hayan sido afectados por las sustancias que contienen las pinturas utilizadas durante el mismo, pudiendo ocasionar la muerte o impedimento de funciones (ej. vuelo). Sin embargo es posible que haya sido quitada la marca por las mismas avispas, ya que continuamente se limpian con sus patas; en total varios de ellos desaparecieron poco tiempo después de que fueron marcados.

Otro factor que pudo haber causado la desaparición de los adultos, es la salida de hembras (futuras reinas) y machos a sus vuelos de apareamiento. Y finalmente, podría ser la muerte como un fenómeno natural entre los individuos viejos o enfermos.

En cuanto a la sobrevivencia de los individuos, encontramos que el tiempo promedio registrado para las hembras ($\bar{x}=28.3$ días) fué menor que el registrado para otras especies. Jeanne (1972) encontró que el promedio de vida de M. drewseni fué diferente entre individuos: reina 61 días, obreras 31 días, no obreras 5.0 días. Una hembra de M. labiatus vivió entre 30 y 50 días (Litte, 1981) y en M. mexicanus Litte (1977) registró una duración de 8 semanas (aproximadamente 56 días).

Para los machos el tiempo promedio fué de 14.1 días siendo mayor que 4.8 días registrados por Jeanne (1972) para M. drewseni.

Sin embargo, encontramos que la curva de sobrevivencia tanto para hembras como para machos de M. immarginatus correspondió a la curva tipo I, mientras que las registradas para M. drewseni por Jeanne (1972) correponden a la curva tipo III, aunque la correspondiente a las no obreras se aproxima a la curva tipo I en los primeros 30 días.

En cuanto a sus diferencias morfológicas por la escasez de datos disponibles, sólo puedo resaltar el hecho de que en realidad entre las hembras existen proporcionalmente individuos de mayor tamaño que otros. Dependiendo del estado de desarrollo de las colonias podemos encontrar en diferentes periodos de tiempo mayores o menores diferencias entre los mismos. Además, de las 3 colonias estudiadas los machos fueron siempre los individuos de menor tamaño. De acuerdo a lo encontrado en la literatura podemos inferir que dentro de la colonia existen diferencias morfológicas que concuerden con la posición jerárquica de los individuos.

En M. mexicanus Litte (1977) registró que las reinas fueron significativamente más grandes que las cofundadoras (longitud del ala $\bar{x}=9.21$ mm, $n=39$ y 8.82 mm, $n=51$ respectivamente, Student t-test $P=0.01$) y fueron también más grandes que la primera progenie.

En estudios realizados en Brasil por Poltronieri y Rodrigues (1976) con tres especies de Mischocyttarus encontraron que tanto en M. cassununga y M. cerberus styx las reinas fueron siempre las hembras de mayor tamaño, pero

no fué así en M. rotundicollis. En las tres especies los machos fueron siempre los individuos de menor tamaño, comprobado a través de disecciones, medidas de ala anterior y cabeza y número de hamuli (serie de ganchos en el ala posterior).

Respecto al desarrollo de las crías, se encontró que el tiempo promedio registrado para M. immarginatus fué menor que los reportados para otras especies (Cuadro 8). Para el caso de los huevecillos se encontró una diferencia de hasta 7.4 días con Polistes canadensis (Eberhard, 1969 tomado de Jeanne, 1972), especie similar en algunos aspectos a Mischocyttarus. Aún comparando con las otras especies de Mischocyttarus encontramos diferencias de 6.4 y 1.4 días respecto a los tiempos promedios de desarrollo de M. labiatus (Litte, 1981) y M. drewseni (Jeanne, 1972) respectivamente. En M. labiatus fué escaso el número de huevecillo observados.

Cabe señalar que los huevecillos son removidos frecuentemente de la celda, principalmente porque son comidos por los adultos por lo que puede esperarse esta variación. A pesar de ello, en M. immarginatus encontramos diferencias significativas entre la época lluviosa y la de secas, lo cual puede deberse a la escasez de agua y alimento durante esta última. Ahora bien, como se recordará, el tiempo promedio para el caso de los huevecillos fué mayor en la época de sequía (Cuadro 6). Sin embargo, aún éste fué menor que el registrado para las otras especies, excepto para el caso de M. drewseni (Jeanne, 1972) (Cuadro 8).

Una larva de M. immarginatus también requirió un tiempo promedio menor para transformarse en pupa que el registrado para otras especies (Cuadro 8). El promedio registrado por Litte (1981) para M. labiatus es similar ($\bar{X}=16.1$ días), pero en las otras especies la variación es mayor, encontrando una diferencia de hasta 12 días respecto al tiempo promedio registrado para M. immarginatus. Diferentes tiempos promedios han sido registrados para las larvas de diferentes especies: Jeanne (1972) registró 20.2 días (d.s.=6.1, r=11-16, n=454) para M. drewseni; Litte (1981) 16.1 días (r=16-18, n=10) para M. labiatus; Litte 1976 tomado de Litte, 1981) reportó 24.8 días para M. mexicanus y Eberhard (1969 tomado de Jeanne, 1972) reportó para P. canadensis 26.6 (r=14-53) (Cuadro 8).

Ahora bien, en relación a las diferencias encontradas entre los tiempos promedios de duración de este estadio, se encontró primero que el desarrollo de una larva requiere de mayor tiempo durante la sequía que durante la época lluviosa. No obstante también se encontraron diferencias entre los tiempos promedios mensuales durante la época de lluvias. Para poder entender lo que ocurre, es necesario considerar tres puntos: condiciones ambientales, estado de desarrollo de las colonias y disponibilidad de recursos.

En junio fué el final de la época de sequía con muy

poca disponibilidad de recursos (insectos y flores), además de que las colonias se encontraban en su mínima actividad. En julio y agosto se inició la época lluviosa lo que trajo consigo el inicio de la foliación de casi la totalidad de las especies de plantas y al mismo tiempo abundancia de insectos como larvas de lepidópteros de los cuales dependen para su alimentación. También durante éste tiempo se ha registrado la floración de muchas especies arbóreas (Bullock y Solis-Magallanes, en prensa). En síntesis, hay abundancia en la disponibilidad de recursos, tanto proteínicos como energéticos, además de que el desarrollo de las colonias se encuentra en auge.

En septiembre de 1986, la precipitación pluvial fué casi nula, lo cual probablemente afectó de manera considerable las poblaciones de insectos, además de transtornar posiblemente la fenología floral de algunas especies de plantas. En octubre volvió a llover, ocasionando posiblemente el surgimiento de otras poblaciones de insectos (ej. ortópteros), además de que la población de avispas adultas en el nido durante éste tiempo fué alta.

Con la información que tengo no es posible explicar lo ocurrido en el mes de noviembre y tal vez sea necesario profundizar en el conocimiento de las poblaciones de insectos de los cuales las avispas dependen para su desarrollo.

Mis hipótesis concuerdan con las conclusiones de Strassman y Ferreira-Orgren (1983), sugieren que un incremento en los tiempos de desarrollo puede ser mejor explicado por una disminución gradual en la abundancia de presas, las larvas tienen menos nutrientes por día y esto resulta en tiempos más largos empleados como larva. También sugiere que el tiempo de desarrollo de las larvas estudiadas fué más corto en nidos de tamaño mediano porque fueron menos larvas por obrera.

Las pupas de M. immarginatus requirieron menos tiempo en llegar a transformarse como adulto que las pupas de otras especies (14.8 y 16.3 días, Cuadro 8).

En los tiempos promedios de duración de las pupas también se encontraron diferencias entre las épocas, con un incremento durante la sequía. Pero también encontramos diferencias entre colonias durante la época lluviosa, sin poder precisar que causa tales diferencias. Eberhard (1969 tomado de Strassmann y Orgren, 1983) sugirió que una larva muy bien alimentada en el centro del nido podría tener periodos de desarrollo pupal más largos. Sin embargo para M. immarginatus las pupas que tardan más tiempo en desarrollarse, provienen de larvas de la época seca muy probablemente con deficiencias alimenticias.

Finalmente, el ciclo de las colonias de M. immarginatus está ligado a las condiciones del medio, puesto que inmediatamente que ocurren las primeras lluvias se inicia lo que he llamado el periodo de crecimiento y reproducción. Este hecho puede ser fácilmente explicado en

un sitio tan estacional en donde las primeras lluvias traen consigo abundancia de recursos, por un lado, como ya se mencionó la foliación de la mayoría de las especies de plantas y con ello la aparición de insectos fitófagos y por otra parte es también igualmente explicado el segundo período de mantenimiento de adultos, por las razones expuestas a las encontradas en la época lluviosa es decir, principalmente escasez de recursos y agua.

Sin embargo un hecho aún más interesante resulta el patrón de comportamiento de fundación de las colonias. A que obedece que exclusivamente la primera generación de colonias iniciadas al principio del período de crecimiento y reproducción sean fundadas por hembras únicas, nunca por más de una hembra; y que el resto en cualquier otro tiempo lo sean por grupos hembras y nunca por una sola. Por un lado podemos pensar que en los pocos nidos activos durante la sequía efectivamente se mantienen los individuos de la colonia capaces de iniciar los nidos en la siguiente temporada. Una vez que las condiciones ambientales cambian estos individuos inician nuevas colonias. Haciendo énfasis que nunca se registró la estivación. Alternativamente, estos pueden ser individuos no relacionados que se agrupan para soportar la sequía y que se separan para formar sus propios nidos al inicio de las lluvias. Estas alternativas no responden satisfactoriamente a lo registrado.

Por otro lado es de tomar en cuenta el hecho de que al mismo tiempo de que emergió la primera generación de las primeras colonias, se inició la segunda etapa de anidación por grupos de hembras. Así, surge la hipótesis de que estas primeras hijas emergentes forman grupos que inician la segunda generación de nidos. Sin embargo, me pregunto en donde se encuentran los machos en esta etapa, puesto que dentro de la progenie de estas colonias encontramos tanto hembras como machos, lo cual indica que estas hembras son fecundas. Si esto no ocurre, que pasa con estas hembras hijas que desaparecen del nido materno. O visto de otra forma, donde se encuentran los machos en este momento.

A este respecto, mis hallazgos son similares a los reportados por Windsor (sin fecha) quien examinó las poblaciones de varias especies de avispas polistinas en Costa Rica. Registró que los nidos en principios de la estación húmeda son formados por hembras solas, mientras que los demás son comúnmente creados por grupos de 6 a 12 hembras. En este trabajo sugiere algunas respuestas. Primero, que los individuos pueden emerger de la estivación y evitar asociarse con otros individuos con los cuales no tiene lazos familiares o sus relaciones interindividuales son inciertas. Desafortunadamente, Windsor no registró la evidencia de la estivación de los adultos. Segundo, podría ser que una gran población flotante de individuos solitarios se acumule durante el período de sequía y prefiera no anidar hasta el comienzo de las lluvias. Tercero, que la anidación por hembras solas puede simplemente ser más provechosa

durante el tiempo más favorable. En síntesis, sugirió que el nidaje fundado por grupos de hembras puede ser una ventaja adaptativa bajo condiciones ambientales desfavorables y que tiende a desaparecer bajo condiciones ambientales favorables.

En este último punto que he tratado surgen inmediatamente preguntas que responder, haciendo falta estudios más detallados en cuanto a su comportamiento de anidación.

Por todo lo anterior, es bastante evidente la necesidad de profundizar en el conocimiento de la biología de esta especie y en términos generales la necesidad de más estudios con avispa de especies tropicales.

Recurso Energético	Recurso Proteínico	Especie y Autor
<u>Hyptis capitata</u> (Compositae)	Larvas de lepidóptero	<u>M. labiatus</u>
<u>Kehleria sicota</u> (Gesneriaceae)	Ortópteros	Litte (1981)
<u>Cavendishia laurifolia</u> (Ericaceae)	Hemíptero	
<u>Alteranthera ficoides</u> (Amaranthaceae)	Huevecillos (sobre la cubierta sedosa de un artrópodo)	<u>M. drewseni</u>
<u>Hyptis atrorubens</u> (Labiatae)	Palomilla nocturna de la tela de una araña	Jeanne (1972)
<u>Clidemia hista</u> (Melastomataceae)	Ninfa de hemíptero	
<u>Jatropha gossipifolia</u> (Euphorbiaceae)	Tetigonídae (pequeño)	
<u>Heliotropium indicum</u> (Boraginaceae) (superf. cubierta de semillas verdes)	Moscas y orugas (masticadas)	<u>M. flavitarsis</u>
<u>Antonina graminis</u> (Coccidae: Homoptera)	Larva de <u>Polistes</u> (remoción por la reina)	Snelling (1953)
<u>Melilotus indica</u> (Leguminosae)	Visita a carne, pellejos frescos y pescado	
<u>Melilotus alba</u> (Leguminosae)	Abejas y moscas (trituras)	<u>M. extinctus</u>
<u>Helianthus bolanderi</u> (Compositae)	Larvas de lepidóptero, hormigas Ortópteros	Raphoso Philo y Rodríguez (1983)
Bignoniáceas, Compuestas, Umbelíferas, Rubiáceas, Yoliáceas, Gramíneas, Rosáceas, Amarantháceas, Labiadas, Melastomáceas, Euphorbiáceas, Boragináceas Azúcares de áfidos y otros homópteros Frutos maduros y bagazo de caña	Larvas de lepidóptero Ortóptero	<u>M. immerginatus</u>
<u>Colubrina triflora</u> (Rhamnaceae)		
<u>Cassaria tremula</u> (Flacourtiaceae)		
<u>Sapium pedicellatum</u> (Euphorbiaceae)		
<u>Serjania brachycarpa</u> (Sapindaceae)		
<u>Heliocarpus pallidus</u> (Tiliaceae)		
<u>Zea mays</u> (Gramineae)		
<u>Eclipta alba</u> (Compositae)		
Azúcares de coccidos (Homoptera)		

CUADRO 7. REGISTROS DE VISITAS A FUENTES ENERGETICAS Y PROTEICAS REPORTADOS PARA OTRAS ESPECIES DEL GENERO Mischocyttarus.

HUEVECILLO

Especie	x	d.s.	rango	N	País	Hábitat
<u>M. drewseni</u>	11.1		(10-13)		Brasil	Bosque Tropical Perenifolio
<u>M. labiatus</u>	16.1		(14-19)	19	Colombia	Bosque Mesófilo de Montaña
<u>P. canadensis</u>	17.1		(9-28)		Colombia	
<u>M. immarginatus</u>	9.7	3.47	(3-39)	1553	México	Selva Baja Caducifolia

LARVA

<u>M. drewseni</u>	20.2	6.1	(11-46)	454	Brasil	Bosque Tropical Perenifolio
<u>M. labiatus</u>	16.1		(15-18)	10	Colombia	Bosque Mesófilo de Montaña
<u>P. canadensis</u>	26.6		(14-53)		Colombia	
<u>M. mexicanus</u>	24.8				Florida, U.S.A.	
<u>M. immarginatus</u>	14.6	4.58	(6-48)	1048	México	Selva Baja Caducifolia

PUPA

<u>M. drewseni</u>	14.8	0.8	(12-16)	347	Brasil	Bosque Tropical Perenifolio
<u>M. labiatus</u>	16.3		(13-18)	11	Colombia	Bosque Mesófilo de Montaña
<u>P. canadensis</u>			(7-32)		Colombia	
<u>M. immarginatus</u>	13.3	2.94	(3-30)	1225	México	Selva Baja Caducifolia

CUADRO 8 PROMEDIO DE DURACION EN DIAS DE LOS ESTADOS DEL DESARROLLO REPORTADO PARA OTRAS ESPECIES DE Mischocyttarus y Polistes canadensis. (Tomado de: Jeanne (1972) para M. drewseni; Litte (1981) para M. labiatus; Eberhard (1969 citado por Litte, 1981) para P. canadensis y Litte (1976 citado por Litte, 1981) para M. mexicanus

IX. CONCLUSIONES

Por todo lo expuesto anteriormente podemos concluir lo siguiente:

Los nidos de Mischocyttarus immarginatus Richards alcanzaron tamaños mayores que los reportados para las especies de éste género.

Sus sitios de anidación los constituyeron las construcciones humanas y las hojas de las plantas, encontrando mayor proporción de ellos en las construcciones.

De acuerdo a los registros de plantas sobre las cuales construye sus nidos no encontramos especificidad por alguna de ellas, lo cual sugiere que lo importante es seleccionar simplemente un sitio protegido.

Por la cantidad de nidos de M. immarginatus encontrados en los edificaciones se concluye que las condiciones de perturbación favorecen a este especie con un incremento en su población.

Podemos pensar que posiblemente bajo condiciones naturales Mischocyttarus en su relación de anidación con Polybia occidentalis (Olivier) busque protección, pero bajo condiciones de perturbación en cuanto a su biología de anidación Mischocyttarus obtiene mayores ventajas cuando anida sola que cuando lo hace cerca de los nidos de Polybia.

Sus principales fuentes de obtención de alimento lo constituyen las flores y los insectos.

De esos recursos para M. immarginatus el líquido parece ser el más importante, puesto que el 70.2% de sus viajes de forrajeo fueron por éste recurso, mientras que solamente el 29.8% lo fueron por presas. Dado que el 54.7% y el 70% de los viajes por líquido y presas respectivamente fueron por éste solicitados por los adultos, se puede pensar que dentro de la colonia existen individuos especializados como forrajeras e individuos encargados de alimentar al resto de la colonia.

Aunque los registros de parasitismo y depredación fueron escasos podemos señalar que quizás los más importantes para M. immarginatus sean los depredadores y entre ellos las arañas.

M. immarginatus se ve influenciado por las condiciones contrastantes entre la época de lluvias y la de secas. Los tiempos promedio de desarrollo en los estados de huevecillo, larva y pupa fueron más cortos durante la época lluviosa que durante la sequía. Las diferencias encontradas durante la época de lluvias se debieron a 3 factores: factores ambientales, estado de desarrollo de las colonias y disponibilidad de recursos.

Los tiempos promedio de desarrollo registrados para M. immarginatus fueron menores que los reportados para otras especies de climas más húmedos.

Por sus diferencias morfológicas entre las hembras y de acuerdo a lo encontrado en la literatura para otras

especies podemos inferir que dentro de la colonia existen de acuerdo a esas diferencias relación entre el tamaño y la posición jerárquica que ocupen dentro de ella.

Finalmente, las colonias presentan ciclo anual con dos periodos de actividad: crecimiento y desarrollo de las colonias y mantenimiento de los adultos. La primera responde al inicio de las lluvias y la segunda al inicio de la sequia. Pudiendo responder a lluvias extratemporales con otro ciclo de anidación.

Las primeras colonias al inicio del periodo de crecimiento y desarrollo son establecidas por hembras únicas y el resto de las colonias por grupos de hembras.

X. AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento a las siguientes personas e instituciones:

Al Dr. Stephen H. Bullock y Biól. Ricardo Ayala Barajas por su constante asesoría y apoyo.

Al Dr. Mario Ramirez Martínez y Biól. Gala Kathain Duchateau por su incondicional ayuda en la dirección de este trabajo durante la fase inicial y final respectivamente.

Al M. en C. Luis Alfredo Pérez Jiménez, Jefe de la Estación de Biología Chamela y al personal que ahí labora por las facilidades otorgadas.

Al Biól. Felipe Arturo Noguera Martínez por su ayuda durante el trabajo de campo y elaboración del manuscrito.

Al Consejo Nacional de Ciencia Tecnología (CONACYT) por el otorgamiento de una beca (No. 59861).

Al Dr. James Carpenter por su ayuda en la determinación de la avispa.

Al M. en C. Emily Lott y Biól. Arturo Solís Magallanes por la determinación de las plantas.

Al Dr. Enrique Ruiz Cancino y Biól. Susana Gúzman Gómez por la determinación de los Ichneumonidae y las arañas respectivamente.

IX. BIBIOGRAFIA

- AKRE, R. D., DAVIS, H.G. 1978. Biology and Pest Status of Venomous Wasps. *Ann. Rev. Entomol.* 23:215-38.
- BULLOCK, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the South Coastal Region of Mexico. *Arch. Met. Geogh. Biol. Ser. B* 36:297-316.
- BULLOCK, S. H. Y SOLIS-MAGALLANES, J. A. Phenology of canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica*: en prensa.
- CASAS, A. G. 1982. Anfibios y Reptiles de la Costa Suroeste del Estado de Jalisco. Con Aspectos sobre su Ecología y Biogeografía. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.; México, D. F.
- EVANS, E. H. y WEST-EBERHARD, J. M. 1970. The Wasps. University of Michigan Press, Ann Arbor. 265 pp.
- GARCIA, E. 1981. Modificaciones al Sistema de Clasificación de Köppen. Offset Larios, México. 252 pp.
- GORTON, E. T. Jr. 1978. Observation on the Nesting Behavior of Mischocyttarus immarginatus (Rich.) (Vespidae: Hymenoptera) in a Dry Forest in Costa Rica. *Insectes Sociaux*, 25(3):197-204.
- HERMANN, H. R. y CHAO, J. T. 1984a. Nesting Biology and Defensive Behavior Mischocyttarus (Monocyttarus) mexicanus cubicola (Vespidae: Polistinae). *Psyche* 91:51-65.
- HERMANN, H. R. y CHAO, J. T. 1984b. Distribution of Mischocyttarus mexicanus cubicola. *Florida Entomologist* 67:516-520.
- HERMANN, H. R. y CHAO, J. T. 1984c. Morphology of the venom apparatus of Mischocyttarus mexicanus cubicola (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). *J. Georgia Entomol. Soc.* 19:339-344.
- HERMANN, H. R., GONZALEZ, J. M. y HERMAN, B.S. 1985. Mischocyttarus mexicanus cubicola (Hymenoptera), Distribution and Nesting Plants. *Florida Entomologist* 68(4):609-614.
- JEANNE, R. L. 1970. Chemical defense of Brood by a Social Wasps. *Science*, 168:1465-1466.

- JEANNE, R. L. 1972. Social Biology of the Neotropical Wasp Mischocyttarus drewseni. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard. 144(3):63-150.
- JEANNE, R. L. 1975. The Adaptativeness of Social Wasp Nest Architecture. O. Rev. Biol. 50:267-287.
- KREBS, CH. 1985. Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia. 2da. Edición México:HARLA. 753 pp.
- LITTE, M. I. 1977. Behavioral Ecology of the social Wasp Mischocyttarus mexicanus. Behavioral Ecology and Sociobiology 2(3):229-246.
- LITTE, M. I. 1981. Social Biology of the Polistine Wasp Mischocyttarus labiatus: Survival in a Colombian Rain Forest. Smithsonian Contrib. Zool. 327.
- LOTT, E. J. 1985. Listados Florísticos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, U.N.A.M., México.
- LOTT, E. J., BULLOCK, S. J., SOLIS-MAGALLANES, J. A. 1987. Floristic Diversity and Structure of Upland and Arroyo Forests of Coastal Jalisco. Biotropica 19(3):228-235.
- MIRANDA, F., HERNANDEZ, X. 1963. Los Tipos de Vegetación de México y su Clasificación. Bol. Soc. Bot. Mex. 28:19-179.
- POLTRONIERI, S. H. y RODRIGUES, V. M. 1976. Vespideos Sociais: Estudo de algumas Espécies de Mischocyttarus Saussure, 1853. (Hymenoptera-Vespidae-Polistinae). Dusenia 9(3):99-105.
- RAPHOSO-FILHO, J. R. y RODRIGUES, V. M. 1983a. Comportamentos Tróficos de Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus Zikan, 1935 (Polistinae, Vespidae). I. Alimentacao Protéica. Naturalia, Sao Paulo, 8:101-104.
- RAPHOSO-FILHO, J. R. y RODRIGUES, V. M. 1983b. Comportamentos Tróficos de Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus Zikan, 1935 (Polistinae, Vespidae). II. Alimentacao Glucidica. Naturalia, Sao Paulo, 8:105-107.
- RAPHOSO-FILHO, J. R. y RODRIGUES, V. M. 1984. Habitat e Local de Nidificacao de Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus Zikan, 1935 (Polistinae-Vespidae). An. Soc. Entomol. Brasil, 13:19-28.

- RAU, P. 1940. The Nesting Habits of Several Species of Mexican Social Wasps. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 33(1):81-93.
- RAU, P. 1943. The Nesting Habits of Mexican Social and Solitary Wasps of the Family Vespidae. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 36:515-536.
- RICHARDS, O. W. 1978. The Social Wasps of the Americas, Excluding the Vespinae. British Museum (Natural History), London. 580 pp.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México. 431 pp.
- SNELLING, R. R. 1953. Notes on the Hibernation and Nesting of Wasps Mischocyttarus flavitarsis (de Saussure) (Hym., Vesp.). *J. Kansas Ent. Soc.* 26:143-145.
- SNELLING, R. R. 1983. Taxonomic and Nomenclatural Studies on American Polistine Wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Pan-Pacific Entomologist* 59:267-280.
- STRASSMANN, J. E. y FERREIRA-ORGREN, M. C. 1983. Nest Architecture and Brood Development Times on the Paper Wasp, Polistes exclamans (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche* 90:237-248.
- WEST-EBERHARD, M. J. 1975. Estudios de las Avispas Sociales (Hymenoptera: Vespidae) del Valle del Cauca. I. Objetivos, Métodos y Notas para Facilitar la Identificación de Especies Comunes. *Cespedesia* 4:245-267.
- WILSON, E. O. 1971. The Insect Societies Harvard University Press. Cambridge, Mass. 548 pp.
- WINDSOR, D. M. (sin fecha). Seasonality and the Nesting Cycles of Tropical Polistine Wasps. Folleto: Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá. 15 pp.
- WINDSOR, D. M. 1972. Nesting Association Between Two Neotropical Wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Biotropica*, 4:1-3.
- WINDSOR, D. M. 1976. Birds as Predators on the Brood of Polybia Wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) in a Costa Rican Deciduous Forest. *Biotropica* 8(2):111-116.
- WINDSOR, D. M. 1983. En Janzen, D. H. (Editor). Costa Rican Natural History. The University of Chicago. p 760-762.



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
Facultad de Ciencias

Expediente

Número ...159/86.....

Srita. Alicia Rodríguez Palafox
P r e s e n t e . -

Manifiesto a usted que con esta fecha ha sido -
aprobado el tema de Tesis "Observaciones de la Biología de-
Mischocyttarus pallidipectus (HYMENOPTERA: Vespidae)" para-
obtener la Licenciatura en Biología con Orientación Biomédi-
ca.

Al mismo tiempo informo a usted que ha sido ---
aceptado como Director de dicha Tesis el M. en C. Mario Ra-
mírez Martínez.



FAACULTAD
DE CIENCIAS

A T E N T A M E N T E
"PIENSA Y TRABAJA"
Guadalajara, Jal., febrero 18 de 1986

El Director


Ing. Edmundo Ponce Adame.

El Secretario

Arq. Mario Patricio Castillo Paredes.

c.c.p. El M. en C. Mario Ramírez Martínez, Director de Tesis.-Pte.
c.c.p. El expediente del alumno.



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
FACULTAD DE CIENCIAS

Expediente

Número 319/89

SRITA. ALICIA RODRIGUEZ PALAFOX
 P R E S E N T E . -

Manifiesto a usted que con esta fecha ha sido -
 aprobado el tema de Tesis "OBSERVACIONES SOBRE LA BIOLOGIA
 DE LA AVISPA SOCIAL Mischocyttarus immarginatus Richards --
 (HYMENOPTERA: VESPIDAE)" para obtener la Licenciatura en --
 Biología.

Al mismo tiempo informo a usted que ha sido ---
 aceptada como Directora de dicha Tesis la Biol. Gala -----
 Katthain Duchateau.

A T E N T A M E N T E
 "PIENSA Y TRABAJA"
 Guadalajara, Jal., Abril 7 de 1989

EL DIRECTOR

DR. CARLOS ASTENGO OSUNA



FACULTAD DE CIENCIAS

EL SECRETARIO

ING. ADOLFO PINOZA DE LOS MONTEROS CARDENAS

c.c.p. La Biol. Gala Katthain Duchateau, Directora de Tesis.-Pte.
 c.c.p. El expediente de la alumna.

Al contestar este oficio indicar fecha y número

Guadalajara, Jalisco a 29 de Mayo de 1989.

SR. DIRECTOR
ING. ADOLFO ESPINOZA DE LOS MONTEROS
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
P R E S E N T E

Por este conducto comunico a usted que la tesis de Licenciatura en Biología: "Observaciones sobre la biología de la avispa social Mischocyttarus immarginatus Richards (Hymenoptera: Vespidae)", ha sido terminada y revisada por lo que considero que puede imprimirse.

Deseándole muchos éxitos como director, quedo de Ud. muy atentamente



Gala Katthain D.