

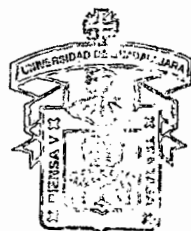
COD.086726696

# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

CUCBA



BIBLIOTECA CENTRAL

ALGUNOS ASPECTOS DE LA HISTORIA NATURAL DE  
Diadasia knabiana Cockerell ( Hymenoptera: Anthophoridae ),  
EN LA ESTACION DE BIOLOGIA CHAMELA  
( IBUNAM), JALISCO MEXICO.

## **TESIS PROFESIONAL**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

**LICENCIADA EN BIOLOGIA**

P R E S E N T A

**MARIA EUGENIA GUARDADO TORRES**

DIRECTOR: M. EN C. RICARDO AYALA BARAJAS

GUADALAJARA, JAL; 1996.

**DEDICO ESTA TESIS A:**

Mi madre, compañera y amiga:

Consuelo Torres de G.

A mi padre:

Federico Guardado M.

A mis hermanos.

A Rúben.

## AGRADECIMIENTOS

A los sinodales: Biol. Jose Luis Navarrete, Biol. Georgina Quiroz y Biol. Teresa Aceves, por las sugerencias y comentarios realizados, que contribuyeron a mejorar sustancialmente el manuscrito.

Al M. en C. Ricardo Ayala Barajas, director de tesis, por todo el apoyo brindado en su realización y sin la cual esta difícilmente se hubiera realizado.

A mi facultad, profesores, compañeros y amigos.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Universidad de Guadalajara por la Beca de Intercambio Académico, con la cual me fue posible realizar esta tesis.

Agradesco de manera muy especial a la Estación de Biología Chamela (IBUNAM), quienes permitieron y contribuyeron a la realización de esta tesis así como también, a todas las personas que ahí laboran.

Al M. en C. Enrique González Soriano, por las correcciones hechas al manuscrito y por sus sugerencias y consejos.

Al M. en C. Felipe A. Noguera, jefe de la Estación de Biología Chamela, por el apoyo en el pago de las estancias en la estación, así como por todos sus consejos con respecto a mi formación académica.

También quiero darles las gracias a la Biol. Alicia Rodríguez, al Biol. Enrique Ramírez y a su esposa Jany, por otorgarme su amistad y por todos sus consejos.

A mis amigos y compañeros de la estación, Bety, Norma, Imelda, Claudia y Tomas.

A Rúben, mi compañero y amigo, por su apoyo y comprensión.

Y a todas las personas que de alguna u otra manera tuvieron que ver con la realización de este trabajo.

**ALGUNOS ASPECTOS DE LA HISTORIA NATURAL DE *Diadasia knabiana* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae), EN LA ESTACION DE BIOLOGIA CHAMELA (IBUNAM), JALISCO MEXICO.**

## CONTENIDO

	Pág.
1. INTRODUCCION.	4
2. ANTECEDENTES.	6
3. JUSTIFICACION.	7
4. OBJETIVOS.	7
4.1 OBJETIVOS GENERALES.	7
4.2. OBJETIVOS PARTICULARES.	8
5. AREA DE ESTUDIO.	10
6. MATERIALES Y METODOS.	10
6.1. TRABAJO DE CAMPO.	10
6.1.1. Floración de plantas de alimento.	10
6.1.2. Localización de los sitios de anidación.	10
6.1.3. Densidad de machos y nidos.	11
6.1.4. Colecta y marcado de machos.	11
6.1.5. Reproducción.	11
6.1.6. Actividad en nidos.	12
6.1.7. Actividad en flores.	12
6.1.8. Excavación de nidos.	12
6.2. TRABAJO DE LABORATORIO.	13
6.2.1. Descripción de larvas.	13
6.2.2. Mediciones morfométricas.	13
6.2.3. Cuantificación de granos de polen.	14
6.2.4. Identificación de parásitos.	14
7. RESULTADOS Y OBSERVACIONES.	14
7.1. EMERGENCIA.	15
7.2. SITIOS DE ANIDACION.	15
7.2.1. Localización de los sitios de anidación.	15

7.2.2. Características del suelo en los sitios de anidación.	15
7.3. DENSIDAD DE NIDOS.	17
7.4. DISTRIBUCION DE NIDOS.	20
7.5. APAREAMIENTOS.	20
7.5.1. Conducta de apareamiento.	23
7.5.2. Estrategias alternativas de cópulas sobre flores.	24
7.6. ANIDACION.	24
7.6.1. Actividad en nidos.	24
7.6.2. Actividad de forrajeo.	30
7.6.2.1. Provisión de polen.	32
7.6.3. Construcción de nidos.	32
7.6.3.1. Arquitectura de nidos.	32
7.7. ACTIVIDAD ESTACIONAL.	38
7.8. ESTADOS INMADUROS.	41
7.8.1. Huevos.	41
7.8.2. Larvas.	41
7.8.3. Pupas	46
7.9. MORFOMETRIA DE ADULTOS.	48
7.10. PARASITOS.	52
8. DISCUSION.	53
9. CONCLUSIONES.	60
10. LITERATURA CITADA.	62

## 1.INTRODUCCION

De entre los insectos, las abejas silvestres destacan por sus características morfológicas y de comportamiento que les permite presentar los niveles más altos de especialización para la obtención de los recursos que ofrecen las flores, en particular el néctar y polen. Son los organismos más importantes que intervienen en la polinización de las plantas silvestres en muchas comunidades naturales, existiendo dos grandes extremos en las estrategias de mútua dependencia planta-abeja, que van desde una alta especificidad (abejas monoléticas) como la especie aquí tratada, hasta casos de extremo generalismo (poliléticas), como muchas de las especies de abejas sociales (Frankie y Vinson, 1976; Frankie *et al.*, 1983; Janzen, 1971; Linsley y MacSwain, 1958; Roubik, 1989).

Las abejas pertenecen al orden Hymenoptera y forman parte de la superfamilia Apoidea, que está representada en México por ocho familias. Los Apoidea (abejas) pueden ser separadas del resto de los Hymenoptera, por presentar pelos plumosos y en la mayoría de los casos estructuras con forma de cepillo o cuchara que les permite acarrear polen, siendo este último, el principal alimento de las larvas. Otras características importantes de las abejas son las modificaciones de las partes bucales (Michener, 1944, 1965; Stephen *et al.*, 1969).

Existen en el mundo alrededor de 20 mil especies de abejas, clasificadas dentro de 11 familias, ocho de las cuales están presentes en México, así como 153 géneros con aproximadamente 1589 especies reconocidas, de tal forma que México ocupa un sitio intermedio en cuanto a diversidad, entre las 3745 especies de Estados Unidos y las 400 de Panamá (Ayala *et al.*, 1993).

La gran mayoría de las especies de abejas son solitarias o no sociales, éstas no presentan división de trabajo en castas y los individuos no cooperan unos con otros, de tal forma que cada una de las hembras trabaja independientemente en la construcción de su propio nido. Estas provisionan las celdas de sus crías con polen y néctar y ponen los huevos. Sólo una celda puede ser construida a la vez y después de ser provisionada con los recursos necesarios para el desarrollo de la larva, no recibe ninguna otra atención de la madre. Generalmente las hembras mueren antes de que su progenie madure y emerja de las celdas (McGregor, 1976; O'Toole y Raw, 1991; Michener, 1974). Las abejas solitarias presentan gran variación en sus características morfológicas,

existiendo tanto especies con apariencia semejante a las abejas melíferas o con gran parecido con las avispas. Morfológicamente las abejas tienen un considerable número de caracteres que comparten en común con las avispas (Sphecoides), siendo lo más obvio la morfología general del tórax (Michener, 1944; Batra, 1984; O'Toole y Raw, 1991; Roig-Alsina y Michener, 1993).

De los casos extremos representados por las abejas solitarias y las altamente sociales, hay también niveles intermedios de organización social, conocidos como subsociales, parasociales, comunales, quasisociales y semisociales (Michener, 1974) diferenciándose estos por las características de la interacción de los individuos, como: el solapamiento de generaciones, la división de trabajo, diferenciación de hembras ponedoras de huevos ("gynes") y la alimentación progresiva de las larvas (Michener, 1974). Para este estudio, sin embargo, se ha preferido centrar la atención en una de las especies de abejas solitarias, que emplea estrategias muy características para poder sobrevivir, entre estas: la diapausa, construir nidos con celdas provisionadas con todo el alimento que las larvas requieren y las actividades asociadas con la época de floración de las plantas de que se alimentan (O'toole y Raw, 1991). En estas abejas, los machos, al igual que en las abejas sociales, únicamente tienen función reproductiva y mueren luego de aparearse (Linsley *et al.*, 1952a; Stephen *et al.*, 1969). La mayoría de las abejas solitarias presentan sólo una generación al año, aunque hay otras con dos (bivoltinas) o múltiples generaciones (multivoltinas) (Michener, 1974). Las abejas solitarias presentan amplia variación en su tamaño, con longitudes que van de 1.5 a 46 mm, muchas de ellas son pardas, pero hay especies con marcas o líneas de coloración diversa, generalmente amarilla (Batra, 1984).

La familia Anthophoridae a la cual pertenece el género *Diadasia*, es la más diversa en géneros y especies. Esta se encuentra presente en todos los continentes y en el nuevo mundo está bien representada. Anthophoridae contiene tres subfamilias, Nomadinae que contiene especies cleptoparasitas, Anthophorinae que son colectoras de polen y Xylocopinae que construyen sus nidos en maderas (Krombein y Hurd, 1979; Michener, 1944, 1974).

El género *Diadasia* pertenece a la subfamilia Anthophorinae y tribu Emphorini. Este es un género abundante y diverso, con especies que habitan en áreas xéricas del norte de México y Sur de Estados Unidos, presenta también distribución anfitropical por lo que están también representadas en Sudamérica con algunas especies (Linsley y MacSwain, 1957; Stephen *et al.*,



1969). Del género *Diadasia* se conocen 31 especies en Estados Unidos, 19 en México, y 4 en Centro América, (Ayala *et al.*, 1993; Krombein, 1967).

La posición taxonómica de la especie estudiada en esta tesis es la siguiente:

**Clase Insecta**

**Orden Hymenoptera**

**Superfamilia Apoidea**

**Familia Anthophoridae**

**Subfamilia Anthophorinae**

**Tribu Emphorini**

**Género *Diadasia***

**Especie *Diadasia knabiana* Cockerell, 1917**

## 2. ANTECEDENTES

Sobre la historia natural del género *Diadasia*, se sabe que la mayoría de las especies anidan en agregaciones, con un período de actividad relacionado con la época de floración de las plantas con que se alimentan, siendo en general oligoléticas en la obtención de los recursos florales, principalmente de las familias: Malvaceae, Convolvulaceae, Compositae, Cactaceae y Onagraceae (Krombein, 1967; Linsley y MacSwain, 1957).

Entre los estudios sobre aspectos de la biología de este género, destacan los de Ordway (1984 y 1987), que describe la conducta de anidación y la estructura de los nidos de *D. opuntia* y de *D. rinconis*.

Los estudios sobre su relación con las flores fueron realizados por Linsley y MacSwain (1957), en un estudio que además reúne la información conocida. Estos mismos autores compilaron además los registros de los parásitos que afectan los nidos.

En el aspecto faunístico y taxonómico la información existente sobre las especies de *Diadasia* fueron publicadas por Timberlake (1939, 1940 y 1941), Krombein (1967), Roig-Alsina

y Michener (1993) y Ayala *et al.*, (1993) en ellas incluyen las especies conocidas para Norte América y México. En 1988 Ayala reporta la presencia de 3 especies de este género para la región de Chamela, *Diadasia olivacea* Cresson, *D. knabiana* Cockerell que es objeto de estudio en esta tesis y una especie que posiblemente es nueva para la ciencia.

### 3. JUSTIFICACION

El conocimiento actual de la historia natural de las abejas silvestres incluye información de menos del 10% de los géneros (Stephen *et al.*, 1969; Roubik, 1989). Este grupo de insectos es importante por su contribución en la polinización de muchas especies de plantas silvestres y algunas cultivadas por el hombre. El estudio de la historia natural de la abeja del nopal *D. knabiana* permitirá obtener una mejor interpretación de la evolución y filogenia de los Apoidea en general.

Por otra parte, este es uno de los pocos estudios sobre el tema que se han realizado en México y puede en lo particular contribuir al conocimiento sobre la biología del género.

### 4.OBJETIVOS

#### 4.1. OBJETIVO GENERAL

Conocer distintos aspectos de la historia natural de *D. knabiana*, principalmente los relacionados con la reproducción, obtención de recursos y conducta de anidación.

#### 4.2. OBJETIVOS PARTICULARES

- 1- Caracterizar el patrón de actividad estacional y diurna de *D. knabiana*, como también la actividad relacionada con la obtención de recursos.
- 2- Reconocer las características de la conducta de apareamiento entre machos y hembras de *D. knabiana*.
- 3- Describir la anidación, reconociendo los sitios preferidos de anidación, su arquitectura, el aprovisionamiento de las celdas, número de celdas por nido y las características de las larvas, así como los parásitos asociados con los nidos.

## 5. AREA DE ESTUDIO

El presente estudio fue realizado en la Estación de Biología Chamela una área de reserva con un centro de investigación que pertenece a la Universidad Nacional Autónoma de México, situada en la costa del estado de Jalisco, en el municipio de la Huerta, entre los 19° 30' y 19° 33' de latitud norte y 105° 00' y 105° 03' de longitud oeste y comprende un área de 1600 ha (Fig. 1).

La región se caracteriza por su topografía irregular, constituida por lomeríos y pequeñas cañadas, algunas de las cuales confluyen en arroyos y numerosos sistemas de cuencas. Al norte de la estación corre el río San Nicolás y al sur el río Cuitzmala. Las pendientes de las laderas son en su mayoría de 21 a 34 grados. La mayor parte del área no sobrepasa los 150 m de altitud, con un rango de 10 a 580 m. El suelo es arenoso con un pH cercano a 7 (6.8), con poca materia orgánica en los lomeríos y a sido caracterizado como un Entisol o Feozem Háplico, derivados de basaltos y reolitas (Bullock, 1986 y 1988).

El clima es del tipo Aw(x)<sup>i</sup>, que es el más seco de los cálidos subhúmedos. La temperatura media anual es de 24.9 °C, con los meses más calientes de mayo a septiembre. En el período de 1986-1992 las temperaturas máximas y mínimas promedio, oscilaron de 24° a 32.6° y de 15° a 28.5° respectivamente (Sánchez, 1993). La precipitación media anual oscila entre 748 a 1119 mm, con el 80% de las lluvias entre julio y octubre. La dinámica de las lluvias originan dos estaciones marcadas; la húmeda de julio a noviembre y la seca de diciembre a junio.

La vegetación dominante en la región de Chamela es la selva baja caducifolia. Se han registrado 1129 especies de plantas, en 544 géneros y 124 familias (Lott, 1985 y 1993). Las especies arbóreas se caracterizan por presentar una altura que va de 4 a 15 m, y muchas de ellas pierden las hojas durante la época seca. A lo largo de los arroyos y cañadas se encuentra también la selva mediana subcaducifolia, en los sitios más húmedos y de suelos más profundos, con árboles que alcanzan entre 10 y 25 m. (Bullock, 1986 y 1988).

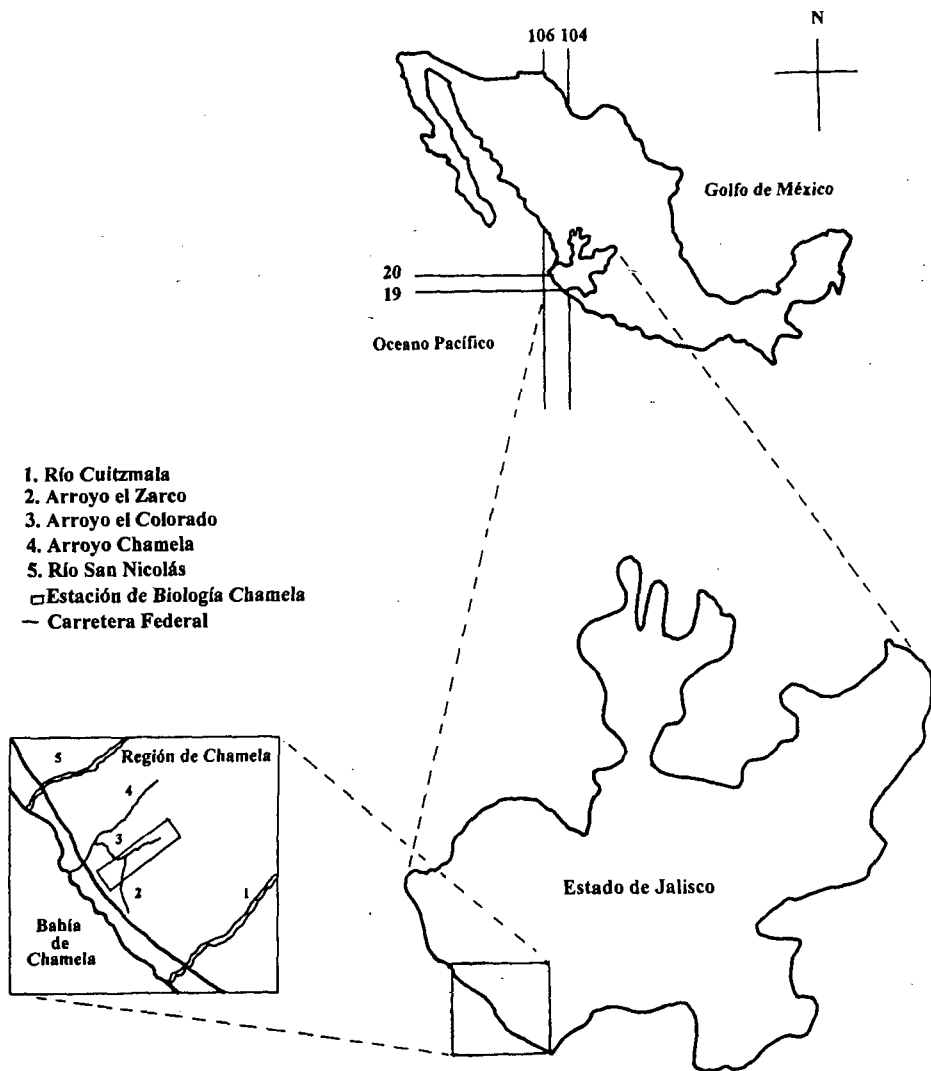


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.

## 6. MATERIALES Y METODOS

Como punto inicial, se realizó una búsqueda intensiva de literatura sobre aspectos de la historia natural de abejas solitarias y en particular del género *Diadasia*.

### 6.1 TRABAJO DE CAMPO

El trabajo de campo se llevó a cabo en la Estación de Biología Chamela (IBUNAM), Jalisco, México. Las observaciones y colectas fueron efectuadas en 61 días entre los meses de junio y agosto de 1994.

Previo al inicio de la actividad de las abejas, se buscaron los sitios de anidación, estos generalmente se localizan en los caminos y veredas (Ayala com. pers.).

Las actividades realizadas en el campo, se mencionan a continuación en los siguientes puntos:

#### 6.1.1. Floración de plantas de alimentación.

Para la obtención de información sobre *Opuntia excelsa*, la principal fuente de alimento de *D. knabiana*, se siguió un monitoreo de la floración de ocho plantas marcadas, desde el 15 de junio hasta el primero de agosto. Las plantas escogidas, se localizaron a los lados de las veredas lo que más facilita su observación. Todos los datos obtenidos fueron vertidos en un cuadro formulado con anterioridad para este fin.

#### 6.1.2. Localización de los sitios de anidación

Durante el mes de junio y principios de julio se realizaron varios recorridos por las veredas para localizar las agregaciones de nidos, de *D. knabiana*, principalmente en las áreas en que se observaron en el año anterior (Ayala com. pers.), estos recorridos, concluyeron en la fecha en que se descubrieron las agregaciones.

#### 6.1.3. Densidad de machos y de nidos

Para la obtención de los datos de densidad en nidos, se realizaron conteos, luego de delimitar una área que abarcaba toda la agregación. Los censos fueron realizados durante los meses de julio a

septiembre utilizando para ello un contador manual. Para obtener la densidad de machos se utilizaron dos métodos, uno para machos marcados y otro para machos sin marcar, los conteos se realizaron también con un contador manual. Los datos se tomaron entre el 7 y 23 de julio, registrando toda la información en cuadros especiales, formuladas con anterioridad.

#### **6.1.4 Colecta y marcado de machos**

El 7 de julio se capturaron 40 machos, la captura fue realizada utilizando un frasco de plástico de 6 cm de largo por 2.7 cm de diámetro con su respectivo tapón, el frasco fue colocado con la boca hacia abajo sobre la entrada de un nido, en el cual se observó con anterioridad la entrada del macho. Al salir el macho del nido fue capturado con facilidad. Para el marcado de los machos, se utilizó esmalte de uñas de coloración llamativa (rosa y rojo), pintando una pequeña marca en la parte dorsal del abdomen (metasoma).

#### **6.1.5. Reproducción**

Los datos sobre reproducción fueron tomados durante los primeros días de actividad de *D. knabiana*, realizando observaciones de las 7:30 a las 17:00 horas. La información obtenida fue la siguiente:

- tiempo de duración de cada cópula, utilizando un cronómetro.
- número de cópulas cada media hora, utilizando un contador.
- temperatura del día registrada cada media hora, con un termómetro.

El comportamiento reproductivo entre machos y hembras se registró por observación directa, describiendo las características del mismo.

#### **6.1.6. Actividad en nidos**

Las hembras fueron observadas directamente en su actividad diurna sobre los nidos, en el mes de julio, desde las 8:00 hasta las 17:00 horas. Se midieron algunos parámetros físicos, utilizando para ello un termómetro digital para medir la temperatura ambiental y del suelo, así como también un luxómetro para registrar la intensidad luminosa. Lo anterior, con el fin de correlacionar la actividad con los parámetros físicos mencionados. Entre las actividades que fueron cuantificadas están, el

tiempo fuera del nido en cada salida a lo largo del día, la duración dentro del nido y el recurso que acarrea la abeja al llegar al nido (polen o néctar).

#### **6.1.7. Actividad en flores**

Se tomó la actividad de las hembras y machos sobre las flores a lo largo del día, midiendo la frecuencia de visitas por el número de abejas presentes sobre las flores, en censos tomados a intervalos de 30 minutos. De igual manera que en el caso anterior se midieron algunos parámetros físicos, para posteriormente hacer correlaciones.

#### **6.1.8. Excavación de nidos**

La conducta de anidación fue estudiada obteniendo todos los datos posibles de la actividad de construcción del nido y el acondicionamiento del mismo. Para el estudio de la arquitectura, los nidos fueron excavados, siguiendo un método similar al de Rozen (1992) y Rozen y Buchmann (1990), que consiste en inyectar yeso en polvo por la entrada del nido, lo que permite seguir su forma al ser excavado. Para esto se utilizó una pala, una espátula y una navaja, así como un vernier para medir las dimensiones del nido. Se usó también un tubo de hule como soplador, para remover suelo y polvo. Al mismo tiempo que se excavó el nido se realizó un dibujo de su forma a escala, haciendo anotaciones de las dimensiones y las características de las paredes, divisiones y celdas. Algunas muestras de celdas se llevaron al laboratorio, para ello fueron pintadas con una mezcla de agua y pegamento blanco, que le da rigidez, y facilita su estudio.

Los huevos y larvas encontrados en las celdas, fueron transportados al laboratorio para su posterior observación. Se pasaron a cajas de petri con celdas labradas en cera. En todos los casos la información observada fue registrada en una libreta, destinada para este fin

### **6.2. TRABAJO DE LABORATORIO**

El trabajo de laboratorio fue realizado al terminar las observaciones y estudios en el campo, principalmente durante los meses de septiembre y octubre.

### 6.2.1 Descripción de larvas

Las larvas que fueron transportadas al laboratorio, fueron colocadas en cajas de petri, en celdas labradas en cera, con tamaño aproximado al construido por las hembras *D. knabiana*. Las larvas se mantuvieron en observación periódica. Todas las larvas que murieron en el proceso de extracción del nido y traslado al laboratorio, se colocaron en liquido de Bouin y posteriormente en alcohol al 70%, para su mejor conservación. Las larvas fueron descritas en sus diferentes estadios con ayuda de microscopio estereoscópico.

### 6.2.2 Mediciones morfométricas

Los análisis morfométricos se basaron principalmente en la medición de 9 machos y 25 hembras *D. knabiana*. Los organismos fueron colectados en los sitios de anidación AS (Antiguo Sur), EC (Eje Central) y AN (Antiguo Norte), durante los meses de julio y agosto de 1994. Las variantes incluyeron, medidas de la cabeza y del cuerpo como son, distancia intermandibular (DIM), longitud de la mandíbula (LM), longitud del ojo (LO), distancia desde el ocelo medio a el vértex (DOV), distancia desde el ocelo medio al margen anterior del labro (DOM), distancia intertegular (DIT), longitud del ala anterior (LAA) y longitud de la tibia trasera (LTT). Las medidas fueron tomadas con un microscopio estereoscópico, equipado con un micrómetro ocular.

### 5.2.3. Cuantificación de granos de polen

Durante la última semana del mes de julio, se colectaron 20 hembras con su respectiva carga de polen, que se utilizaron para cuantificar la cantidad de granos de polen acarreados por viaje. Las hembras se colectaron con una red entomológica aérea.

Para cuantificar el número de granos de polen llevados por las hembras en cada viaje, se utilizó, como referencia polen de maíz y de *Hibiscus* marcado. El polen de las escopas fue removido con alcohol y vaciado en un vaso de precipitado. Se separaron 4000 granos de polen, se tiñeron con fucsina ácida y se colocaron en un vial con aproximadamente 5-7 ml de alcohol al 70%. Los granos marcados fueron mezclados con el polen obtenido de la hembra, la muestra se pasó a un vaso de precipitado de 50 ml, el vaso se colocó en un agitador magnético y se mantuvo en agitación. Se tomó una gota del agitado y se colocó en un portaobjetos para contar los granos



de polen marcados y los obtenidos de las escopas, que se observaron en un campo al microscopio. Se estimó el número de granos de polen por carga en las escopas de una hembra con una proporción algebraica. El tamaño de muestra se decidió graficando la varianza acumulada de las proporciones obtenidas. El mismo método fue aplicado para cuantificar la cantidad de polen en la masa de alimento obtenida de las celdas. Se consideró el promedio del total de muestras como valor estimado del polen, ya sea en la escopa de la abeja (acarreado en un viaje) como en la masa de alimento en la celda.

#### **6.2.4. Identificación de parásitos**

Se registraron todos los organismos encontrados como sospechosos de ser parásitos, los más importantes fueron: mutilidos y acaros.

Los mutilidos encontrados sobre las áreas de agregación, se determinaron con las claves de Cambra y Quintero (1992) y los acaros que se obtuvieron del cuerpo de abejas y del integumento de larvas y pupas, fueron determinados por la Dra. Tila Mária Pérez del Instituto de Biología.

## **7. RESULTADOS Y OBSERVACIONES**

### **7.1 EMERGENCIA**

Las primeras abejas *D. knabiana* fueron observadas, el 7 de julio, pocos días después de su emergencia, la mayor parte de los individuos fueron machos. Las hembras se observaron en las entradas de los nidos de emergencia viejos, por lo que se puede suponer que aun continuaban emergiendo.

Durante los días 7 a 9 se notó que las hembras, incrementaron su número rápidamente. En estos días se observó un gran número de machos posados en el suelo, excavando la superficie, mientras que otros machos se unieron a ellos y trataron de desplazarlos. Es posible que esta conducta, indique que los machos trataban de extraer alguna hembra a punto de emerger. Un comportamiento similar a sido registrado para *Centris mixta tamarugalis* Toro (Toro et al., 1991).

Considerando que en esta especie los machos emergen antes que las hembras, se puede

decir que presentan una clara protandria, la cual se caracteriza (como es referido por Alcock, 1978) por la emergencia de los machos días antes que las hembras, lo que les permite localizar hembras emergiendo o recién emergidas, para realizar los apareamientos.

Los factores que propician la emergencia de *D. knabiana*, como adulto activo, pueden ser la humedad y la temperatura provocada por las primeras lluvias del mes de junio, así como la disponibilidad del alimento.

## 7.2 SITIOS DE ANIDACION

Estas abejas anidan en el suelo, principalmente en lugares abiertos, como son caminos y veredas. Dentro de la estación, se localizaron varios sitios de agregación, de los cuales, tres fueron seleccionados por ser los mas grandes en número de nidos.

### 7.2.1. Localización de los sitios de anidacion

**A) ANTIGUO SUR (AS).** Fue localizado el 12 de julio, ubicándose a los 600 metros de la vereda Antiguo Sur, situado al noroeste de las instalaciones de la estación (Fig. 2). El área tiene poca inclinación, la agregación cubre una área de 17.5 por 2.40 metros, ubicada al centro de la vereda.

**B) EJE CENTRAL (EC).** Agregación localizada el 7 de julio, en la vereda Eje Central a los 1300 metros, al noreste de las instalaciones de la estación (Fig. 2). Terreno con poca pendiente casi plano, abarcando una área de 17 por 2.33 metros, cubriendo todo el ancho de la vereda.

**C) ANTIGUO NORTE (AN).** Esta fue la agregación más pequeña, localizada el 16 de julio, a los 350 m por el camino Antiguo Norte, al norte de las instalaciones de la estación (Fig. 2). La agregación se encuentra situada a un lado de la vereda, en un terreno con poca inclinación, abarcando una área de 4 metros de largo por 2.45 de ancho. Las excavaciones para obtener información, sobre los nidos fueron realizadas en este sitio.

### 7.2.2. Características del suelo en los sitios de anidación

Los tres sitios con nidos presentaron algunas características en común, como son, suelo duro y compacto, grano medianamente fino y con pocas rocas. Las características particulares de cada

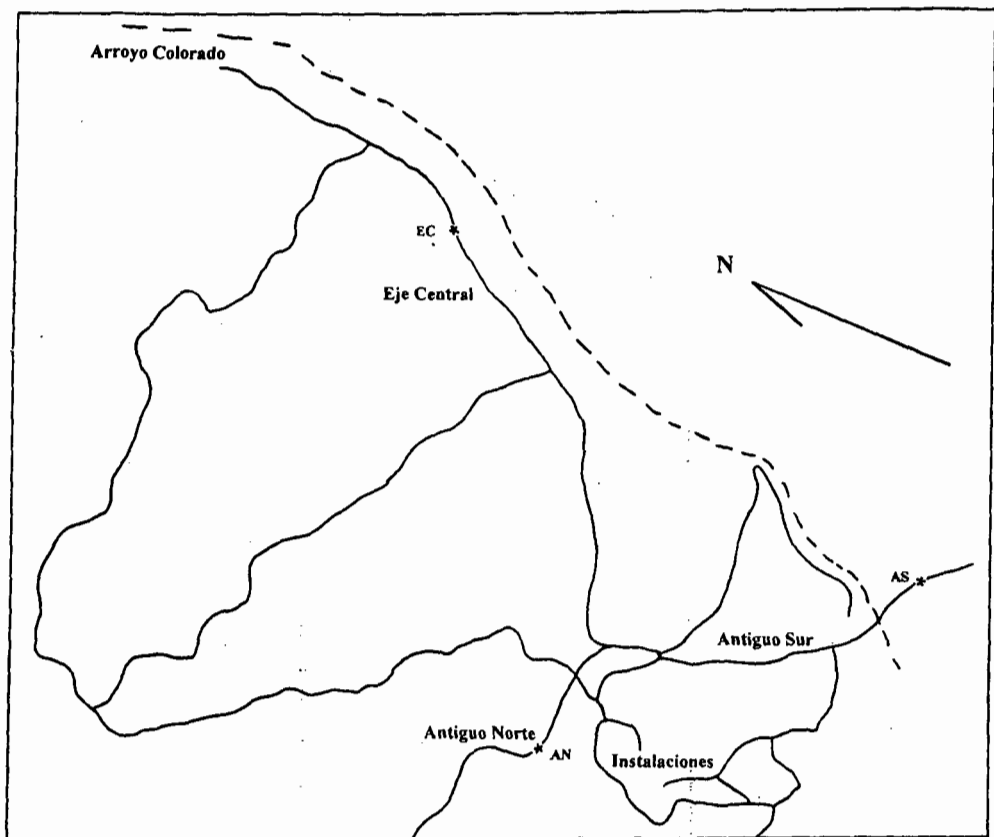


Figura 2. Localización de los tres sitios con agregaciones de nidos (AS, EC y AN) de *D. knabiana*, dentro del área de estudio, en la Estación; estas fueron las mayores agregaciones encontradas.

sitio se mencionan a continuación. En el sitio AS el suelo presenta una coloración que va de rojiza a cafésosa siendo identificada como la 7.5 yR 3/3 en las tablas de color Munsell, con una profundidad de 32 cm, su textura va de franco a arcillarenosa y la densidad de raíces es baja ; mientras que en el sitio EC el suelo es de coloración cafésosa identificada como la 10 yR 3/2 (tabla Munsell) con profundidad de aproximadamente 37 cm, textura de francos finos a francos limosos y con una densidad de raíces muy alta; y en AN la coloración es rojiza identificada como la 7.5 yR 3/4 (tabla Munsell) y una profundidad de 31 cm, la textura del suelo es arcilloarenosa y la densidad de raíces es baja.

### 7.3. DENSIDAD DE NIDOS

*D. knabiana* anida en agregaciones. durante el período de actividad, se realizaron conteos de nidos activos en los tres sitios. El número de nidos observados con respecto a la fecha en cada sitio se muestra en el cuadro 1.

En el sitio AS , la densidad de los nidos observados el 22 de julio (día en que se registró la mayor cantidad de nidos) fue de 1.23 nidos por metro cuadrado (Fig. 3); mientras que en el sitio EC, la densidad más alta fue de 15.67 nidos por metro cuadrado y se registro el 22 de julio (Fig. 3); en el último de los sitios, el AN, la mayor densidad de nidos activos se observó el 25 de julio, con 3.57 nidos por metro cuadrado (Fig. 3).

El incremento en el número de hembras activas con nidos al igual que el decremento de la densidad de nidos fue similar en los tres sitios

CUADRO 1. Número de nidos observados en los sitios de agregación (AS, EC y AN), durante el período de actividad de *D. knabiana*.

FECHA	NO. NIDOS AS	NO. NIDOS EC	NO. NIDOS AN
julio 7		156	
8		134	
9		304	
10		335	
11		405	
12		406	
13	14	486	
16		539	
19		584	
20	46	591	30
22	52		33
23		621	
25	52	569	35
agosto 1	49	401	
5	26	154	13
8	14	106	10
11	11	71	7
13	6	42	4
15	4	36	3
17	3	33	2
19	1	22	1
21	1	14	1
23	1	14	0
25	0	12	0
septiembre 1	0	8	0

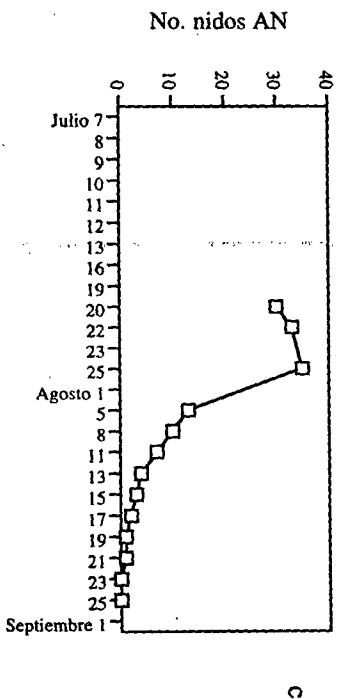
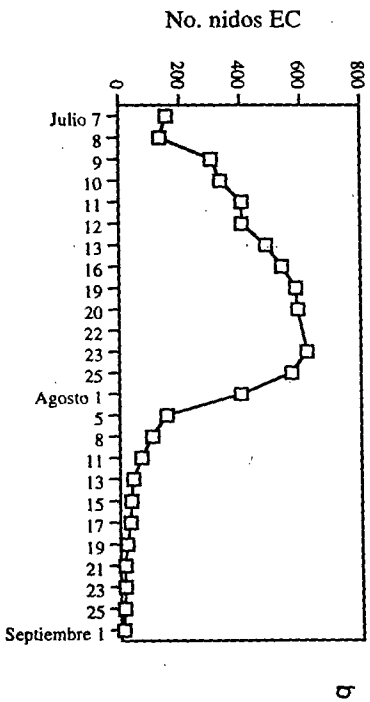
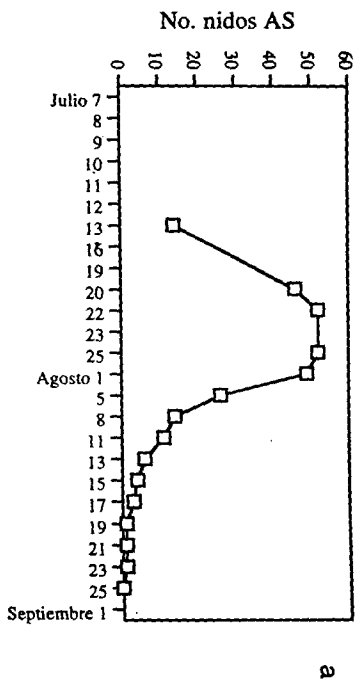


Figura 3. Fluctuación en el número de nidos presentes en las agregaciones, con respecto al tiempo. a) AS; b) EC; c) AN

#### 7.4. DISTRIBUCION DE NIDOS

Se considera que estas abejas presentan una distribución de nidos, de tipo gregario, con base en el criterio de Alcock (1978), que menciona, que cuando un observador puede ver fácilmente al menos diez entradas de nidos, de un punto estratégico, la distribución es gregaria mientras que en una área donde se presentan sólo unos pocos nidos activos, la distribución se puede considerar dispersa. Los tres sitios, de acuerdo a lo anterior, muestran una distribución gregaria de los nidos. En el sitio de anidación AS se observaron dos manchones dentro de la agregación, en los cuales la distancia entre nidos fue apretada. En la agregación EC, la más grande, al igual que en la agregación de AS, los nidos se distribuyeron también en dos manchones. En el sitio AN, se observó una pequeña agregación con 35 nidos como número máximo.

#### 7.5. APAREAMIENTOS

Las hembras *D. knabiana* se caracterizan por ser moniandrias, en vista de que copulan sólo una vez, aunque en algunas ocasiones se ha observado que copulan más de una vez, principalmente cuando las hembras presentan defectos físicos, que les impiden volar, lo que las deja expuestas a los embates de los machos.

Los primeros apareamientos observados fueron registrados el 7 de julio, continuando hasta el 22 del mismo mes. Las cópulas se presentaron durante el día entre las 8:00 y las 15:00 hrs (Fig. 4). La mayor actividad de los machos en búsqueda de compañera, así como también de cópulas, se registró entre las 10:00 y las 11:00 hrs. La relación entre la actividad de machos tratando de copular y la temperatura ambiente registrados los días 8 y 11 de julio, se presenta en las figuras 4 y 5 respectivamente, en el primer caso, se puede ver que existe una correlación directa de temperatura con el aumento del número de copulas, observando que la mayor actividad de apareamiento ocurre alrededor de las 11:00, cuando la temperatura ambiental es de 33°C; sin embargo en el caso de la figura 5 tal correlación no es evidente ya que este día se observaron pocos apareamientos y estos se sucedieron a lo largo del período de actividad diurna, entre las 8:00 y 13:00 hrs.

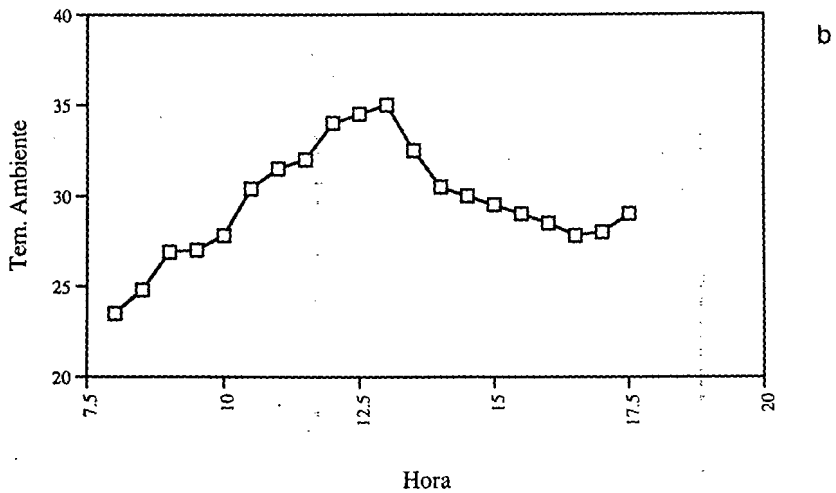
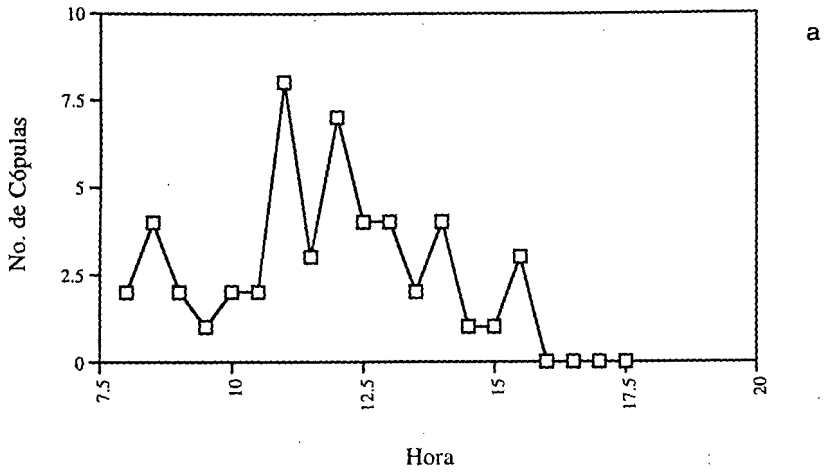


Figura 4. Relación entre el número de cópulas observadas (a), con respecto al tiempo y la marcha de la temperatura el 8 de Julio de 1994 (b).



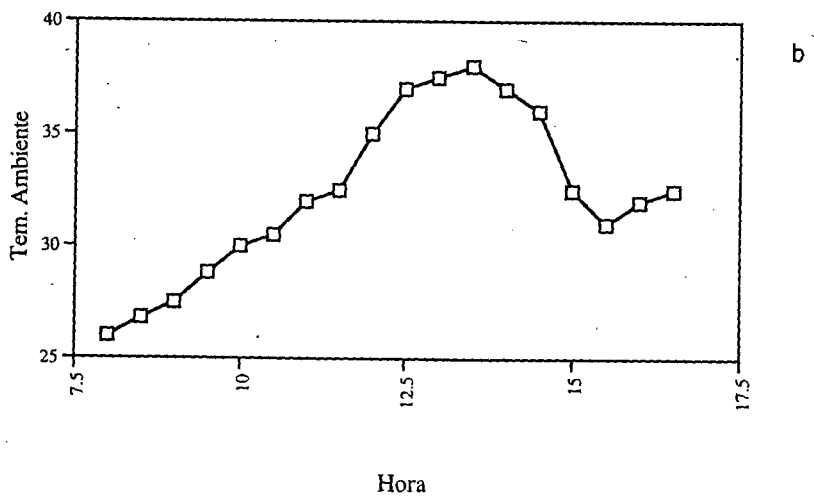
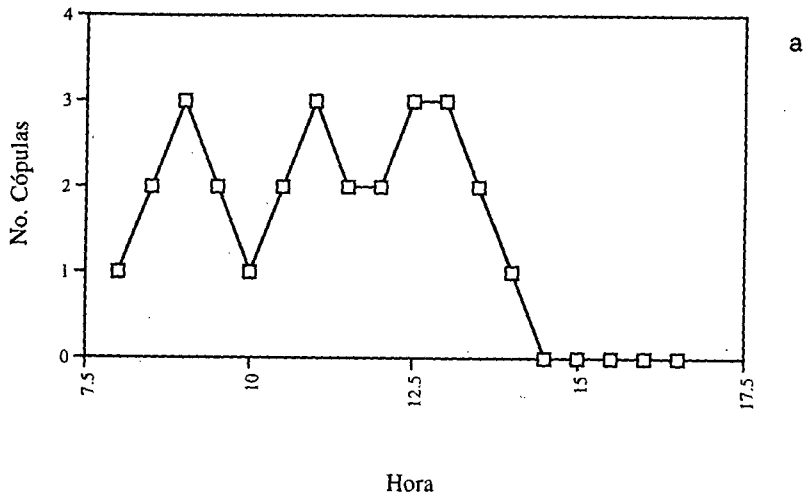


Figura 5. Relación entre el número de cópulas observadas (a), con respecto al tiempo y la marcha de la temperatura el 11 de Julio (b).

### 7.5.1. Conducta de apareamiento

Los machos presentan dos comportamientos de búsqueda de hembras, el primero, en áreas de anidación, en donde esperan la emergencia de las hembras para copular, así como un segundo comportamiento en el cual patrullan las flores de *Opuntia* buscando hembras.

Los machos patrullan el área de nidificación, con vuelo lento y a corta distancia del suelo (3 a 6 cm). La aparición de hembras vírgenes es en su mayor parte, relativamente tardía. Es frecuente que la presión que ejercen los primeros machos por aparearse, cause algunos problemas en las hembras que están construyendo o abasteciendo sus nidos. Los machos se lanzan ocasionalmente sobre hembras que llegan con polen al nido o que están sacando tierra de los túneles, estos son normalmente rechazados.

Alrededor de las hembras que recién emergen, se forman aglomerados de machos, con frecuentes deserciones o incorporaciones de nuevos individuos, que en algunas ocasiones, especialmente hacia el mediodía, pueden reunir hasta 40 individuos. Los machos compiten activamente, buscando una buena posición relativa con respecto a la hembra. Hay cambios y desplazamientos dentro del agregado siendo frecuente que el grupo se traslade sobre el suelo, posiblemente movido por la vibración de las alas.

La posición óptima relativa la tiene el individuo que se acopla con la hembra, esta pareja que se puede ubicar fácilmente dentro del aglomerado, escapa del grupo y se dirige hasta un punto alejado (generalmente hacia la vegetación) para copular. Esta puede variar en tiempo, durando de 7 a 50 segundos. Durante la cópula, emiten zumbidos que se repiten a intervalos de frecuencia al igual que *D. rinconis* (Ordway, 1987). Cuando la cópula termina, el macho con movimientos rápidos, desplaza a la hembra hacia atrás de su cuerpo, retirándose posteriormente.

Cuando un macho emerge, frecuentemente es tratado como hembra por otros machos, por unos momentos tratan de montarlo y lograr una fijación mandibular, dañándolo en ocasiones gravemente, cuando ellos lo reconocen como macho se retiran. Algunas hembras que presentaban defectos físicos y que no podían volar fueron ocasionalmente obligadas a copular ("violadas"). Los machos tratan de copular con las hembras, en forma persistente y algunas de las hembras son dañadas.

### 7.5.2. Estrategias alternativas de cópulas sobre flores

Algunos machos patrullan sobre las flores de *Opuntia excelsa* e intentan capturar y aparearse con las hembras que se encuentran forrajeando sobre las flores.

Solo se observó un macho que logró copular con una hembra que se encontraba forrajeando (15 de julio), el comportamiento observado fue el siguiente: el macho que patrullaba sobre las flores, atrapo a la hembra, sujetándola con sus patas y fijándola con sus mandíbulas, ambos cayeron al suelo en donde copularon por pocos segundos, durante la misma emitieron los zumbidos característicos, de la cópula en las agregaciones.

## 7.6. ANIDACION.

### 7.6.1. Actividad en nidos

Para medir la actividad de hembras en las agregaciones, se realizó un monitoreo el 12, 16 y 19 de julio, en el cual se tomaron tiempos de entradas y salidas en varios nidos, los resultados se mencionan a continuación.

Las abejas presentan actividad diurna entre las 7:30 y las 15:00 hrs. Al salir por primera vez, las hembras realizan vuelos formando círculos sobre sus propios nidos, posiblemente para reconocer el sitio, después de unos segundos, regresan y permanecen unos minutos, y luego iniciar sus viajes de aprovisionamiento. Al iniciar su actividad, las hembras realizan viajes con una duración aproximada de 5 min regresando al nido sin carga de polen. Posteriormente realizan salidas hasta de 10 min, regresan con cargas de polen y permanecen en el nido cerca de 1.5 min. Las hembras realizan en promedio 12.3 viajes para el aprovisionamiento de una celda ( $n=9$  nidos) con un rango de 12 a 20 viajes. Cuando la hembra regresa con su carga de polen, recorre varias veces la agregación atravesándola a lo ancho y a lo largo, hasta localizar su nido para introducirse.

El registro de actividad muestra que algunas abejas posiblemente aprovisionan, dos celdas en un día, en cada una de ellas requiere 12 viajes con polen y 3 viajes sin polen, como se observa en la figura 6, barra 5. Todas las abejas luego de terminar su período de aprovisionamiento, realizan de 2 a 4 viajes, de alrededor de 10 min, posiblemente en busca de más plantas de alimento (Fig. 6).

La colecta de polen necesaria para el aprovisionamiento de sus celdas y el tiempo que invierten en la construcción de nidos, influye considerablemente en la actividad diurna de las abejas. En la figura 6, se muestran nueve gráficas de actividad, obtenidas del registro de salidas y regresos al nido de abejas, mostrándose además con la letra "P" las salidas en las cuales *D. knabiana* regreso con polen en las escopas, las porciones negras de las barras en la gráfica, indican el tiempo que la abeja permaneció fuera del nido.

La duración total del período de actividad en los sitios de nido puede depender de la temperatura ambiente. El 12 de julio, un día caluroso, el período de actividad de las hembras comenzó a las 8:40 hr y continuo hasta las 14:20 hr, dando cinco horas con cuarenta minutos de actividad. El 16 de julio, un día fresco, la actividad comenzó a las 9:40 hr y ceso a las 14:40 hr, dando cinco horas de actividad (Fig. 7).

Se realizaron observaciones de la actividad de tres abejas, durante los días 12 y 16 de julio, haciendo una comparación entre tiempo de actividad de construcción y la actividad de aprovisionamiento para los dos días (Cuadro 2a y 2b). La actividad de las abejas durante el día es dividida en tres etapas, dos de construcción y una intermedia de aprovisionamiento. Obteniendo como resultados, que la fase de aprovisionamiento duro alrededor de tres horas, en el cual, las abejas realizaron entre 15 y 20 viajes por polen, que variaron entre 6 y 12 min. Durante la fase de construcción se observaron algunas abejas sacando tierra a la superficie de sus nidos. En la última fase de construcción se presentó un tiempo de alrededor de dos horas, en el cual las abejas realizaron viajes con duración variable de 3 a 38 min. Alrededor de las 16:30 horas, cuando la actividad de los machos es mínima, las hembras salen de sus nidos más frecuentemente.

Algunas hembras recién emergidas (se reconocen por no presentar desgaste en las alas y en la pubescencia del tórax), visitan varios nidos activos, entrando y saliendo con mucha rapidez, posiblemente para reconocer la estructura de los nidos. Mientras que otras, construyen sus nidos activamente, sacando tierra a la superficie y formando pequeños montículos a los lados de la entrada del túnel.

Cuadros 2a. Resumen de la actividad de anidación para tres abejas de *D. knabiana*, el 12 de julio de 1994. Tiempo en minutos.

ACTIVIDAD	Tiempo en el nido		Retorno sin polen			Retorno con polen		
	Total	Medio	Total	Medio	Viajes	Total	Medio	Viajes
Abeja 1								
Construcción 11.25	6.85	6.85	4.40	4.40				
Aprovisionamiento 168.1	18.18	1.29				150	10	15
Construcción 151.1	99.37	24.84	51.8	12.9	4			
Abeja 2								
Construcción 7.6	5.1	5.1	2.5	2.5	1			
Aprovisionamiento 231.3	26.39	1.38				205	10.2	20
Construcción 90	56.39	18.78	33.7	11.2	3			
Abeja 3								
Construcción 3.71	1.25	1.25	2.46	2.46	1			
Aprovisionamiento 242.5	26.52	1.39				216	10.8	20
Construcción 89.18	75.88	25.29	13.3	4.4	3			

Cuadros 2b. Resumen de la actividad de anidación de tres abejas *D. knabiana* el 16 de julio de 1994. Tiempo en minutos.

ACTIVIDAD	Tiempo en nido		Retorno sin polen			Retorno con polen		
	Total	Medio	Total	Medio	Viajes	Total	Medio	Viajes
Abeja 1								
Construcción 15.63	5.63	5.63	10	10	1			
Aprovisionamiento 175.5	18.5	1.23				157	9.8	16
Construcción 90.7	62.5	20.8	28.2	9.4	3			
Abeja 2								
Construcción 7.27	2.48	1.24	4.79	2.39	2			
Aprovisionamiento 206.1	21.15	1.32				185	10.9	17
Construcción 85.86	55.26	13.81	30.6	7.67	4			
Abeja 3								
Construcción 7.58	5.15	5.15	2.43	2.43	1			
Aprovisionamiento 171.5	23.5	1.46				148	8.74	17
Construcción 95.42	46.42	11.60	49.0	12.2	4			

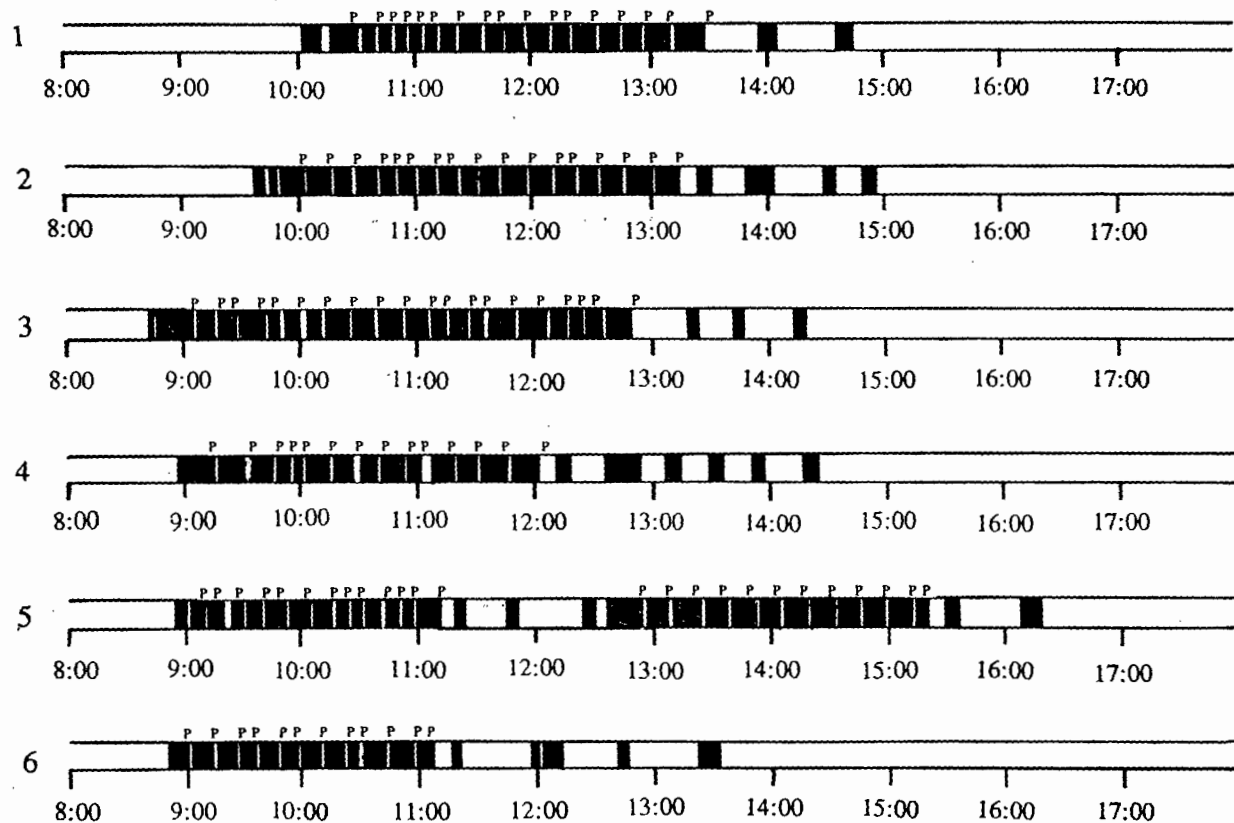
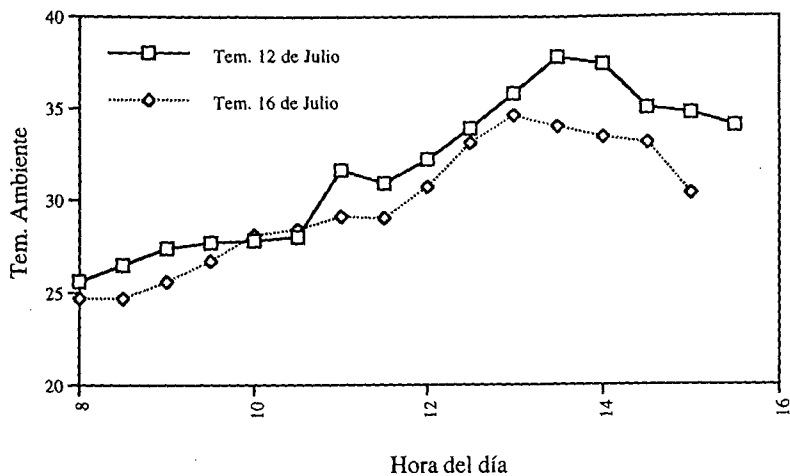


Figura 6. Gráficas que muestran la actividad de seis hembras de *D. knabiana*. Las barras negras indican el tiempo que la abeja permaneció fuera de su nido y la letra "P" que ellas regresaron con polen.



12 de Julio



16 de Julio

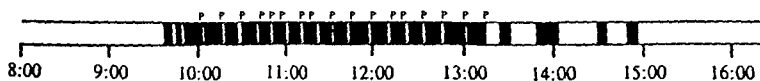


Figura 7. Gráficas que muestran el efecto provocado por la temperatura en la actividad de las abejas. Las barras negras indican el tiempo que la abeja permaneció fuera, la gráfica superior la marcha diurna de la temperatura.



### 7.6.2. Actividad de forrajeo

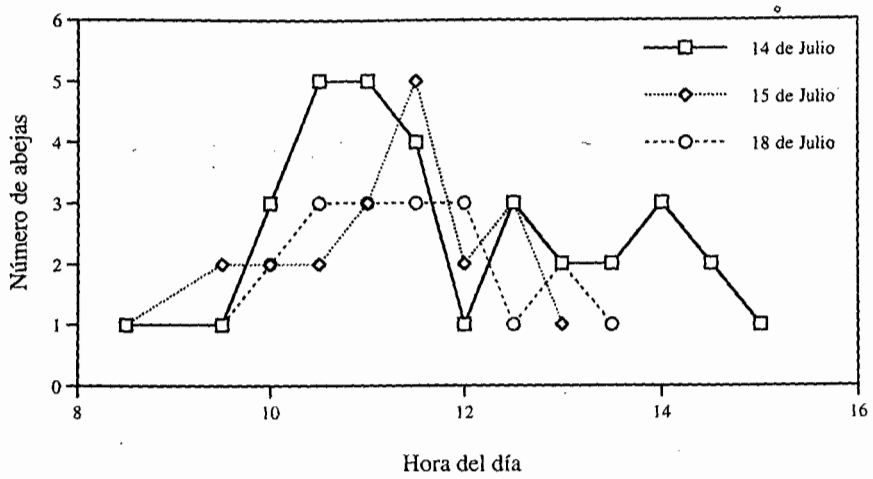
*D. knabiana* es una especie monoléctica (para el área de estudio), ya que obtiene polen y néctar de las flores de *Opuntia excelsa*, presentando actividad sobre flores entre las 9:00 hr y las 15:00 hr. No se observó que colectaran néctar o polen de otras especies de plantas.

Las observaciones sobre flores se realizaron los días 14, 15, 18 y 21 de julio. La actividad de *D. knabiana* sobre flores tuvo una duración de alrededor de 48 días, entre los meses de junio y agosto.

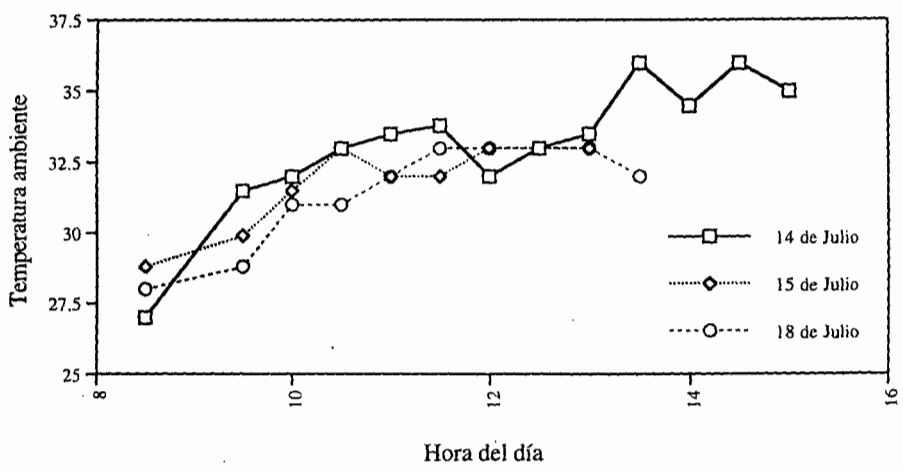
La antesis de las flores de *Opuntia excelsa* ocurre alrededor de las 9:00 hr y usualmente cierran después de ser polinizadas alrededor de las 15:00 hr (al ser polinizadas cambian su coloración de amarillo a durazno). Las primeras abejas forrajeando, se observan poco tiempo después de que abren las primeras flores. La mayor actividad de forrajeo durante el día, se registra a las 12:30 hr, cuando la temperatura alcanza los 33 °C. El tiempo que la abeja ocupa en cada flor es en promedio de 13.6 segundos ( $n=57$ ) con un rango de 4 a 36 segundos, representando esto el tiempo de manejo (Fig. 8a y 8b).

El inicio de la actividad de *D. knabiana*, se observó alrededor de las 9:00 hrs, cuando la temperatura alcanzaba los 27.5 grados centígrados (Fig. 8b). En esta gráfica, también se indica la hora de inicio y finalización de la actividad (Fig. 8a). Se observó que en los días cálidos la actividad se incrementa, prologándose hasta las 15:30 hr, en cambio, en los días fríos la actividad fue menor, iniciando entre las 10:00 hr y terminando por las 14:30 hr.

Las hembras antes de posarse sobre las flores vuelan varias veces alrededor de ellas, para finalmente posarse sobre las anteras, recogen polen con sus patas delanteras y lo colocan en las escopas. En ocasiones, sólo colectan néctar, para lo cuál, se posan sobre las anteras y encajan su cabeza para tomar néctar con la glosa, el tiempo de duración de esta actividad es mucho menor que el utilizado en la colecta de polen. Algunas veces mientras pecorean, son molestadas por machos que patrullan entre las flores, cuando esto ocurre, generalmente se retiran. Para la extracción de recursos de las flores, el tiempo mínimo de manejo osciló entre 8 y 11 segundos y de 18 a 20 segundos como máximo. Apparently la luz del día no es un factor determinante en la actividad de las abejas, a excepción de aquellos días cuando se presentan nublados intensos. Los días lluviosos las abejas no estuvieron activas, así también cuando se presentaron lluvias, durante



a



b

Figura 8 a y b. Relación del periodo de actividad sobre flores, respecto a la temperatura ambiente, durante los días 14, 15 y 18 de Julio.

el día las abejas cesaron su actividad con las primeras gotas.

#### **7.6.2.1. Provisión de polen**

Las abejas abastecen sus celdas con polen colectado de flores de *Opuntia excelsa*, una de las dos especies de *Opuntia* existentes en la región, la provisión de polen es formada por una mezcla de polen y posiblemente néctar, presentando forma esférica con un ligero aplanamiento en la parte superior (Fig. 14). Presenta las siguientes medidas, 9.15 a 10.4 mm de diámetro y de 8.3 a 9.3 mm de altura ( $n=3$ ).

Se realizó un análisis para cuantificar los granos de polen que contenidos en una provisión y la carga acarreada en las escopas por una abeja en cada viaje, dando como resultado que una esfera de polen contiene alrededor de 851,000 granos en promedio y una abeja acarrea en sus escopas en promedio 76,000 granos, por lo que se puede deducir que una abeja realiza entre 10 y 12 viajes para completar una provisión con el alimento necesario para una larva. Entonces se requieren de 70 a 84 viajes por nido, si tenemos en cuenta que cada abeja en promedio construye y abastece 7 celdas.

#### **7.6.3. Construcción de nidos**

La actividad de construcción de nidos, fue registrada en julio y agosto en 1994. Sólo dos hembras fueron vistas iniciando la construcción de su nido, esto en un sitio cubierto por hojarasca, bajo una hoja seca. Antes de iniciar la construcción, las hembras revisan cuidadosamente la superficie del suelo. La construcción del nido tuvo una duración de casi dos días, luego de lo cual iniciaron los viajes de forrajeo.

También se observó a una hembra usando un nido viejo, para esto ella excavó nuevas celdas por dos días y posteriormente realizó viajes de forrajeo. Aparentemente el uso de nidos viejos es una práctica muy común entre las hembras de esta especie.

##### **7.6.3.1. Arquitectura de nidos**

Un rasgo importante en la anidación de *D. knabiana* es la construcción de chimeneas las cuales son similares a las construidas por otras especies de abejas, como *Melitoma* y *Anthophora* (R.

Ayala, com. pers. y Stephen *et al.*, 1969). No todos los nidos activos tienen una chimenea tubular, algunas hembras las construyen ligeramente o muy curvadas, tanto que se dobla hasta descansar horizontalmente sobre la superficie del suelo. Algunos de los tipos de chimeneas (Fig. 9), presentan características similares a las de otras especies de *Diadasia*, como por ejemplo a las de *D. consociata*, *D. olivacea* (Linsley y MacSwain, 1957), *D. lutzi lutzi* y *D. mexicana* (Stephen *et al.*, 1969).

Las chimeneas aparentemente son construidas con una mezcla, compuesta de tierra finamente granulada y una secreción posiblemente salival de la hembra (Roubik, 1989). La longitud promedio de la chimenea es de 19 mm (n=9), la entrada es circular, de 8 a 11 mm de diámetro. Se encuentra rodeada por un montículo de tierra, casi siempre más grande en la parte posterior a la entrada del nido. Las chimeneas se encuentran protegidas contra la humedad por un impermeabilizante en la pared interior.

En algunas ocasiones, las chimeneas son destruidas por el paso de animales, lluvia o por los machos, al tratar de capturar hembras (al igual que en *D. consociata* (Linsley y MacSwain, 1957)), cuando esto ocurre, son reconstruidas rápidamente por éstas, aunque cuando se encuentran aprovisionando no interrumpen su actividad.

El túnel principal es vertical o ligeramente curvado, con una longitud promedio de 326 mm, con un rango de 236 a 429 mm (n=9). Su diámetro promedio es de 9.3 mm con rangos desde 8 hasta 10 mm (n=9) (Fig. 10 y cuadro 3).

Las paredes del túnel presentan superficie lisa, protegida por un impermeabilizante, el cual impide que las paredes pierdan su forma y ayuda a detener el exceso de agua durante las lluvias.

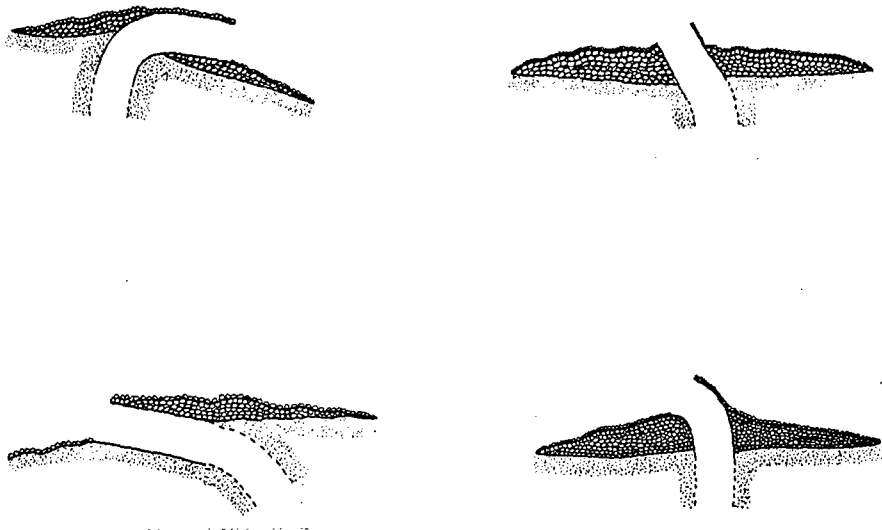


Figura 9. Diagramas que muestran la variación en la forma de las chimeneas entre los nidos de *D. knabiana*.

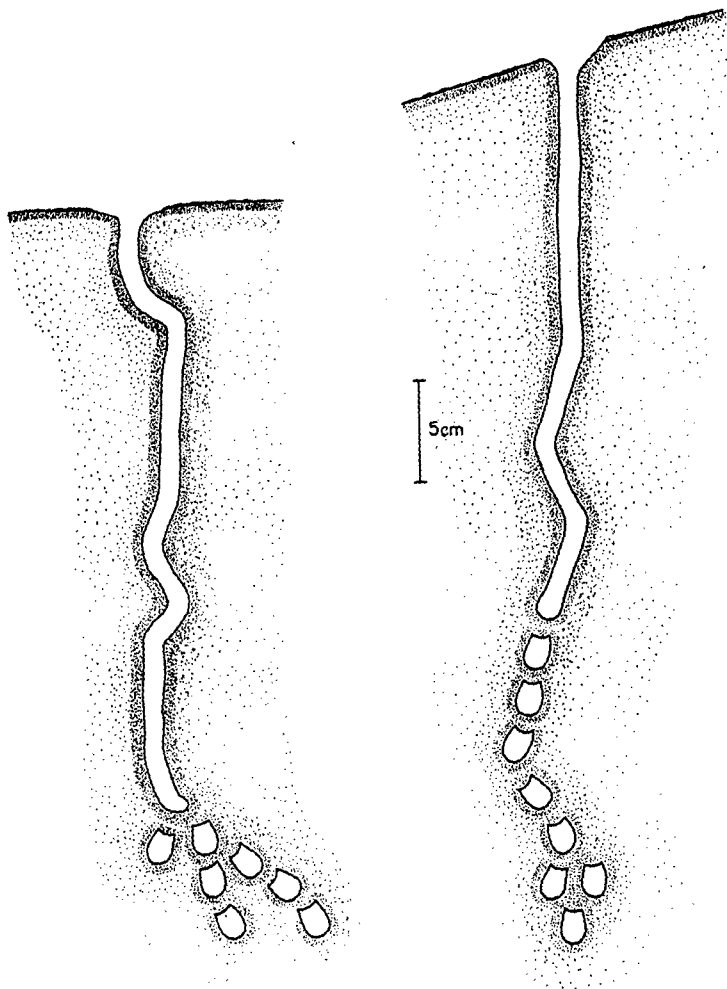


Figura 10 a. Nidos *D. knabiana* encontrados en el sitio de anidación AN.

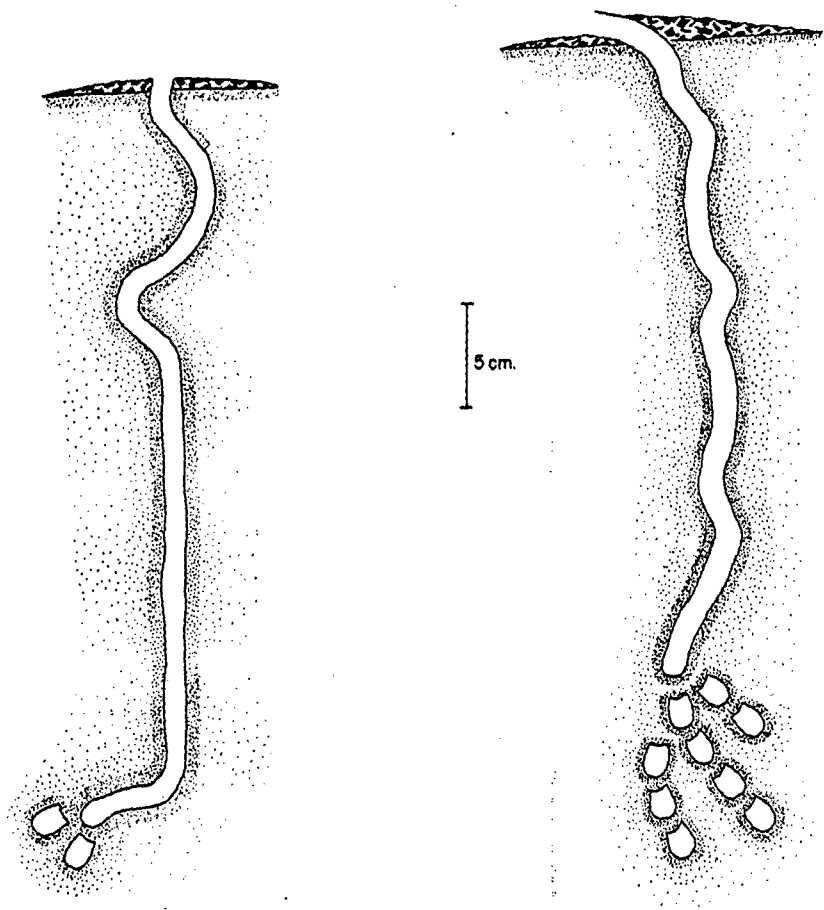


Figura 10 b. Nidos *D. knabiana* encontrados en el sitio de nidación AN.

Cuadro 3. Dimensiones y contenido de nidos.

DIMENSIONES Y CONTENIDO DE NIDOS									
Número del nido	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Fecha	28	28	28	30	31	3	4	6	9
Diámetro del túnel principal (mm)	9	10	9	11	9	9	9	9	9
Ancho de las celdas (mm)	13	16.6	12.6	12.3	12	11	11.6	12.6	12
Media de la longitud de las celda	14	14.6	15.8	13.3	13.7	13	14.1	14.7	14.2
Número de celdas por nido	2	2	10	9	7	7	12	8	7
Número de huevos	1	1	1	1	-	-	2	-	-
Número de larvas predefecando	1	1	3	4	4	3	2	-	-
Número de larvas defecando	-	-	4	2	2	-	2	-	-
Número de larvas posdefecando	-	-	2	2	1	2	3	3	-
Número de celdas con hongos	-	-	-	-	-	2	3	5	7

Las celdas están dispuestas en series, en posición casi vertical, el número de celdas en series es variable, con un promedio de 3.6 ( $n=12$ ) y un rango entre 1 y 10 celdas. El promedio de celdas por nido es de 7.1 ( $n=9$ ) con un rango de 2 a 12 celdas, la distancia entre celdas, oscilo entre 7 y 9 mm (Fig. 10). La disposición de celdas en *D. knabiana* es similar a la presentada por otras especies del género, como son *D. consociata*, *D. mexicana* (Linsley y MacSwain, 1957), *D. opuntia* (Ordway, 1984) y *D. olivacea* (Eickwort *et al.*, 1977).

El diámetro de las celdas en su parte más ancha es en promedio de 12.7 mm con un rango entre 10 y 13 mm y una longitud promedio de 14.17 mm, con un rango que va de 13 a 16 mm ( $n=42$ ) (Cuadro 3). Las celdas presentan forma ovoide, sus paredes tienen superficie lisa, cubierta por una sustancia impermeabilizante la cual impide el paso de agua al interior de las celdas. En su extremo superior, la celda presenta un tapón o "septum" construido por la abeja con lodo dispuesto en forma espiral. En los 9 nidos excavados se encontró un total de 64 celdas, con los siguientes contenidos en porcentaje, 9.37 % de huevos, 28.1 % de larvas en estado de predefecación, 15.6 % de larvas en estado de defecación, 20.3 % de larvas en estado de



posdefecación y el 26.5 % de celdas que contenían hongos.

Al finalizar el período de actividad estacional, las abejas cubren la entrada de sus nidos. El 25 de julio se registraron las primeras hembras tapando sus nidos, para esto, ellas mueven la tierra con sus mandíbulas y patas delanteras desde los montículos y destruyen sus chimeneas. Esta actividad fue registrada por tres días. Las abejas mueren sobre la oquedad restante en la entrada del nido. El 8 de septiembre se observó las últimas hembras en esta actividad. Las lluvias cubrieron la superficie con lodo, disolviendo las chimeneas restantes y borrando las evidencias de su presencia en el lugar.

La arquitectura de los nidos de *D. knabiana* es muy similar a la de otras especies de *Diadasia*, ejemplo *D. opuntia* (Ordway, 1984) y *D. mexicana* (Stephen *et al.*, 1969), las cuales se caracterizan por presentar un túnel vertical con una o mas celdas dispuestas en serie.

#### 7.7. ACTIVIDAD ESTACIONAL

*D. knabiana* presenta un período de actividad de aproximadamente 60 días, entre los meses de junio y agosto. El 9 de julio se registraron 175 machos volando sobre el sitio de anidación EC (Fig. 11), este mismo día fue observado un número pequeño de hembras. El descenso de machos durante los siguientes días fue gradual como es mostrado en la figura 11. La mayor actividad de machos se observó entre el 7 y 11 de julio, coincidiendo con el período de máxima floración de *Opuntia excelsa*, la cual presentó su pico máximo el 8 de julio (Fig. 12). Los últimos machos que se observaron sobre las agregaciones durante este período estacional, se registraron el 23 de julio, llegando de esta manera al fin de su ciclo de vida. Este suceso coincidió con la mayor actividad de anidación de las hembras (Fig. 13). El período de vida estacional de los machos presentó una duración de alrededor de 37 días, entre los meses de junio y julio (Fig. 11). El número de hembras presentes en las áreas de anidación no se registró en forma directa, sin embargo se puede deducir el número, por la cantidad de nidos activos presentes en la agregación.

Durante los primeros días del mes de julio las hembras fueron poco abundantes, se les observó, construyendo nidos y pecoreando. El pico de mayor abundancia de nidos activos y por lo tanto de hembras, se registro entre el 20 y 23 de julio (Fig. 13), durante los siguientes días el número de hembras fue disminuyendo y se observaron las últimas el 15 de agosto. En total las

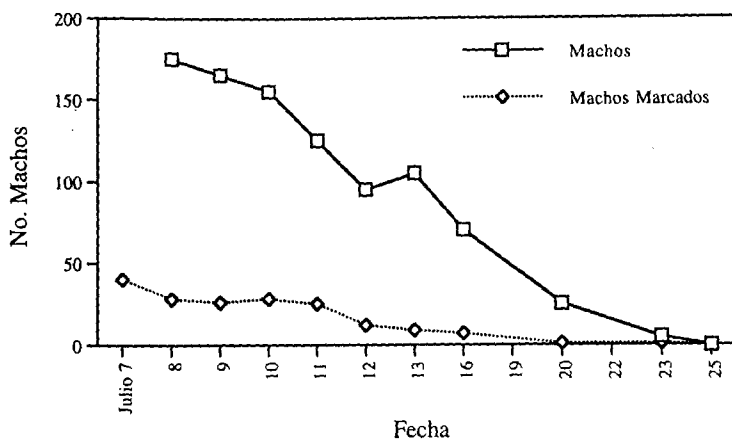


Figura 11. Gráfica que muestra el descenso en la cantidad de machos marcados el 7 de Julio, en comparación con el descenso de machos sin marcar, durante su período de actividad estacional.

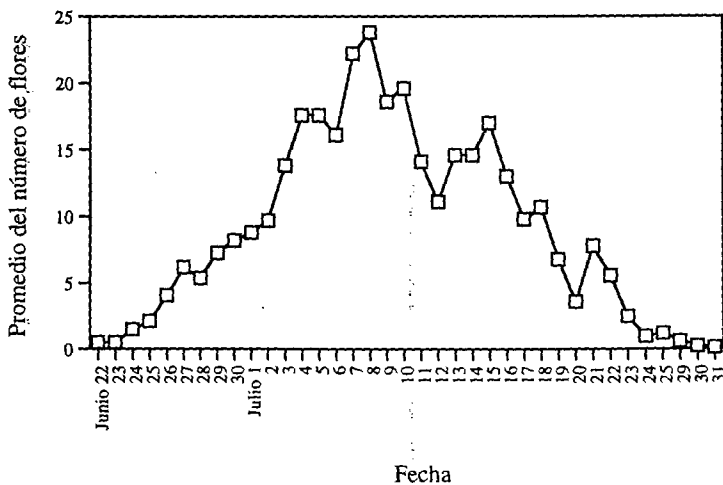


Figura 12. Período de floración de *Opuntia excelsa* para el año de 1994, datos obtenidos del registro de ocho plantas.

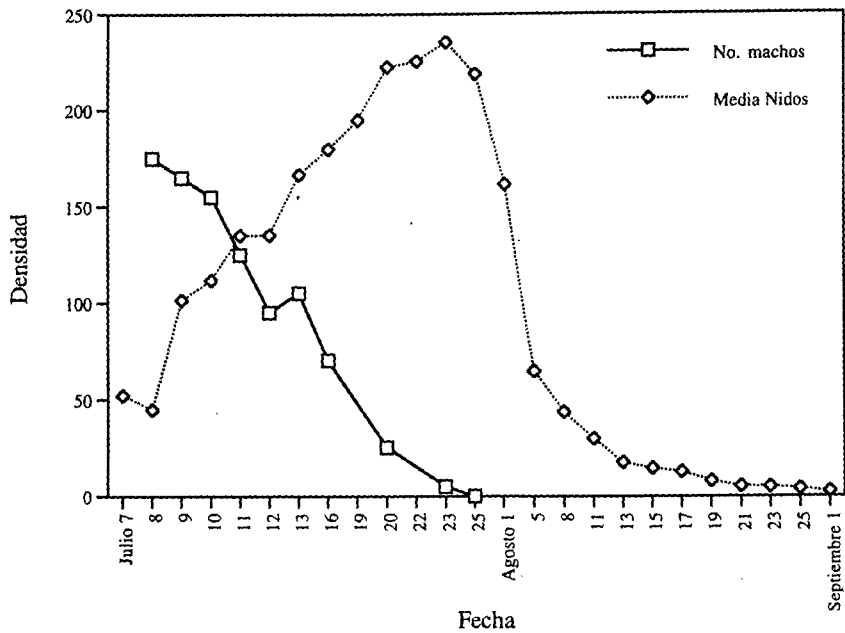


Figura 13. Gráfica que muestra el período estacional de machos y hembras entre los meses de Julio y Agosto de 1994. El número de nidos activos es igual al número de hembras.

hembras presentaron un período de actividad estacional de aproximadamente 45 días entre los meses de junio y agosto. La mayor cantidad de hembras anidando se registro el 23 de julio, coincidiendo con el fin del ciclo de vida de los machos.

Los 40 machos marcados el 7 de julio, fueron censados durante los siguientes días a la misma hora, ellos sufrieron un descenso rápido, los últimos machos marcados y sin marcar fueron observados el 23 de julio (Fig. 11). Por los datos obtenidos, sabemos que es muy probable que los machos vivan alrededor de 16 días. El patrón de su ocurrencia estacional sugiere una sola generación por año.

## **7.8. ESTADOS INMADUROS**

### **7.8.1 Huevos**

Los huevos son de coloración blanquecina casi transparente, con superficie lisa y apariencia muy brillante. Su forma es alargada, con los extremos redondeados. El delicado integumento del huevo complica su manejo y se rompen con facilidad. De los tres huevos encontrados, solamente uno pudo ser transportado al laboratorio. Sus medidas son, longitud 7.5 mm, diámetro de la parte media 1.15 mm y el ancho de las puntas fue de 0.7 mm en el extremo más angosto y 0.9 mm en el más ancho. Dentro de las celdas, los huevos son colocados por las hembras en la parte inferior y central de la masa de polen, la cual presenta un surco en donde queda adherido (Fig. 14).

### **7.8.2 Larvas**

Para el estudio de las larvas, se dividió el desarrollo larvario en tres períodos identificables (Fig. 5), estos son predefecación (A, B y C), defecación (D) y posdefecación (E). Las descripciones fueron basadas en los métodos utilizados por Rozen y Buchman (1990) y Rozen (1991 y 1992).

**Predefecación.** Se define como el periodo de vida entre la eclosion del huevo y hasta la etapa anterior al inicio de la defecación. En esta etapa, las larvas se alimentan activamente y presentan variación en el tamaño, desde larvas con talla similar al huevo, con coloración blanquecina hialina y longitud de 7 mm y líneas intersegmentales muy marcadas (Fig. 15-A) a larvas de tamaños mayores que presentaron cuerpo robusto con segmentos redondeados lisos, de coloración

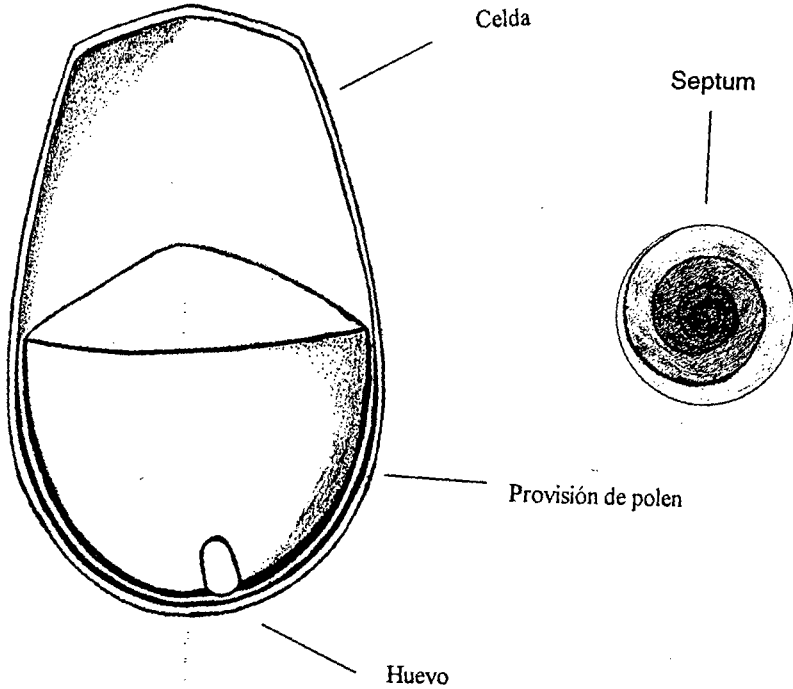


Figura 14. Posición del huevo con respecto a la provisión de polen en la celda. En esta gráfica también se muestra la forma del "septum" de las celdas.

blanquecina (Fig. 15-B). Las larvas más grandes presentan las líneas intersegmentales poco marcadas, con tubérculos pequeños en la parte dorsal del cuerpo, los espiráculos torácicos y abdominales son claramente visibles (Fig. 15-C).

**Defecación.** Este período se inicia en el momento en que la larva comienza a defecar y termina cuando la larva deja de hacerlo. En esta etapa las larvas van pegando sus heces fecales sobre las paredes de la celda, formando una delgada capa amarillenta de consistencia dura.

Las larvas en este estadio son robustas y de coloración amarillenta, la longitud de su cuerpo alcanza 24.8 mm (Fig. 15-D). Su cuerpo presenta tubérculos dorsolaterales, las líneas intersegmentales no están bien marcadas, los espiráculos torácicos y los del cuerpo se observan agrandados, la cabeza es pequeña en relación al tamaño del cuerpo, siendo más ancha que larga, las prominencias antenales se encuentran bien desarrolladas, el disco antenal y la papilla antenal son grandes.

**Posdefecación.** Este período comienza al terminar la defecación y concluye al iniciar el estadio de pupa. En esta etapa la larva presenta varios cambios y su actividad se reduce al máximo, su cuerpo se hace más corto y robusto.

La coloración de la larva en posdefecación es amarillenta, siendo más intenso el color de la cabeza, la forma del cuerpo es recurvado y robusto, con una longitud que alcanzó 22.5 mm, desde la cabeza al ano, las líneas intersegmentales son muy claras (Fig. 15-E), la larva madura presenta cabeza pequeña con respecto al cuerpo, la cápsula es más ancha que larga, medida desde la cima del vertex a el margen clipeal en vista frontal. Las prominencias antenales son claramente visibles, las papillas antenales grandes y el disco antenal pequeño (Fig. 16), la larva es robusta con tubérculos dorsales poco pronunciados, el integumento es de apariencia lisa, sin espículas o cerdas. Las líneas intersegmentales son muy marcadas, el área perianal es casi circular y el carácter sexual es indistinguible (Fig. 16). La larva en posdefecación produce una seda, con la cual recubre la celda, formando una bolsa dentro de la cual se mantiene limpia, libre de excremento. Al destapar las celdas, se puede observar y sentir esta capa de consistencia muy parecida a una capa de pintura, que tiene una coloración amarillenta producida por las heces fecales.

Cabe mencionar que algunos días después de que las abejas iniciaron la aprovisión de sus nidos, se escavaron algunos y se encontraron larvas en diferentes estadios. Las celdas que se

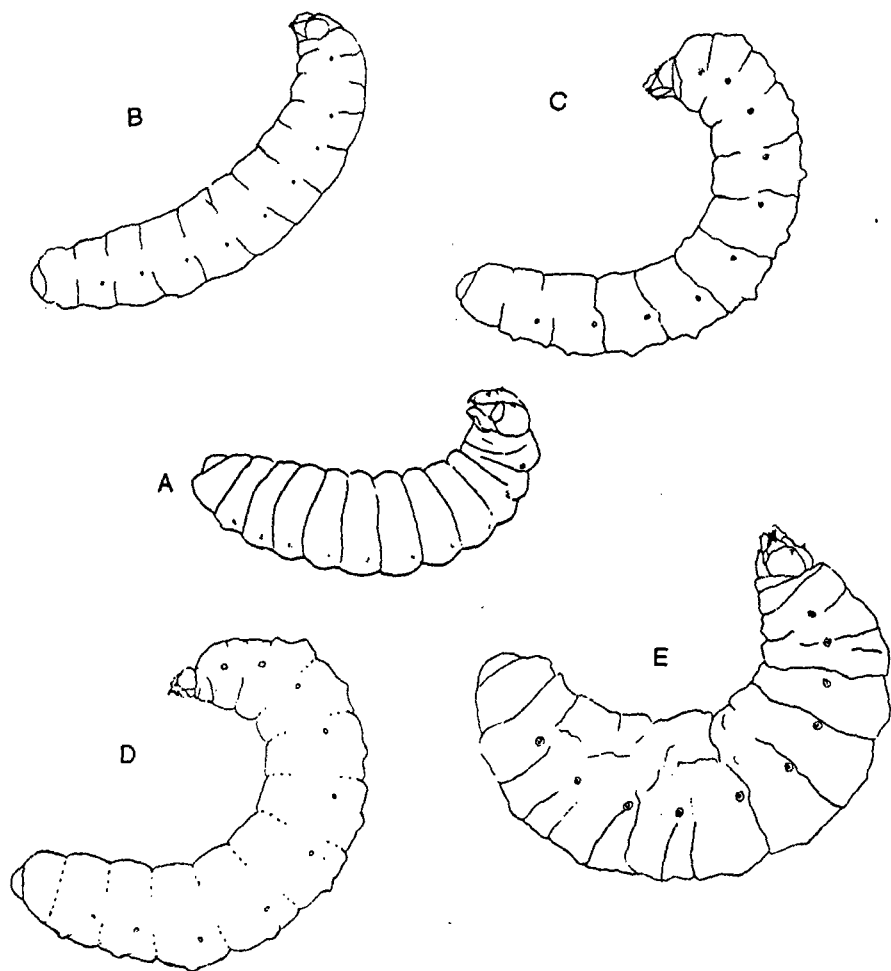


Figura 15. Larvas *D. knabiana*. A, Primer estadio (7 mm long.); B, Larva juvenil de estadio predefecación (14.3 mm long.); C, larva en predefecación (19.2 mm long.); D, Larva en defecación (29.8 mm long.); E, Larva en posdefecación (22.5 mm long.).

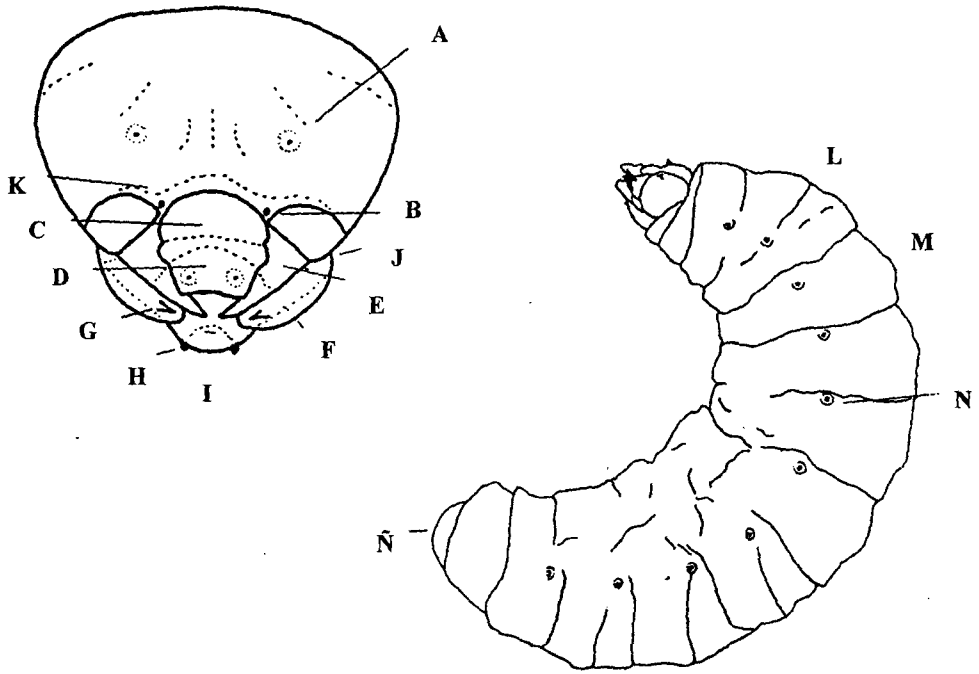


Figura 16. Larva en posdefecación de *D. knabiana*. Cabeza, A, Antena, papila antenal; B, Agujero tentorial anterior; C, Clipeo; D, Labro; E, Mandíbula; F, Maxila; G, Palpó maxilar; H, Palpó labial; I, Labio; J, Sutura hypostomal; K, Sutura epistomal. Cuerpo, L, Protorax; M, Metatorax; N, Espiráculos; Ñ, Ano.



encontraban a mayor profundidad contenían larvas en estado de posdefecación y las más cercanas a la superficie contenían larvas en estado de defecación y predefecación, y en algunos casos huevos.

Las larvas que fueron transportadas vivas al laboratorio para su posterior observación, murieron en su mayoría, solo las larvas en estado de posdefecación presentaron un poco más de resistencia, logrando sobrevivir poco más de seis meses, en este tiempo las larvas presentaron cambios en la consistencia y coloración del integumento. Solo una de estas larvas fabrico una especie de capullo muy delgado con una seda muy fina.

### 7.8.3. Pupas

El estado de pupa es la última etapa del desarrollo de la abeja antes de su emergencia, este estado se inicia posteriormente al estado prepupal, en el cual la abeja es aún muy similar a una larva adulta (posdefecación). El estado pupal es característico porque durante este, el individuo adquiere muchos de los rasgos del adulto. Durante este estado el integumento es en principio blanquecino y se torna cada vez más oscuro, esto último poco antes de la emergencia. La longitud de la pupa desde la cabeza hasta el ano es de 14.2 mm.

La descripción de la pupa es la siguiente: **Cabeza:** Integumento no espiculado, setas ausentes, antenas con tubérculos excepto en el pedicelo, vértex sin tubérculos, tubérculos ocelares ligeramente desarrollados. Galea larga, con pequeños tubérculos. **Mesosoma:** Integumento no espiculado y sin setas, mesoscuto con protuberancias y un surco hacia la parte media. Tégula tuberculada. Alas sin protuberancias. Patas anteriores con coxas agudas y abultamientos moderados, trocanter con tubérculo apical pequeño. Patas medias con coxa moderadamente pequeña, el resto de las patas sin tubérculos. Patas posteriores sólo con unas protuberancias pequeñas en las tibias. **Metasoma:** Integumento no espiculado. Terguito I con pelos pequeños, terguitos II al VII con banda transversal de espículas pequeñas, cerca del margen apical (Fig. 17).

Las pupas fueron colectadas el 14 de junio de 1995 en la agregación AN, días antes de la emergencia.

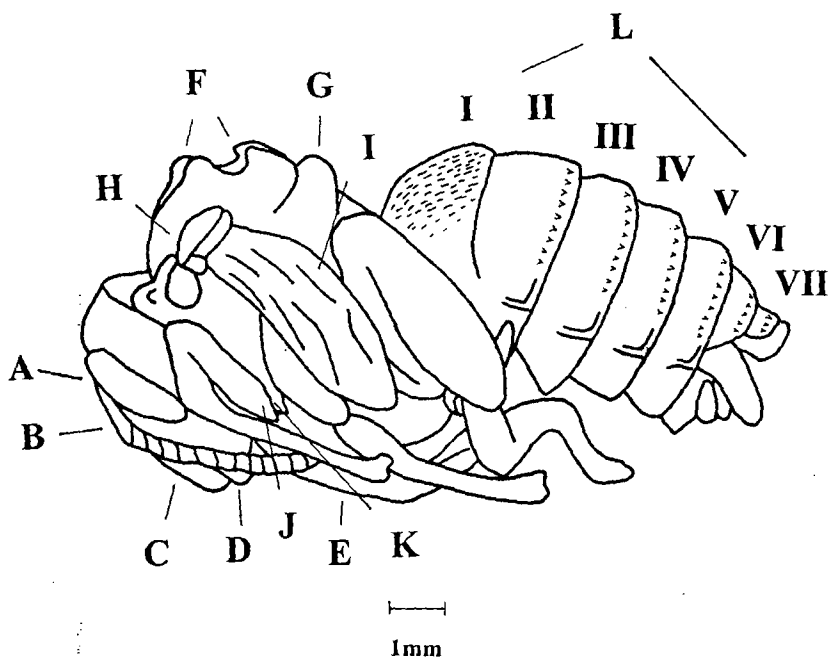


Figura 17. Esquema de la pupa de *D. knabiana*. A, ojo compuesto; B, pedicelo antenal; C, labrum; D, mandíbula; E, galea; F, tubérculos; G, Scutellum; H, tégula; I, ala; J, trocanter; K, tubérculo coxal; L, terguitos.

## 7.9. MORFOMETRIA DE ADULTOS

El análisis morfométrico se basó en ocho medidas tomadas de 9 machos y 25 hembras, con el propósito, de comparar la variación en el tamaño de varias estructuras corporales, para observar las diferencias entre individuos, tanto de un mismo sexo como entre los dos sexos. Las variables incluyeron ocho medidas de la cabeza y el cuerpo. Para la elaboración del análisis morfométrico se realizó una prueba de t-studens.

Entre machos y hembras se presenta un claro dimorfismo, con diferencias significativas entre los sexos, como lo muestran seis de las ocho medidas tomadas. Los resultados presentados en el Cuadro 4, muestran una diferencia notable entre los sexos, aceptándose con ello la hipótesis alternativa  $M1 \neq M2$ , y rechazándose la hipótesis nula  $M1 = M2$ . Las hembras presentan estructuras de mayor tamaño en comparación con los machos. En las figuras 18 y 19, se presentan histogramas de frecuencia de algunas de las medidas para ambos sexos, en las que se observan las diferencias morfométricas significativas.

Cuadro 4. Resultados del análisis morfométrico aplicado a hembras y machos de *Diadasia knabiana*, se muestra la media para cada uno de los sexos y la significancia encontrada (con la prueba de t-studens).

Abreviación	Estructura	$\bar{x}$ ♂	$\bar{x}$ ♀	Significi.
DIM	Distancia Intermandibular	3.044	3.300	0.025
LM	Longitud de la Mandíbula	1.978	2.367	0.074
LO	Longitud del Ojo	2.656	2.944	0.010
DOV	Dist. desde el Ocelo Medio a el Vertex de la Cabeza	0.936	0.724	0.003
DOM	Dist. desde el Ocelo Medio a el Margen Anterior del Labrum.	3.633	3.911	0.033
DIT	Distancia Intertegular	3.511	3.767	0.019
LAA	Longitud del Ala Anterior	12.033	12.189	0.711
LTT	Longitud de la Tibia Trasera	2.511	2.389	0.427

Las abejas, presentan diferentes patrones de coloración en ambos sexos. Las hembras se caracterizan por su pubescencia café-amarillenta en el tórax, el abdomen es negro con líneas transversales de color crema y las patas presentan la misma coloración que el tórax. En contraste los machos presentan pubescencia densa en el tórax, de color gris y el abdomen es negro con líneas transversales en crema, presentando en el primer y segundo segmento abdominal pubescencia gris, la coloración de sus patas es igual a la del tórax.

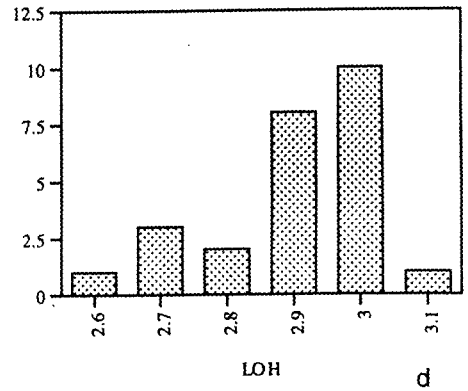
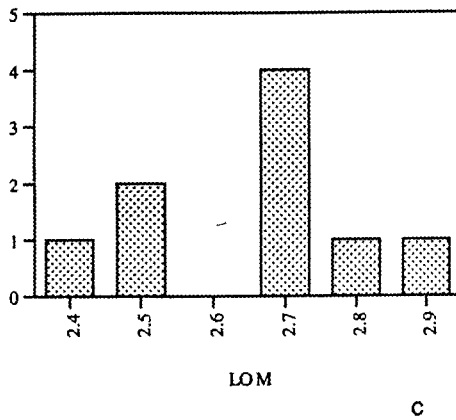
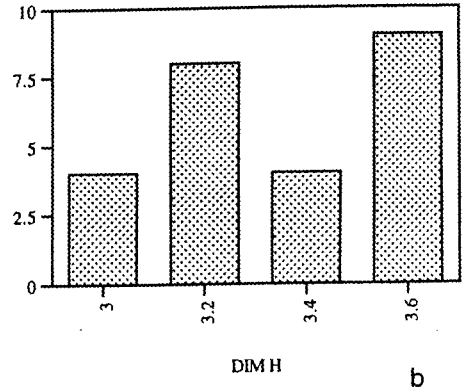
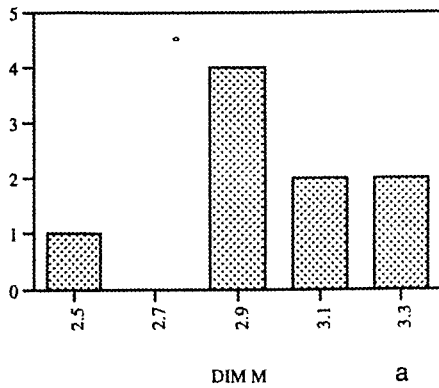


Figura 18. Histogramas de las medidas de estructuras de hembras y machos, el significado de las siglas se presenta en el cuadro 4.

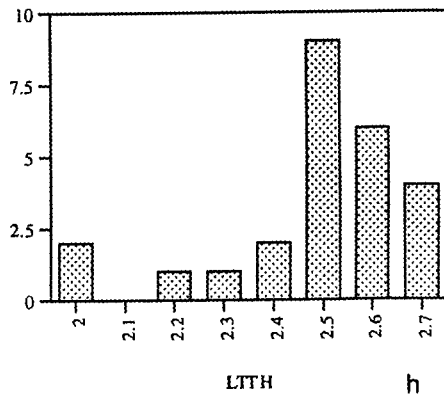
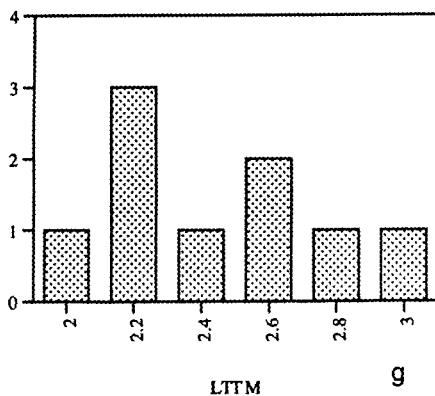
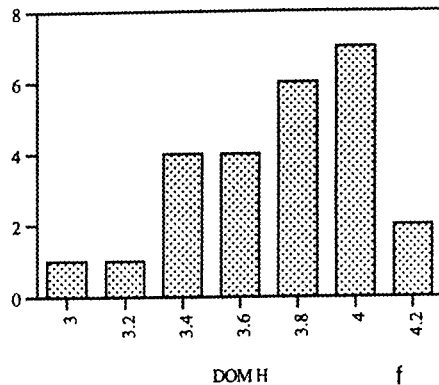
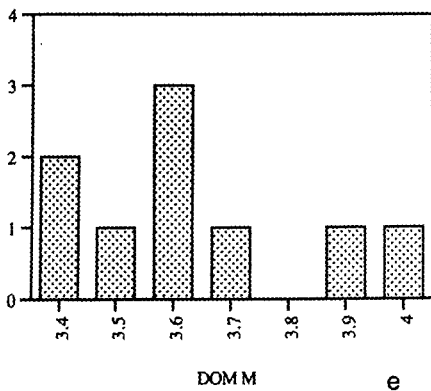


Figura 19. Histogramas de las medidas de estructuras de hembras y machos, el significado de las siglas se presenta en el cuadro 4.

## 7.10. PARÁSITOS

Las abejas son atacadas por parásitos y depredadores, principalmente durante los estadios larvarios, ya que en esta etapa la abeja se encuentra más indefensa. Los parásitos más frecuentemente observados en las áreas de agregación de *D. knabiana* son himenópteros de la familia Mutilidae. Varias hembras fueron vistas entrando a nidos, de estas se colectaron algunos ejemplares que fueron determinados como especies del género *Dasymutilla*, se encontraron rastros de polen sobre su cuerpo, lo cual puede indicar que ellas logran llegar hasta las celdas del nido. Es conocido que los mutilidos son parásitos de *Diadasia* (Ordway, 1984). También fueron observados varios machos mutilidos, patrullando sobre los nidos, en busca de hembras para copular y se observaron varios apareamientos sobre las agregaciones.

En nidos excavados en los últimos días de agosto, se encontraron varias celdas atacadas por hongos, ascendiendo a 20.3 % del total de celdas registradas. Por lo que se considera que los hongos pueden ser los principales causantes de mortalidad de *D. knabiana*, durante sus primeros estadios.

Se encontró también gran número de acaros de la familia Acaridae sobre las paredes de las celdas y el integumento de varias larvas, principalmente en etapa de predefecación. Varias larvas adultas se llevaron al laboratorio observando una gran cantidad de acaros sobre su cuerpo. A mediados de junio de 1995 se colectó una prepupa y una pupa, ambas tenían acaros sobre su integumento. Todos los acaros encontrados sobre larvas y pupas de *D. knabiana* son de la familia Acaridae.

## 8. DISCUSION

Al igual que en otros organismos, en las abejas los hábitos alimenticios juegan un papel muy importante en la evolución y especiación. Las larvas se alimentan de polen y un néctar extraído de las flores por las abejas hembras. Las flores proveen de alimento a los adultos, son también un sitio de apareamiento de muchas especies y en donde pasan la noche los machos (Linsley, 1958). De todas estas funciones la recolección de polen por hembras para la provisión de sus nidos, es quizá la función más importante realizada por ellas sobre las flores, aunque la búsqueda de hembras por machos puede ser igualmente importante.

*D. knabiana* se caracteriza por ser una abeja especialista de *O. excelsa* para el área de estudio. El análisis de las cargas de polen, removido de varias abejas, revela que todos los individuos recolectaron solo un tipo de polen, el examen microscópico mostró que es también el mismo tipo de polen que está presente en las celdas. La especialización por una fuente de alimento es poco común por lo que se puede considerar como una característica importante de esta especie. Se conocen a la fecha cinco especies de *Diadasia* que colectan polen y néctar de las flores de *Opuntia*, como son, *D. rinconis* (Ordway, 1987), *D. opuntia* (Ordway, 1984), *D. olivacea*, *D. australis californica* (Linsley y MacSwain, 1957) y *D. knabiana*. Sin embargo, la constancia floral presentada por *D. knabiana* es única, ya que las otras cuatro especies mencionadas son oligolécticas (forrajean desde varias especies de plantas) (cuadro 5).

El número de generaciones por año mostrado por abejas y otros organismos aparentemente tiene una relación muy estrecha con la floración de las plantas de alimentación y el número de especies de plantas a las que llegan los organismos. En este caso *D. knabiana*, obtiene alimento de *O. excelsa*, una cactacea que florece una vez al año en la costa de Jalisco, precisamente durante el período de actividad de esta abeja. Mientras que *D. rinconis* y *D. afflictata* son especies oligolécticas, que forrajean sobre diferentes especies de plantas, que florecen en diferentes épocas del año, haciendo posible que tengan alimento durante sus dos períodos de actividad (Ordway, 1987) (cuadro 5).

El tiempo de manejo presentado durante la actividad en flores muestra una variación amplia, posiblemente por las interacciones libradas entre varias abejas y otros insectos que obtienen alimento de *O. excelsa*. Existe otra especie de abeja, que es especialista de la misma



planta, *Perdita pipiyolin* Snellin y Danfort (Andrenidae), la cual representa competencia por el recurso alimenticio para *D. knabiana*, así como algunos abejorros y varios coleopteros. La planta recibe también un amplio número de especies generalistas, entre las que destacan las abejas carpinteras, los meliponinos y algunos halictidos (Ayala, com. pers.).

La actividad diurna de las hembras sobre las plantas de alimentación se presenta de las 9:00 hr a las 15:00 hr, mientras que en los sitios de agregación, varias hembras regresan al nido con cargas de polen después de las 15:00 hr, esto se puede explicar porque algunas de las flores que están ocultas entre la vegetación abren más tarde.

Ordway (1987) reporta para machos *D. rinconis* una conducta reproductiva similar a la observada en machos de *D. knabiana*. Los machos forman conglomerados sobre nidos y luchan intensivamente por conseguir a la hembra. Otras especies de *Diadasia* se aparean sólo sobre flores como son *D. angusticeps* (Linsley y MacSwain, 1957) y *D. opuntia* (Ordway, 1984). La preferencia mostrada por los machos *D. knabiana* en usar como sitios de apareamiento las áreas con nidos, puede deberse a varios factores, uno de ellos puede ser el gasto de energía que implica trasladarse a los sitios de forrajeo, resultando más económico energéticamente patrullar sobre las agregaciones, con la ventaja de que emergen primero que las hembras en una clara protandria, lo que permite capturar a las hembras al emerger. Una de las ventajas de estas preferencias por sitios para el apareamiento, es la competencia interespecífica desarrollada por el gran número de machos presentes en las agregaciones, que interactúan constantemente por las hembras (Thornhill y Alcock, 1983).

La selección de sitios de anidación por las hembras, puede estar basada en varios factores: disponibilidad del alimento, lugares en los cuales el acceso a las plantas de alimento no implique desplazamientos muy largos, con el consiguiente ahorro de energía. Las características del suelo, también pueden ser otro factor importante, los sitios de agregación estudiados presentaron características semejantes, como son: suelo duro y compacto, grano medianamente fino y pocas rocas.

La conducta de anidación y arquitectura de nidos, aunque es similar a la de otras especies de *Diadasia* es distintiva en algunos rasgos, particularmente en la forma de las chimeneas y en la disposición de las celdas en serie.

Las chimeneas de otras especies de *Diadasia*, son construidas verticalmente en el centro del montículo (Linsley y MacSwain, 1957; Eickwort *et al.*, 1977), mientras que *D. knabiana* construye las chimeneas sobre un pequeño montículo (túmulo), en el cual uno de los lados, el opuesto a la entrada, tiene mayor inclinación. Un comportamiento importante observado en *D. knabiana* es el hecho de que reconstruye las chimeneas, de las entradas cuando son destruidas, este comportamiento es un rasgo que comparte en común con otras especies como son, *D. enavata*, *D. bituberculata* (Adlakha, 1969) y *D. diminuta* (Eickwort *et al.*, 1977).

North y Lillywhite (1980) sugieren que la función principal de una chimenea es prevenir la entrada de partículas del suelo por el viento o el agua de las lluvias. La función de las chimeneas es incierta, esta quizá protege de la lluvia y los parásitos, o tal vez, es una marca que permite el reconocimiento y orientación de las hembras hacia los nidos (Linsley, 1958; North y Lillywhite, 1980; en Roubik, 1989). Aparentemente la chimenea no defiende al nido de los mutillidos, que fácilmente entran cuando la abeja sale a coleccionar polen. Otras abejas de la misma tribu, como es el caso de *Anthophora abrupta* (Norden, 1984), presenta chimeneas similares y también son parasitadas por Mutillidos

Los nidos de *D. knabiana* sólo difieren de los de otras especies en la manera en que son distribuidas las celdas, en relación al túnel principal. El tipo "L" de túnel principal es característico de *D. luzi*, *D. afflicta*, *D. olivacea* y *D. opuntia*, la especie estudiada no presenta este tipo de túnel y su forma es vertical. La disposición de las celdas en series lineales, parece ser una característica del género *Diadasia*, ya que este tipo de arquitectura a sido reportada para varias especies, entre ellas podemos mencionar a *D. opuntia*, *D. a. californica*, *D. enavata*, *D. mexicana*, *D. olivacea*, *D. vallicola* y *D. consociata*, entre otras. En nidos de *D. knabiana*, las series se encuentran dispuestas al final del túnel principal, en sentido casi vertical.

Un problema de muchos grupos de abejas que anidan en el suelo y de *Diadasia* en particular, es el desarrollo de hongos en las celdas. Linsley *et al.*, (1952a) comenta que "no es extraño encontrar el 50% o más de las celdas atacadas", el 26% del total de las celdas de *D. knabiana* contenía hongos, por lo que considero es una de las principales causas de mortalidad de esta especie. Las celdas presentan un impermeabilizante, una secreción de la glándula D'ufort (Roubik, 1989), colocada por las hembras en las paredes de las celdas, posiblemente para

protegerlas de la humedad del suelo, pero al parecer este impermeabilizante no defiende por completo las celdas, considerando los ataques por hongos.

La actividad de anidación de *D. knabiana* presenta gran similitud con la de *D. opuntia* (Ordway, 1984) y con *Anthophora abrupta*, (Norden, 1984), esta última aunque de género diferente, tiene una conducta similar, éstas realizan aproximadamente 12 viajes por polen para abastecer una celda, con una duración aproximada por viaje de 9 a 12 min, alternando su fase de aprovisionamiento con la fase de construcción. Al final de su actividad estacional, ambas abejas clausurarón su nido con suelo de los montículos y chimeneas. *D. diminuta* (Eickwort *et al.*, 1977) y *D. rinconis* (Ordway, 1987) también clausurarón sus nidos al terminar su actividad, agrandando el tamaño del diámetro de la superficie del túnel.

El genero *Dasymutilla* fue de los parásitos mas comúnmente observados sobre nidos de *D. knabiana*. Varias especies de *Diadasia* son parasitadas por mutillidos, algunas de ellas son, *D. bituberculata*, *D. vallicola* (Linsley y MacSwain, 1957), *D. diminuta* (Eickwort *et al.*, 1977) y *D. opuntia* (Ordway, 1984). Las especies *D. diminuta* y *D. opuntia*, al igual que *D. knabiana* son parasitadas por mutillidos del género *Dasymutilla*. Otras especies de géneros emparentados filogenéticamente con *Diadasia*, son también parasitados por la familia *Mutillidae*, como son los casos de *Anthophora*, *Melitoma* y *Ptilothrix* (Roubik, 1989).

En la disposición de larvas de distinto sexo en los nidos, las hembras son colocadas en las celdas más profundas y los machos en las superficiales. La determinación del sexo, está dada por la fertilización de huevos, de tal forma que huevos fertilizados resultan en hembras y huevos sin fertilizar en machos (Michener, 1974).

Las larvas completan su desarrollo larvario días antes de la emergencia pasando por un período corto en estado de prepupa y pupa, manteniéndose como adultos dentro de las celdas uno o dos días antes de emerger. Los machos son los primeros en emerger por encontrarse más cerca de la superficie, ayudando esto a la protandria.

Como en otras especies de *Diadasia*, las larvas depositan una capa de materia fecal sobre la superficie interior de la celda, que es enseguida cubierta por una secreción sedosa brillante. En larvas *D. knabiana*, el inicio de la depositación de esta capa, comienza antes de que la larva complete su estado de defecación. Esta conducta se observa también en *D. opuntia* (Ordway,

1984), *D. diminuta* (Linsley y MacSwain, 1957) y *D. enavata* (Adlakha, 1969).

El desarrollo y historia de vida de *D. knabiana* es similar a los reportados para *D. opuntia* (Ordway, 1984), *D. consociata* (Linsley et al., 1952a) y *D. bituberculata* (Linsley et al., 1952b), que completan su desarrollo larvario en estado de diapausa (como prepupa) y terminan su desarrollo en la primavera.

La descendencia por hembra tiene un promedio de 7.1 individuos ( $n=9$ ), con rangos de 2 a 12, mientras que en *D. opuntia*, la descendencia es de 11.5 individuos en promedio ( $n=11$ ) con un rango de 7 a 15 (Ordway, 1984) y la descendencia de *Anthophora abrupta* es de 7 individuos (Norden, 1984).

En el cuadro 5 se mencionan algunos aspectos de la biología de varias especies de *Diadasia*, mencionando características propias de cada una de ellas, como son, localidad, época del año en que fueron encontradas, plantas de alimento, formas de vida, generaciones por año, sitios de apareamiento y parásitos que las atacan, también se menciona a *D. knabiana* para comparar las diferencias y similitudes de conducta con otras especies del mismo género.

En la figura 20 se esquematizan algunos de los aspectos más importantes de la biología de *D. knabiana*. La gráfica muestra los períodos de mayor actividad (las partes más anchas de las barras) para cada uno de los puntos mencionados. El pico actividad para machos se presentó a principios del mes de julio, cuando la abundancia de hembras es relativamente pequeña. En los últimos días del mes de julio, se observaron los últimos machos, para este tiempo la mayor parte de las hembras ya habían copulado y se encontraban en su máxima actividad de anidación.

Esta figura conjunta los eventos que ocurren en la vida de adulto de las abejas *D. knabiana*, con los tiempos que ocupa en distintas actividades, entre estas la reproducción y la anidación.

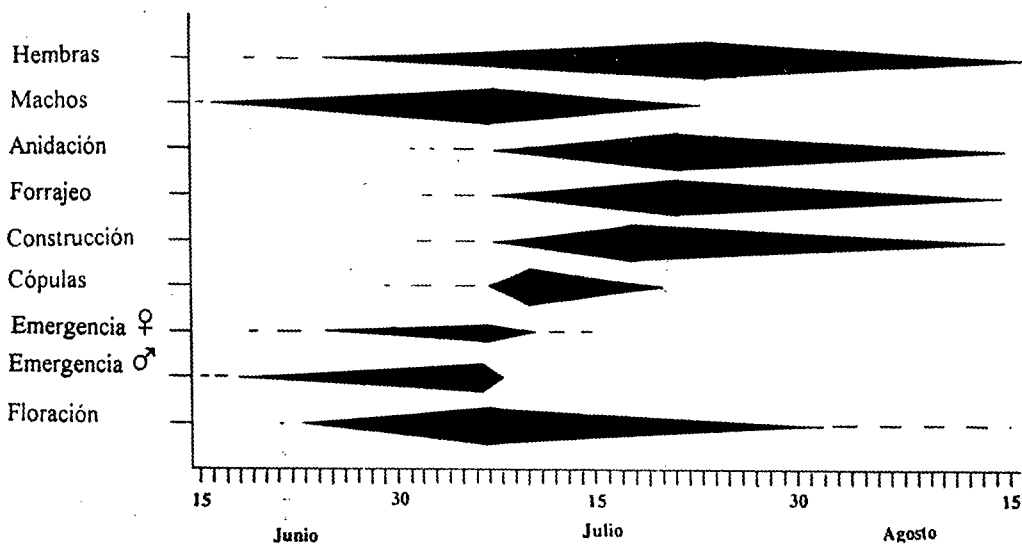


Figura 20. Algunos aspectos de la biología de *D. knabiana* durante su periodo estacional en 1994. La gráfica muestra los periodos de mayor y menor actividad para cada uno de los eventos.

Cuadro 5. Aspectos de la biología y comportamiento de varias especies de *Diadasia*. Tomado de Linsley y MacSwain (1957), Eickwort *et al.*, (1977), Timberlake (1939, 1940, 1941) y Ordway (1984, 1987).

Especie de <i>Diadasia</i>	Formas de vida	Sitio de cópula	Planta de alimento	Gen. por año	Localidad	Mes del año	Parásito
<i>a. californica</i>			<i>Opuntia, etc.</i>		California	abril, junio, agosto	
<i>afflicta</i>	Gregaria		<i>Convolvulus Sphaeralcea</i>	2	Texas	mayo, agosto	
<i>angusticeps</i>		Flores	<i>Clarkia, etc.</i>		California	julio	
<i>bituberculata</i>			<i>Convolvulus</i>		California		<i>Rhipiphorus</i>
<i>consociata</i>	Gregaria						<i>Rhipiphorus</i>
<i>dimimuta</i>	Gregaria		<i>Sphaeralcea</i>		Nuevo México	agosto, septiembre	<i>Dasymutilla</i>
<i>enovata</i>			<i>Helianthus</i>		California	noviembre	<i>Bombylide</i>
<i>knabiana</i>	Gregaria	Nidos y flores	<i>Opuntia excelsa</i>	1	Jalisco, México	junio, julio, agosto	<i>Dasymutilla</i>
<i>lutzi lutzi</i>			<i>Sphaeralcea</i>		Nuevo México	septiembre	
<i>mexicana</i>	Dispersa		<i>Convolvulus Sphaeralcea</i>		Zacatecas, México	agosto	
<i>nigrifrons</i>	Gregaria		<i>Sidalcea</i>		California	junio	
<i>olivacea</i>	Gregaria		<i>Sphaeralcea</i>		Zacatecas N. Méx.	agosto septiembre	<i>Rhipiphorus</i>
<i>opuntia</i>	Gregaria	Flores	<i>Opuntia</i>	1	Arizona	mayo, junio	<i>Dasymutilla</i>
<i>rinconis</i>	Gregaria	Nidos y flores	<i>Opuntia</i>	2	Arizona	abril, junio agosto	<i>Dasymutilla</i>
<i>vallicola</i>	Gregaria				California	marzo, abril	<i>Rhipiphorus</i>

## 9. CONCLUSIONES

1. Las abejas *D. knabiana* presentan una generación por año. Su período de actividad estacional en 1994 fue de alrededor de 60 días entre los meses de junio y agosto, presentando actividad diurna de las 7:30 a las 15:00 horas. Durante este tiempo las abejas realizaron actividades principalmente de reproducción, obtención de recursos, construcción de nidos y aprovisionamiento de celdas.
2. La descendencia anual, por cada hembra es en promedio de 7 individuos.
3. Las hembras reutilizan sitios de agregación y nidos viejos, pero no usan las celdas viejas.
4. Los machos buscan hembras en áreas de agregación y emergencia, así como sobre las flores en las plantas de alimentación. Las hembras son monandiarias. La cópula dura de 7 a 50 segundos.
5. Los nidos se caracterizan por presentar una chimenea en la entrada, con un túnel vertical, el cual termina en varias series de celdas. Las hembras construyen un nido durante su período estacional y provisionan en promedio 7.1 celdas. Para la provisión de cada una de sus celdas realizan de 10 a 12 viajes por polen, abasteciendo de una a dos celdas por día. Estas abejas son monoléticas de las flores de *Opuntia excelsa* en el área de la estación.
6. Por los datos obtenidos sobre la actividad de construcción de nidos y reproducción, se puede decir que las abejas tienen un promedio de vida como adultas de 16 días.
7. Los parásitos más comúnmente encontrados en los nidos de *D. knabiana* son mutilidos del género *Dasytilla*. El 26.5 % de las celdas son atacadas por hongos, sobre todo cuando las larvas se encuentran en sus primeros estadios. Por el porcentaje tan alto de celdas contaminadas, posiblemente los hongos son los parásitos que causan mayor mortalidad de larvas.
8. Las abejas cambian de huevo a larva en posesión en pocos días, y se mantienen en estado

de diapausa, siendo prepupas hasta el próximo verano, unos días antes de emerger cambian al estado adulto, permaneciendo en sus nidos alrededor de dos días.



## 10. LITERATURA CITADA

- Adlakha, R. L. 1969. A systematic revision of the bee genus *Diadasia* Patton in America north of Mexico (Hymenoptera, Anthophoridae). in Eickwort, G. C., K. R. Eickwort, and E. G. Linsley. 1977. Observations on Nest Aggregations of the Bees *Diadasia olivacea* and *D. dimimuta* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 50 (1): 17 pp.
- Alcock, J. 1978. The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. *Zoological Journal Linnaeus Society London*, 64: 293-326.
- Ayala, R. 1988. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 77:395-493.
- Ayala, R., T. Griswold and S.H. Bullock. 1993. The native bees of Mexico, in Ramamoorthy T. P., R. Bye, A. Lott and J. Fa. *Biological Diversity of Mexico, Origins and Distribution*. New York, Oxford university, pp.179-228.
- Batra, S. W. T. 1984. Solitary Bees. *Scientific American*, 259:120-127
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela Jalisco and trends in the South Coastal Region of México. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology*, 36:297-316.
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomologica Mexicana*, 77:5-17.
- Cambra, T. R. and D. Quintero. 1992. Velvet Ants of Panama: Distribution and systematics (Hymenoptera, Mutillidae). in Quintero, D. and A. Alello, *Insects of Panama and Mesoamerica, Selecte Studies*. Oxford Science Publications, pp 459-478.

- Eickwort, G. C., K. R. Eickwort, and E. G. Linsley. 1977. Observations on nest aggregations of the bees *Diadasia olivacea* and *D. diminuta* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 50(1): 17 pp.
- Frankie, G. W., and S. B. Vinson 1976. Foraging behavior of solitary bees: Implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *Journal of Ecology*, 64:1049-1057.
- Frankie, G. W., W. A. Haber, P. A. Opler, & K. S. Bawa 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. in Jones C. E. and R. J. Little, eds. *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. pp. 411-448.
- Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, 171:203-205.
- Krombein, K. V. 1967. *Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests and associates*. Smithsonian Press, Washington, D. C.
- Krombein, K. and P. Hurd 1979. *Catalog of hymenoptera in America North of Mexico*, volume 2, Smithsonian Institution Press Wash, 1199-2209 pp.
- Linsley, E. G. 1958. The ecology of solitary bees. *Hilgardia*, 27:543-599.
- Linsley, E. G., J. W. MacSwain and R. F. Smith 1952a. Outline for ecological life histories of solitary and semi-social bees. *Ecology*, 33(4):558-567.
- Linsley, E. G., J. W. MacSwain, and R. F. Smith. 1952b. The bionomics of *Diadasia consociata* Timberlake and some biological relationships of Emphorine and Anthophorine bees. *University of California Publication Entomological* 9: 267-290.

- Linsley, E. G., and J. W. MacSwain 1957. The nesting habits, flower relationships, and parasites of some North American species of *Diadasia* (Hymenoptera: Anthophoridae). *The Wasmann Journal of Biology*, 15(2):199-235.
- Linsley, E. G., and J. W. MacSwain 1958. The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Evolution*, 12:219-223.
- Lott, E. J. 1985. *Listados florísticos de México*. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología UNAM. 47 pp.
- Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco, Mexico. *Occasional papers of the California Academy of Sciences*. Department of Botany and Plant Sciences, University of California, Riverside, California, 148:1-60.
- McGregor, S. E. 1976. Insect pollination of cultivated crop plants. *Agriculture Handbook* No. 496. Agricultural Research Service United States Department of Agriculture.
- Michener, C. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny and classification of bees (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 82: 153-326.
- Michener, C. D. 1965. A classification of the bees of the Australian and South Pacific Regions. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 130: 1-362.
- Michener, C. D. 1974. *The social behavior of the bees, a comparative study*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 404 pp.
- Norden, B. B. 1984. Nesting Biology of *Anthophora abrupta* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomology Society*. 57(2): 243-262.

- North, F. and H. B. Lillywhite. 1980. The function of burrow turrets in a gregariously nesting bee *Diadasia bituberculata*. *Southwestern Naturalist* 25: 373-378.
- Ordway, E. 1984. Aspects of the nesting behavior and nest structure of *Diadasia opuntia* Cockerell, (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 57(2) 216-230.
- Ordway, E. 1987. The life History of *Diadasia rinconis* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of The Kansas Entomological Society*, 60(1):15-24.
- O'Toole, C. and A. Raw 1991. *Bees the World*. Facts on File, Inc., New York, Oxford 192 pp.
- Roig-Alsina, A. and C. D. Michener 1993. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera:Apoidea). *The University of Kansas Science Bulletin*, 55(4):123-173.
- Roubik, D. W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees* Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge University Press, 514 pp.
- Rozen, J. G. 1991. Biology and larvas of the Cleptoparasitic Bee *Townsendiella pulchra* and Nesting Biology of Its Host *Hesperapis larreae* (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates*, 3005, 11 pp.
- Rozen, J. G. 1992. Biology of the bees *Ancylandrena larreae* (Andrenidae: Andreninae) and its cleptoparasite *Hexepeolus rhodogyne* (Anthophoridae: Nomadinae) with a review of egg deposition in the Nomadinae (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates*, 3038:1-15.
- Rozen, J. G. and S. L. Buchmann 1990. Nesting biology and immature stages of the bees

*Centris caesalpiniae*, *C. pallida*, and the cleptoparasite *Ericrocis lata* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae). *American Museum Novitates*, 2985:30.

Sánchez, R. G. 1993. *I. Datos climaticos de la Estación de Biología Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México. Sin publicar.

Stephen, W. P., G. E. Bohart, and P. F. Torchio 1969. *The biology and external morphology of bees, with a synopsis of the genera Northwestern America*. Agricultural Experiment Station, Oregon State University, Corvallis, 140 pp.

Thornhill, R. and Alcock, J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, and London, England, 547 pp.

Timberlake, P. H. 1939. New species of the genus *Diadasia* from California (Hymenoptera, Apoidea). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 34(1): 11-16.

Timberlake, P. H. 1940. New species of bees of the genus *Diadasia* from California (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 35(1): 22-30.

Timberlake, P. H. 1941. Synoptic table of North American species of *Diadasia* (Hymenoptera, Apoidea). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 36(1): 2-11.

Toro, H., E. Chiappa, L. Ruiz, y V. Cabezas 1991. Comportamiento reproductivo de *centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). I Parte. *Acta Entomológica Chilena*, 16: 97-112.



Centro Universitaria de Ciencias Biológicas y Agropecuarias  
División de Ciencias Biológicas y Ambientales  
Biología

14/11/94

C. MARIA EUGENIA GUARDADO TORRES  
P R E S E N T E . -

Manifiestamos a usted, que con esta fecha ha sido aprobado el tema de tesis "ALGUNOS ASPECTOS DE LA HISTORIA NATURAL DE Diadasia knabiara COCKEFELL (HYMENOPTERA: ANTHOPHORIDAE), EN LA ESTACION DE BIOLOGIA CHAMELA (IBURAM), JALISCO, MEXICO" para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicha tesis el M. en C. Ricardo Ayala Barajas.

C.U.C.B.A.



DIV. DE CS.  
BIOLOGICAS Y  
AMBIENTALES

A T E N T A M E N T E  
"PIENSA Y TRABAJA"

Las Agujas Zapopan, Jal. 29 de Noviembre de 1994  
EL DIRECTOR

DR. FERNANDO ALFARO BUSTAMANTE

EL SECRETARIO

BIOL. GUILLERMO BARBA CALVILLO

c.c.p.- El M. en C. Ricardo Ayala Barajas, Director de Tesis.-pte.

c.c.p.- El expediente del alumno

FAB/GSC/cglr.

**C.  
DIRECTOR DE LA DIVISION DE  
CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES  
DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA  
P R E S E N T E**

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó el (la) pasante:

Maria Eugenia Guardado Torres

con el título: ALGUNOS ASPECTOS DE LA HISTORIA NATURAL DE Diadasia knabiana Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae). EN LA ESTACION DE BIOLOGIA CHAMELA (IBUNAM), JALISCO MEXICO.

Consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para su autorización de impresión y en su caso programación de fecha de exámenes de tesis y profesional respectivos.

Sin otro particular, agradecemos de antemano la atención que se sirva dar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

**A T E N T A M E N T E**

Las agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., 22 de marzo de 1996.


**EL DIRECTOR DE TESIS**

  
M. en C. Ricardo Ayala Barajas

**SINODALES**

**FIRMA**

1. Biol. Teresa Aceves E.

  
\_\_\_\_\_  
Teresa E. Aceves

2. Biol. Jose Luis Navarrete

  
\_\_\_\_\_  
Jose Luis Navarrete

3. Biol. Georgina Quiroz