
VNIVERSIDAD DE SALAMANCA

Departamento de Biología Animal, Ecología, Parasitología,

Edafología y Química Agrícola

(Área de Zoología)



Enemigos naturales (Hymenoptera: Chrysididae, Formicidae, Mutillidae; Diptera: Sarcophagidae) de Bembicinae (Hymenoptera: Crabronidae)

Tesis Doctoral

Amparo Elisa Benítez Villamor

Salamanca, 2012



Los Doctores D. José Tormos Ferrando (Universidad de Salamanca), D. Josep Daniel Asís Pardo (Universidad de Salamanca), D. Severiano Fernández Gayubo (Universidad de Salamanca) y D. Carlo Polidori (Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC),

HACEN CONSTAR:

Que la Tesis Doctoral titulada “**Enemigos naturales (Hymenoptera: Chrysididae, Formicidae, Mutillidae; Diptera: Sarcophagidae) de Bembicinae (Hymenoptera: Crabronidae)**” presentada por D^a. Amparo Elisa Beneitez Villamor para su lectura en la Universidad de Salamanca, ha sido realizada bajo su dirección.

Y para autorizar su presentación y evaluación por el tribunal correspondiente, firman la presente a 12 de Noviembre de 2012.

Fdo.: J. Tormos

Fdo.: J.D. Asís

Fdo.: S. F. Gayubo

Fdo.: C. Polidori

Fdo. A.E. Benítez

(Doctorando)

*A mi marido, a mi hija
y a mis padres.*

El misterio es lo más hermoso que nos es dado sentir. Es la sensación fundamental, la cuna del arte y de la ciencia verdaderos. Quien no la conoce, quien no puede asombrarse ni maravillarse, está muerto. Sus ojos se han extinguido.

ALBERT EINSTEIN

Índice

Introducción.....	19
Objetivos.....	33
Estructura de la memoria.....	33
Objetivos.....	34
Material y métodos.....	39
Biología.....	40
Morfología fases preimaginales y aparato estridulador.....	45
CAPÍTULO 1: Descripción de la larva madura de <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden, 1829 y de sus parasitoides (Hymenoptera: Crabronidae, Chrysididae, Mutillidae).....	47
Resumen.....	47
Introducción.....	49
Materiales y Método.....	52
Resultados.....	55
Descripción de la larva de <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden, 1829.....	55
Descripción de la larva de <i>Chrysidea disclusa</i> (Linsenmaier, 1959)	58
Descripción de la larva de <i>Chrysura hybrida</i> (Lepeletier, 1806)	61
Descripción de la larva de <i>Smicromyrme rufipes</i> (Fabricius, 1787)	66

Discusión.....	67
CAPÍTULO 2: Patrones de actividad, en función del tipo de recurso explotado, de enemigos naturales (Hexapoda, Insecta) de <i>Bembix rostrata</i> (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Crabronidae).....	73
Resumen.....	73
Introducción.....	75
Materiales y Método.....	79
Área de estudio y especies estudiadas.....	79
Toma de datos de campo.....	84
Análisis estadístico.....	85
Resultados.....	86
Enemigos naturales y su comportamiento.....	86
Patrones temporales de la actividad.....	89
Patrones espaciales de la actividad.....	91
Análisis de Componentes Principales.....	93
Discusión.....	97
Actividad diaria.....	97
Tendencias espaciales de la actividad.....	100
Conclusión.....	102
CAPÍTULO 3: Comportamiento de apareamiento de <i>Nemka viduata</i> (Pallas,1773)(Hymenoptera:Mutillidae).....	105
Resumen.....	105

Introducción.....	107
Materiales y Método.....	111
Observaciones de laboratorio.....	111
Observaciones de campo.....	113
Resultados.....	116
Observaciones de laboratorio.....	116
Observaciones de campo.....	120
Discusión.....	125
CAPÍTULO 4: Competencia por explotación entre los machos de <i>Nemka viduata</i> (Pallas, 1773) (Hymenoptera: Mutillidae).....	129
Resumen.....	129
Introducción.....	131
Materiales y Método.....	135
Área de estudio.....	135
Patrones de actividad diaria.....	136
Dispersión y tamaño corporal.....	137
Análisis estadístico.....	138
Resultados.....	140
Comportamiento general del macho y de la actividad espacio-temporal. .	140
Actividad individual y efecto del tamaño corporal.....	142
Discusión.....	147

CAPÍTULO 5: Características comunes y diferencias específicas en los órganos y patrones de estridulación de mutílidos (Hymenoptera: Mutillidae).....	155
Resumen.....	155
Introducción.....	157
Materiales y Método.....	160
Especies estudiadas y recolección de individuos.....	160
Grabación de sonido y análisis.....	162
Observaciones morfológicas sobre el órgano estridulador.....	166
Análisis estadístico.....	168
Resultados.....	172
Morfología del órgano estridulador.....	172
Patrones de estridulación.....	176
Discusión.....	182
Morfología del órgano estridulador.....	183
Patrones de estridulación.....	189
Conclusiones.....	193
Referencias Bibliográficas.....	199
Apéndices.....	223
Listado de especies citadas.....	225
Índice de Figuras.....	229
Índice de Tablas.....	235

Agradecimientos

Al finalizar un trabajo tan arduo y lleno de dificultades como el desarrollo de una tesis doctoral, es inevitable el análisis objetivo, que te muestra inmediatamente que la magnitud del mismo hubiese sido imposible sin la participación de personas e instituciones que han facilitado las cosas para que este trabajo llegue a un feliz término. Por ello, es para mí un verdadero placer utilizar este espacio para ser justa y consecuente con ellas, expresándoles mis agradecimientos.

Debo agradecer de manera especial y sincera a los doctores D. José Tormos Ferrando, D. Josep Daniel Asís Pardo, D. Severiano Fernández Gayubo y D. Carlo Polidori por aceptarme para realizar esta tesis doctoral bajo su dirección. Su apoyo y confianza en mi trabajo y su capacidad para guiar mis ideas ha sido un aporte invaluable, no solamente en el desarrollo de esta tesis, sino también en mi formación como investigadora. Su orientación y rigurosidad han sido clave del buen trabajo que hemos realizado juntos, el cual no se puede concebir sin su siempre oportuna participación. Les agradezco también el haberme facilitado en todo momento los medios suficientes para llevar a cabo todas las actividades propuestas durante el desarrollo de esta tesis.

Agradezco a Franco Strumia (Museo di Storia Naturale e del Territorio, Italia) y Guido Pagliano (Museo Regionale Scieze Naturale, Torino, Italia) por la corroboración en las determinaciones de parasitoides crisídidos y mutílicos, respectivamente.

Agradezco a John Alcock (Arizona State University, EE.UU.) y Anna Budriene (Instituto de Ecología de la Universidad de Vilnius, Lituania) por sus observaciones y la lectura crítica del tercer capítulo de este trabajo.

Agradezco a Lidia della Venezia (Università degli Studi di Milano) que ayudó con las mediciones morfológicas y Michele Airaghi (Università degli Studi di Milano) con grabaciones de sonido para el quinto capítulo de este trabajo.

Al Museo Nacional de Ciencias Naturales(Madrid) y a la Universidad Politécnica de Valencia por las micrografías del Microscopio electrónico de barrido.

Al National Institutes of Health (EEUU) por el soporte software.

Al Ayuntamiento de Valencia y la Generalitat Valenciana por la expedición de los permisos necesarios para llevar a cabo parte de este trabajo en La Mallada Larga (El Saler).

Quisiera hacer extensiva mi gratitud a mis compañeros de docencia de los Departamentos de Ciencias del IES "Siglo XXI" y del IES "Pablo Neruda" de Leganés, por su amistad y colaboración.

Y, por supuesto, el agradecimiento para mi familia. Sin su apoyo, colaboración e inspiración habría sido imposible llevar a cabo este proyecto. A mi marido por su compañía y paciencia durante las largas horas del trabajo de campo y los desvelos junto al ordenador, y por toda la inestimable ayuda prestada en la realización de este trabajo. A mi hija por ser la alegría de mi vida y fuente de inspiración para seguir adelante. A mis padres por ser el pilar fundamental en toda mi educación, por su incondicional apoyo y los valores que de ellos he recibido. A mis padres políticos por su colaboración y disposición.

También a mis amigos, por apoyarme e interesarse en todo momento por el progreso de este trabajo.

Y a todos aquellos que participaron directa o indirectamente en la elaboración de esta tesis. Todo este trabajo ha sido posible gracias a ellos

Los experimentos realizados cumplen con las legislaciones española e italiana vigentes.

Introducción

Los enemigos naturales, parasitoides (Fig. 1) y depredadores (Fig. 2), constituyen un componente importante en las interacciones ecológicas, ejerciendo una fuerte presión selectiva sobre sus hospedadores o presas.

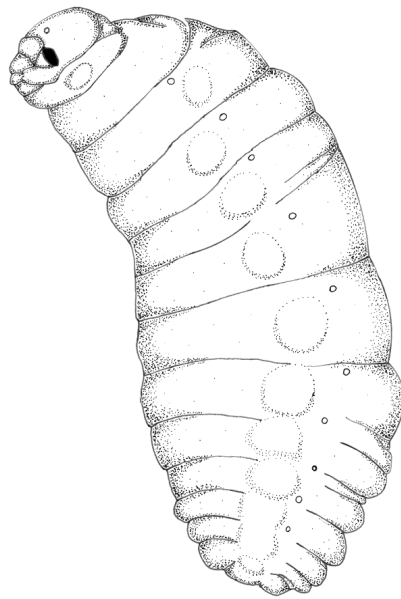


Figura 1: Larva madura del parasitoide* *Chrysis fulgida* (Linnaeus, 1761) (Hymenoptera, Chrysididae). [*Enemigo natural cuyo adulto busca activamente al hospedador, atacando generalmente a uno sólo durante su vida. A diferencia de los parásitos siempre causa la muerte. El adulto del parasitoide es de vida libre, mientras que las fases preimaginales (fundamentalmente la larvaria) viven a expensas del hospedador. Adicionalmente, el tamaño de los parasitoides es relativamente grande en comparación con el del hospedador. Se denomina cleptoparasitoide, al parasitoide que se alimenta del material pedotrófico (el que sirve de alimento a los individuos preimaginales: larvas) del hospedador, causando, por esta razón, la muerte por inanición al mismo].

Los efectos sobre el hospedador van desde una disminución de la eficacia biológica de este último hasta la muerte del mismo, siendo un factor crucial en la inducción de respuestas adaptativas. El potencial de respuesta del hospedador, o presa, para reducir la presión del enemigo natural constituye uno de los principales recursos para mantener su eficacia biológica.

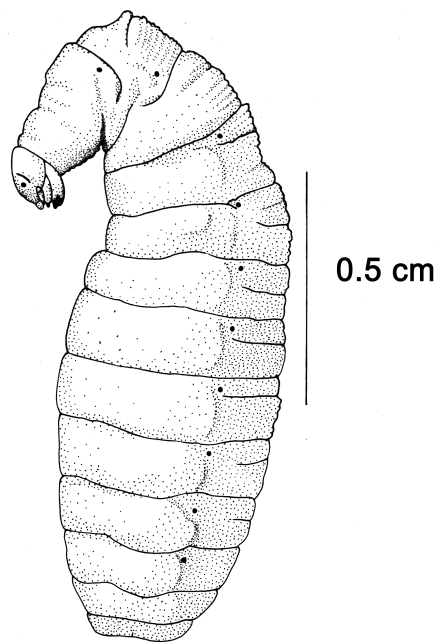


Figura 2: Larva madura del depredador* *Prionyx kirbii* (Vander Linden, 1827) (Hymenoptera: Sphecidae) [*Depredador: Enemigo natural cuyos adultos y/o estados larvarios buscan activamente a las presas, consumiendo generalmente varias durante su vida].

En el caso de las avispas solitarias (Hymenoptera: Aculeata), los enemigos naturales más importantes son los parasitoides. Éstos atacan a los diferentes estados de la fase larvaria o, en el caso de los denominados cleptoparasitoides, consumen las provisiones (Fig. 3) que la hembra almacena en las celdas para que aquéllos completen su desarrollo, siendo, por tanto, responsables de un

importante porcentaje de la mortalidad que afecta a sus poblaciones (Evans, 1966a, 1970; Krombein, 1967; Evans y O'Neill, 1988; O'Neill, 2001). Adicionalmente, a diferencia de las presas consumidas por los depredadores, los hospedadores parasitados permanecen en el medio, pudiendo volver a ser localizados por los parasitoides. Las hembras de parasitoides en situación de competición por explotación, se enfrentan, por tanto, a “patches” ya explotados, es decir, conteniendo cierta proporción de hospedadores ya parasitados. Estos hospedadores, para los parasitoides solitarios, son de menor calidad ya que sólo puede emerger un individuo por hospedador. Por tanto, la hembra de parasitoide, con capacidad de discriminar entre hospedadores parasitados y no parasitados, al enfrentarse a un hospedador parasitado tiene la capacidad de rechazarlo (van Alphen y Nell, 1982).

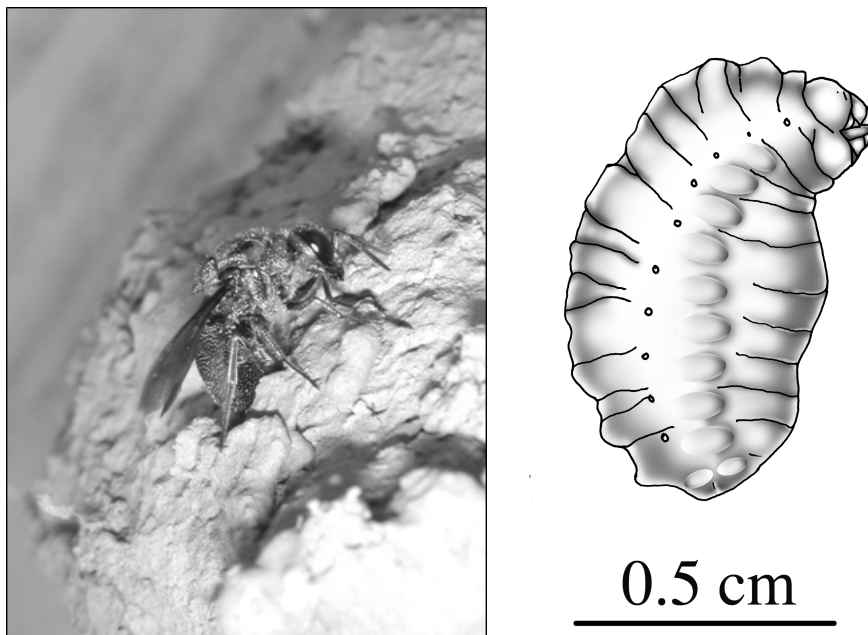


Figura 3: Hembra (a) de *Stilbum cyanura* (Förster, 1771) introduciendo el ápice de su abdomen en un nido de *Sceliphron caementarium* (Drury, 1773). A la derecha se observa la prepupa de este cleptoparasitoide (b).

Los parasitoides localizan habitualmente a sus hospedadores empleando pistas químicas o físicas, que no aportan información sobre la densidad del hospedador (Hassell y Southwood, 1978). Sin embargo, tras la localización, la permanencia del parasitoide parece depender del número de hospedadores y de la interferencia con individuos conespecíficos (Hassell y May, 1974). Debido a ello, debería esperarse una relación de densidad-dependencia entre parasitoide–hospedador. Esta posible relación se ha analizado en diversos trabajos, aunque los resultados todavía no son concluyentes (Trexler, 1984, 1985; Rosenheim, 1989, 1990; Molumby, 1995; Strohm *et al.*, 2001).

Es evidente que no todos los parasitoides muestran idénticas pautas de acceso y actuación sobre sus posibles hospedadores y ello repercute en las estrategias adoptadas por el hospedador para reducir el efecto que producen con su ataque. En las avispa solitarias esfeciformes, los principales enemigos naturales son otros himenópteros [Mutillidae, Chrysididae, Formicidae, Ichneumonidae (Fig. 4)] y diversos dípteros (Sarcophagidae y Bombyliidae) (Evans, 1966a; Krombein, 1967; Evans y O'Neill, 1988; O'Neill, 2001).

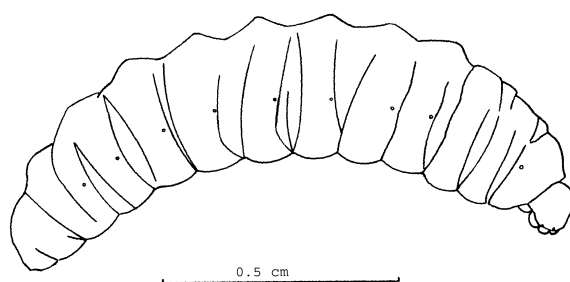


Figura 4: Larva madura de *Aritransis* Förster, 1869 (Hymenoptera, Ichneumonidae: Cryptinae), especie ectoparasitoide* que ataca la larva madura postdefecante de aculeados que nidifican en tallos huecos [*parasitoide que se desarrolla en el exterior del hospedador (muy a menudo sobre el mismo)].

Diversos estudios han analizado las posibles estrategias adoptadas por los hospedadores esfeciformes para responder a la importante presión que ejercen sus enemigos naturales. Entre estas respuestas se han citado:

- a) La utilización de “falsas pistas” (Evans, 1966a, b; Asís *et al.*, 1991).
- b) La nidificación en agregados (Wcislo, 1984; Larsson, 1986; Rosenheim, 1990); Giovanetti *et al.*, 2006; Asís *et al.*, 2006.
- c) Cambios temporales de la actividad aprovisionadora (Rosenheim, 1989; Strohm *et al.*, 2001).
- d) La utilización de la detección de enemigos naturales por el hospedador como pista para la elección del lugar de nidificación (Rosenheim, 1988).
- e) El ataque a los posibles enemigos naturales (Hager y Kurczewski, 1985; Spofford *et al.*, 1986; Rosenheim, 1987).
- f) Las pautas de limpieza de celdas (Hager y Kurczewski, 1986; Rosenheim 1987; Tengo *et al.*, 1996).
- g) La realización de vuelos de aprovisionamiento peculiares (Fig. 5) (Alcock, 1974, 1975; McCorquodale, 1986).

Cuando un parasitoide puede atacar, en una misma área, a varios hospedadores (p.e., no es específico), se abre una posible competencia entre estos hospedadores, que puede favorecer a uno de ellos en detrimento de otros (“enemy free-spacecompetition”, Jeffries y Lawton, 1984). Por otra parte, la coexistencia de varios hospedadores puede reducir la tasa de parasitoidismo como consecuencia de limitaciones comportamentales y fisiológicas en el parasitoide (Rosenheim, 1990).

Diversos estudios han demostrado, en himenópteros, la influencia de la cantidad de alimento consumido por la larva en el tamaño del imago desarrollado a partir de la misma (Heaversedge, 1970; Brockmann y Grafen, 1989; Field, 1992; Molumby, 1997). También se ha puesto de manifiesto la posible influencia del tamaño de los individuos (tanto machos como hembras) en su eficacia reproductora.



Figura 5: Hembra de *Stizus continuus* (Klug, 1835) transportando una presa al nido.

En el caso de las hembras, un mayor tamaño se ha relacionado con una mayor fecundidad, con un incremento de la longevidad, con una mejor defensa de los nidos o con un mayor tamaño corporal de la descendencia (Freeman, 1981; O'Neill, 1985; Larsson, 1989; Mueller *et al.*, 1992; Molumby, 1997; Strohm y Linsenmair, 1997).

En cuanto a los machos, diversas estrategias reproductoras, tales como la defensa de territorios o la competencia por desplazamiento (“scramble competition”) parecen otorgar ventaja a los machos que muestran un tamaño mayor (Thornhill y Alcock, 1983; Evans y O'Neill, 1988; Alcock, 1996). Asimismo Matthews (1997), estudiando una especie de mutílido (Hymenoptera), ha sugerido que la ovoposición de huevos haploides (que darán lugar a machos) o diploides (que originarán hembras) podría llevarse a cabo en hospedadores distintos, proporcionándose a las hembras mayores recursos (a través de un hospedador mayor) (“facultativesize-dependent sex allocation”, Matthews, 1997).

Los Mutillidae (Hymenoptera) son insectos de dimensiones pequeñas o medianas, caracterizados por un importante dimorfismo sexual: los machos son generalmente alados mientras que las hembras son ápteras. Todos los mutílidos son ectoparasitoides de los estados larvarios o pupales de otros insectos, generalmente himenópteros aculeados (Brothers *et al.*, 2000). A pesar de que la familia incluye más de 9000 especies (Pitts y Matthews, 2000), los datos que se conocen sobre su biología son muy escasos. Las hembras buscan activamente los nidos del hospedador y, tras su localización, penetran en los mismos. Es necesario que el nido contenga una larva madura, una prepupa o una pupa, depositándose sólo un huevo por celda pedotrófica. La larva del parasitoide se nutre de la del hospedador, devorándola completamente (O'Neill, 2001).

Nemka viduata (Pallas, 1773) (Hymenoptera: Mutillidae) (Fig. 6) es una de las especies de mutílido más comunes en Europa, aunque su biología es muy poco conocida. Algunos autores la han encontrado asociada a diversos esfécidos, aunque sin que se confirmara la existencia de un parasitoidismo (Invrea, 1964). Grandi (1961) obtuvo individuos de esta especie en las celdas de nidos de *Bembecinus tridens* (Fabricius, 1781) (Hymenoptera: Crabronidae). Más recientemente, se ha obtenido a partir de pupas de *Stizus continuus* (Klug) (Tormos *et al.* 2003) así como de *Bembix* spp (durante la realización del presente trabajo de investigación).

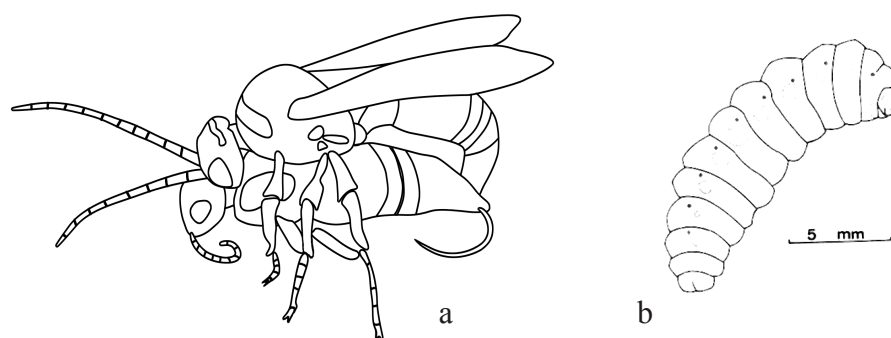


Figura 6: Adultos en cópula (a) y larva madura de *Nemka viduata* (Pallas) (b).

Bembecinus tridens (Fabricius) es una avispa solitaria que también establece sus nidos en el suelo, aunque al contrario de lo que sucede en *Stizus continuus* (Klug), estos nidos son unicelulares. La hembra los aprovisiona con ninfas y adultos de Homoptera, practicando también cierres temporales de los mismos. A diferencia de lo que sucede en *S. continuus*, el aprovisionamiento es de tipo progresivo (Ferton, 1902, 1908, 1910; Grandi, 1961), y las hembras excavan varios nidos durante su vida adulta.

Stizus continuus (Klug) (Hymenoptera: Crabronidae) es una avispa esfeciforme que establece sus nidos en el suelo, habiéndose encontrado con frecuencia constituyendo agregaciones más o menos numerosas, ubicadas en saladares costeros. Las hembras excavan nidos pluricelulares, almacenando en cada celda presas suficientes (ninfas e imagos de Orthoptera) para que se desarrolle una larva. Las presas son paralizadas con el veneno inyectado a través del aguijón de la avispa y trasladadas al nido en vuelo. Los nidos muestran cierres temporales (un pequeño tapón de arena sobre la entrada) cuando la hembra se ausenta para buscar presas o alimentarse y cuando se introduce en el mismo para permanencias prolongadas (por ejemplo, durante la noche). Las hembras construyen “falsos nidos” (pequeñas oquedades de 2-3 cm de profundidad) cerca de la entrada (Asís *et al.*, 1988). Habitualmente excavan y aprovisionan un solo nido durante la estación nidificadora, existiendo dos máximos poblacionales, uno durante junio y principios de julio y el otro desde finales de julio hasta principios de septiembre (Asís *et al.*, 2006; Polidori *et al.*, 2008, 2009, 2010).

Bembix Fabricius, 1775 (Hymenoptera: Crabronidae) (Fig. 7) es un género cosmopolita de avispas esfeciformes (Hymenoptera: Crabronidae) que agrupa alrededor de 350 especies. Las hembras excavan nidos en el suelo con una o varias celdas, espacios acondicionados para que en su interior se desarrolle una larva (macho o hembra) de la avispa. Estas larvas son carnívoras, alimentándose de las presas (básicamente Diptera) que la hembra captura y paraliza con el veneno inyectado a través de su aguijón.

Algunas especies llevan a cabo un aprovisionamiento de tipo masivo de manera que, tras realizar la ovoposición sobre la primera presa aportada, la hembra almacena el número suficiente de presas para que la larva se desarrolle. A

continuación, cierra la celda e inicia la construcción y aprovisionamiento de una nueva.

En otros casos, el aprovisionamiento es progresivo, y el ritmo de aporte de presas es similar al de su consumo por parte de la larva. Ello disminuye el número de celdas que una hembra es capaz de aprovisionar durante su vida adulta (unos 2 meses), aunque probablemente incrementa la supervivencia de las larvas, reduciendo la mortalidad ocasionada por diversos enemigos naturales, tanto parasitoides como parásitos (Asís *et al.*, 1992, 2004).

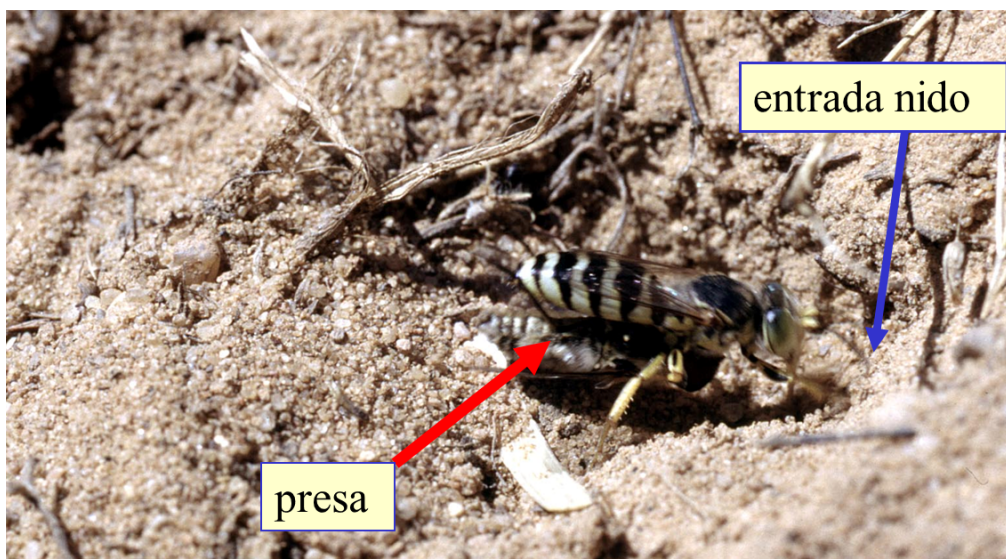


Figura 7: Hembra de *Bembix merceti* J.Parker, 1929 introduciendo una presa en el nido.

Bembix rostrata (Linnaeus, 1758) (Fig. 8) es una especie cuyos individuos presentan grandes dimensiones (13-25 mm), con una distribución que abarca Europa, norte de África y Asia central y que puede constituir agregaciones importantes en determinadas zonas arenosas.

Las hembras excavan nidos unicelulares, llevando a cabo un aprovisionamiento progresivo (un sólo nido al mismo tiempo) (Nielsen, 1945). El tiempo medio empleado por las hembras en excavar y aprovisionar un nido es de alrededor de 7 días, y la distancia media entre los nidos sucesivos excavados por una misma hembra es de unos 2,5 metros (Larsson y Tengö, 1989).

La especie es protándrica, de manera que los machos emergen unos días antes que las hembras (de 1 a 5) (Schöne y Tengö, 1981). Existe una fuerte competencia entre los machos por acceder a las hembras vírgenes y aparearse con ellas, ya que éstas son receptivas desde el momento de la emersión y sólo se aparean una vez durante su vida. Los machos practican la denominada “competencia por desplazamiento” (scramble competition) para lograr el acceso a las hembras y copular, no habiéndose detectado fenómenos de territorialidad (Schöne y Tengö, 1981). Los individuos, tanto machos como hembras, que emergen de su celda subterránea son inmediatamente localizados por los machos de la agregación.

Esta localización se produce incluso antes de la emersión, y se basa en la emisión de diversas sustancias por los individuos pre-emergentes, que son detectadas por los machos que sobrevuelan el área de nidificación (Schöne y Tengö, 1981).

El conocimiento de las relaciones parasitoide/hospedador, indispensables para establecer las bases de estudios comportamentales, permiten, adicionalmente, el estudio morfológico, así como el de las connotaciones biológicas y filogenéticas del último estado larvario de los taxones presentes en una determinada relación ecológica. A este respecto, la larva madura de los Hymenoptera Crabronidae, Chrysididae y Mutillidae ha sido estudiado por diversos autores, destacando la monografía de Stehr (1987), así como los trabajos de Tormos *et al.* (1996, 2001, 2003, 2006).

El estudio de una agregación de *Stizus continuus* (Klug) ubicada en el Parque Natural de la Dehesa del Saler (Valencia), con tasas de parasitoidismo de *Nemka viduata* (Pallas) cercanas a un 30% (Tormos, 2009), permitió analizar la probable “competencia por desplazamiento” (scramble competition) que llevan a cabo los machos del mutílido para lograr el acceso a las hembras (apareamiento y cópula).



Figura 8: Hembra de *Bembix rostrata* (Linnaeus) realizando el nido.

Aunque este comportamiento no se había observado hasta el momento en los mutílidos, es común en especies de crabronidos en los que individuos (machos o hembras), que emergen de su celda subterránea, son inmediatamente localizados por los machos de la agregación.

En estas especies, tanto esta estrategia reproductora como la defensa de territorios, parecen otorgar ventaja a los machos que muestran un tamaño mayor (Thornhill y Alcock, 1983; Evans y O'Neill, 1988; Alcock, 1996).

La obtención durante la realización de la presente tesis doctoral de individuos de cierto número de especies de la familia Mutillidae, entre las que destaca *Nemka viduata* (Pallas), como enemigos naturales de abejas y avispas excavadoras [entre las avispas, destacan especies de *Bembix* spp., *Stizus continuus* (Klug) y *Bembecinus tridens* (Fabricius)] permitió llevar a cabo un análisis comparativo de los modelos de estridulación de varias especies de esta familia, con la finalidad de desentrañar si las diferencias en el sonido producido presentan una base filogenética.

A este respecto, cabe señalar que, a partir de las observaciones realizadas, la autora de la presente memoria planteó la siguiente hipótesis “qué factores de naturaleza ecológica han podido actuar en el modelado del fenómeno estridulador en los mutílidos”.

Objetivos

Estructura de la memoria

En la presente memoria, cada uno de los objetivos planteados se aborda en un capítulo preparado para su publicación.

Debido a ello, tanto la revisión de los antecedentes y estado actual del tema, como el enfoque específico y las hipótesis de partida, se realizan al inicio de cada uno de los cinco capítulos en los que se ha estructurado la exposición de resultados.

Del mismo modo, dado que la metodología empleada y los análisis efectuados son claramente diferentes en los distintos capítulos, los aspectos particulares del material y métodos utilizados se concretan en cada uno de ellos.

No obstante, se facilita en un capítulo preliminar un compendio general del material y métodos utilizados en el presente trabajo de investigación.

De la misma manera, al inicio de cada capítulo se ofrece un resumen del mismo que incluye los resultados obtenidos.

Adicionalmente, al final, se lleva a cabo una discusión de los resultados, valorándolos, generalmente, en un marco más amplio que el estrictamente circunscrito a las avispas esfeciformes.

Objetivos

El objetivo general del presente estudio radica en establecer la relación que pueda existir entre el comportamiento nidificador mostrado por especies de Bembicinae, fundamentalmente *Bembix rostrata* (Linnaeus), y sus efectos sobre la actividad de sus posibles enemigos naturales y, por ende, sobre la eficiencia de los mismos.

La abundante presencia, entre los enemigos naturales, del mutílido *Nemka viduata* (Pallas), permitió analizar en profundidad, en esta especie, connotaciones comportamentales (relacionadas con la localización de pareja, el apareamiento propiamente dicho, así como la cópula) de gran relevancia en su éxito como cleptoparasitoide. Adicionalmente, la obtención, durante la duración del estudio, de gran número de muestras pertenecientes a diferentes fases preimaginales de mutílicos y crisídidos, posibilitó la descripción morfológica de las mismas.

Para ello, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

1.- Análisis de las estrategias empleadas, en su actuación, por los enemigos naturales de *Bembix rostrata* (Linnaeus) (patrones diarios y temporales de actividad y relaciones observadas: densidad-dependencia o independencia) y estudio de las estrategias defensivas de la avispa (patrones temporales de actividad y su relación con los exhibidos por los enemigos naturales; respuesta de las hembras, en diversas fases del proceso de aprovisionamiento, a la presencia de individuos del parasitoide) (Capítulo 2).

Factores abióticos (T^a, H, F) y bióticos (presencia de parasitoides en el área de nidificación) pueden influir en la actividad de la avispa. Bajas

temperaturas pueden actuar de manera diferente en el hospedador o en sus parasitoides, produciendo una mayor o menor defensa del hospedador o bien un mayor o menor ataque del parasitoide. Adicionalmente, si la reacción a la temperatura es la misma, temperaturas elevadas pueden conllevar una mayor actividad de ambos. Así, el consiguiente incremento de interacciones puede repercutir en una menor eficacia de la actividad nidificadora del hospedador; por otro lado, los parasitoides podrían beneficiarse, al llevar a cabo un mayor número de ataques.

El número de nidos activos existentes, su distribución, la distancia entre los mismos y su posición con respecto a diversos elementos del área, el número de vuelos de aprovisionamiento, el número de hembras halladas excavando, el número de orificios (tanto de emersión como derivados de intentos de excavación de nuevos nidos) existentes en el área de estudio, puede derivar en un mayor ataque de algunas especies de parasitoides.

Los datos obtenidos sobre el modelo de actividad del hospedador pueden proporcionar información sobre cuál sería el mejor momento para el ataque del parasitoide. En cualquier caso, para el éxito de este último parece necesaria una coordinación entre las fenologías de hospedador y parasitoide. Asimismo, una comparación de las características morfológicas de ambos puede poner en evidencia tendencias co-evolutivas.

Por último, con el desarrollo de este objetivo se obtienen relaciones detalladas de los parasitoides del hospedador estudiado, que a su vez permiten abordar el siguiente objetivo.

2.- Esclarecer las pautas comportamentales que conducen, en *Nemka viduata* (Pallas), a la localización de congénere, establecimiento de pareja y cópula (Capítulos 3, 4, 5).

La estridulación, en los himenópteros, puede servir, tanto para disuadir a depredadores como para atraer a congéneres. Aunque es bien conocido que en los mutílidos ambos sexos son capaces de estridular, el sonido producido por dicha acción sólo se ha diferenciado, hasta el momento, en dos especies de esta familia. La caracterización de los modelos de estridulación de varias especies de mutílidos, así como el análisis de las diferencias en el sonido producido, pueden aportar datos tanto sobre la base filogenética que pueda presentar este fenómeno, como sobre su grado de especificidad, y, por tanto, su función en la aceptación de la pareja.

Adicionalmente, el comportamiento “patrullero” de los machos de esta familia, con hembras ápteras, sugiere que la estrategia en la localización y pre-establecimiento de la pareja responde a un sistema de competencia por explotación típica. Los estudios sobre el comportamiento de apareamiento, y los posteriores mecanismos de cópula, podrían ayudar a desentrañar fenómenos como la selección sexual críptica.

3.- Descripción morfológica, y connotaciones filogenéticas inherentes, de las larvas maduras de mutílicos y crisídidos parasitoides de *Bembix bidentata* Vander Linden, 1829 (Capítulo 1).

El estudio morfológico de la larva madura postdefecante (o prepupa) de los himenópteros cleptoparasitoides de Bembicinae, estableciendo sus connotaciones biológicas y filogenéticas, puede conducir a corroborar, o modificar, el esquema filogenético y, por ende, la clasificación que se posee, actualmente, de las familias Chrysididae y Mutillidae.

El interés de los resultados que se puedan obtener a partir de este objetivo es evidente: el conocimiento de la filogenia y, por tanto, de las relaciones de parentesco, entre los diferentes taxones de estas dos familias, con tanta trascendencia como enemigos naturales de Bembicinae, es imprescindible para cualquier estudio posterior que se pretenda realizar, tanto de tipo taxonómico, sistemático o de biología, de los representantes de esa subfamilia de Crabronidae.

Material y métodos

El trabajo de campo de la presente memoria se llevó a cabo en Italia y España. En Italia, la zona de estudio se ubicaba en un parque natural de la provincia de Grosseto. En España, las zonas de estudio se situaban en las provincias de Soria y Valencia, en esta última también en un parque natural (Fig. 9). En todos los casos se trataba de áreas arenosas no aprovechadas.

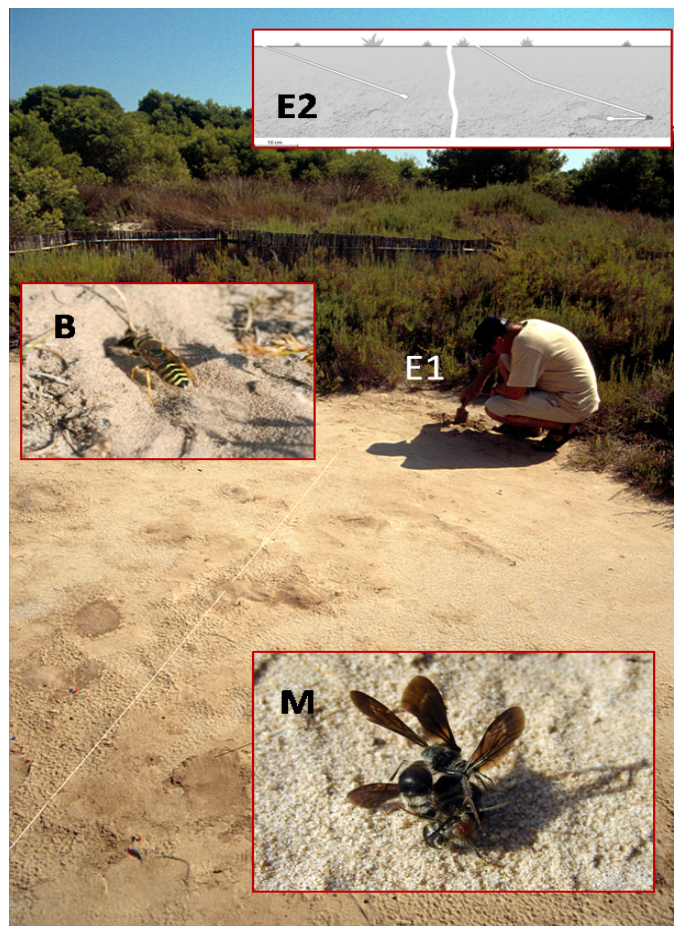


Figura 9: Agregación de *Bembix rostrata* en el parque natural de la Dehesa del Saler (B = Hembra de *Bembix rostrata* (Linnaeus), M = *Nemka viduata* (Pallas), E1 = excavación de nido del hospedador, E2 =esquema de un nido de *Bembix*).

Biología

Para el estudio de los aspectos que trataban sobre biología *sensu lato* (historia natural, ecología, comportamiento...) se utilizó, en términos generales, la metodología que se expone a continuación (los datos de campo se tomaron, en todos los casos, durante el período estival):

a) Establecimiento de “retículo” de observación para facilitar la toma de datos.

El “retículo” definió una cuadrícula que facilitaba la recogida de datos de actividad observada y su relación con distintas estructuras físicas, tales como nidos, así como el análisis del patrón espacial de establecimiento de los nidos. El retículo se estableció al inicio de la estación del trabajo de campo, permaneciendo hasta el final de la misma.



Figura 10: Hembra de *Nemka viduata* (Pallas) con marcas en el tórax (=mesosoma).

b) Marcaje de individuos para su identificación y seguimiento.

El marcaje se llevó a cabo con marcadores UniPaint Marker (Mitsubishi Pencil Co.), disponiendo sobre el tórax (Fig. 10) de la avispa varios puntos de color que permitían su identificación. Al mismo tiempo que se capturaba cada ejemplar para su marcaje, se medía la anchura de la cabeza (un estimador del tamaño corporal habitualmente empleado en estudios sobre estos insectos) con un calibre digital ($\pm 0,02$ mm) (Fig. 11). Los datos obtenidos permitían analizar los parámetros poblacionales relacionados con el tamaño y el número de individuos de la población, así como su longevidad. Los datos sobre supervivencia permitían analizar la posible relación entre tamaño y longevidad, de importancia para valorar las posibles ventajas asociadas a un mayor tamaño.



Figura 11: Toma de la medida de la anchura de la cabeza con un calibre digital.

c) Marcaje de nidos de parasitoides y hospedadores.



Figura 12: Marcaje de nidos con estaquillas.

El marcaje de los nidos se efectuó con pequeñas estaquillas (Fig. 12) o botones de plástico (Fig. 13), a los que se añadían marcas de color específicas, que se situaban próximas a la entrada del nido.



Figura 13: Marcaje de nidos con botones de plástico.

d) Toma de datos de variables ambientales y características físicas del sustrato.

La temperatura (medida con un termopar) se tomó a 10 cm sobre suelo y en profundidad, una vez cada periodo de tiempo previamente establecido. Adicionalmente, se tomaron, en su caso, las características físicas del suelo (p. e. la dureza del suelo mediante un penetrómetro).

e) Registro, a lo largo del día y de la estación, de la actividad llevada a cabo por las esfeciformes y sus enemigos naturales

La actividad de los enemigos naturales se valoró mediante muestreos de períodos de duración previamente establecidos, así como en diversos cuadrados –con dimensiones fijadas a priori que exhibieran características diferentes en cuanto a número de nidos del hospedador. La presencia de enemigos naturales se contrastó con diversas variables: número de nidos, presencia de machos, número de vuelos de aprovisionamiento realizados por las hembras, grado de cobertura vegetal. Estos muestreos se llevaron a cabo en diferentes momentos de la jornada, de manera que pudiera obtenerse una buena estimación de la actividad diaria que, a su vez, permitiera valorar posibles cambios de actividad. Durante estos muestreos se analizó el número de enemigos naturales presentes, su identidad y el tipo de actividad llevada a cabo. Adicionalmente, se consideraron las posibles respuestas de las hembras y machos de las especies de hospedadores frente a la presencia de los enemigos naturales. Durante estos muestreos se empleó una grabadora (la transcripción directa a papel podría redundar en pérdidas más o menos importantes de información).

La actividad de las hembras de las avispas se analizó con muestreos de mayor duración (previamente preestablecidos), también repartidos a lo largo de la jornada (con rotación diseñada exclusivamente para esta actividad). Durante estos muestreos se estudió: el aporte de presas a los nidos, las posibles respuestas

exhibidas frente a la presencia de enemigos naturales y las interacciones con otros congéneres.

f) Observaciones sobre el apareamiento y cópula de *Nemka viduata* (Pallas).

Los datos sobre el apareamiento y cópula se obtuvieron a partir de dos procedimientos diferentes:

1. En el periodo en el que se producían muchas emersiones de hembras de mutílicos se capturaron individuos recién emparejados y se depositaron en placas Petri de 20 cm de diámetro.
2. Al final de la estación de nidificación de *Stizus continuus* (Klug) se excavaron nidos obteniéndose pupas del parasitoide. Estas pupas se depositaron en un jaulón de cría (Fig. 14) a la espera de la emersión de adultos. Una vez emergieron los imagos, éstos se trasladaron, al igual que en el procedimiento anterior, a placas Petri..



Figura 14: Jaulones utilizados para el avivamiento de cleptoparasitoides.

A continuación, en ambos casos, se contabilizó el tiempo de emparejamiento y cópula, a la vez que se filmó, con una videocámara Panasonic AG-AC160AEJ, las pautas de dicho comportamiento: acariciamiento, golpeteo...con las antenas, con las patas...Incluso, en aquellos casos que se observó cópula se congeló la hembra con el fin de poder observar la espermateca en un futuro y, en el caso de que estuviese vacía, detectar una posible selección sexual críptica.

El sonido producido durante la estridulación se registró en el campo con una grabadora Sony "MZ-R909" a la que se le incorporaba un micrófono "Model.AUL600 Optimus"; en el laboratorio se realizaron grabaciones utilizando un registrador "Neumann TL 104 condenser microphone connected to a MOTU Traveler microphone preamplifier and AD converter".

Morfología fases preimaginales y aparato estridulador

Las metodología utilizada en la preparación de las fases preimaginales, así como la terminología seguida en las descripciones larvarias, fue la empleada por Tormos *et al.* (2008). Las preparaciones realizadas, para observación al microscopio óptico (LeicaMZ125 equipado con una cámara Cannon S50), fueron de tipo no permanente. Para el análisis al microscopio electrónico (JEOL JSM-5410), tanto en lo que se refiere a las larvas como a los aparatos estriduladores, las muestras fueron congeladas en N₂.

Para el tratamiento estadístico y análisis cladistas se utilizaron el paquete IBM SPSS 15.0 y Sinauer Associates PAUP* 4.0, respectivamente.

Descripción de la larva madura de *Bembix bidentata* Vander Linden, 1829 y de sus parasitoides (Hymenoptera: Crabronidae, Chrysididae, Mutillidae)

Resumen

En este capítulo se describen e ilustran las larvas maduras de *Bembix bidentata* Vander Linden y de sus parasitoides crisídidos y mutílidos, haciéndose especial referencia a las estructuras con valor filogenético:

- a) La larva madura de *Bembix bidentata* Vander Linden se caracteriza por mostrar un tegumento provisto de setas cortas (<40 micras) y escasas microespínulas. La relación entre la longitud de la papila antenal y la anchura de la órbita antenal es un carácter que podría ser utilizado en la discriminación del último estado larvario de las especies europeas de *Bembix*.
- b) La larva madura de *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier, 1959) se caracteriza por mostrar una combinación de dos estados de carácter:
 1. Atrio sin asperezas, o líneas débiles, en la circunferencia.
 2. Papilas antenales más largas que anchas.

- c) La larva madura de *Chrysura hybrida* (Lepeletier, 1806) se caracteriza (dentro del género *Chrysura* Dahlbom, 1845) por mostrar como autapomorfía: “palpos maxilares con 4 sensilas en el ápice”.

- d) La larva madura de *Smicromyrme rufipes* (Fabricius, 1787) se caracteriza, entre los Mutillinae, por tener más de ocho setas apicales y carecer de ellas en el labium.

La morfología larvaria de *Chrysidea* Bischoff, 1913 era, hasta el momento, desconocida y el rango de hospedadores de *Chrysura* spp. se extiende a la familia *Crabronidae*.

Introducción

Del estudio de las interacciones hospedador-parasitoide dentro de los himenópteros, llevado a cabo en Soria (España) desde 1999, se recogieron datos de dos especies de crisídidos y dos especies de mutílidos que actúan como parasitoides de crabronidos. Se encontraron las siguientes combinaciones hospedador/parasitoide:

- ▲ *Bembix bidentata* Vander Linden, 1829 (hospedador)
- ▲ *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier, 1959)
- ▲ *Chrysura hybrida* (Lepeletier, 1806)
- ▲ *Smicromyrme rufipes* (Fabricius, 1787)
- ▲ *Nemka viduata* (Pallas, 1773).

Además, se obtuvo la larva madura del hospedador y de sus cuatro especies parasitoides.

Los *Crabronidae* (*sensu* Melo 1999) constituyen una amplia familia de himenópteros aculeados, de los cuales, los Bembicinos, con más de 1700 especies (Pulawski, 2012), representan una de las subfamilias más numerosas. Aunque varios autores (Evans y Lin, 1956; Evans, 1959, 1964, 1987) han estudiado las etapas preimaginales de esta subfamilia, el número de especies en las que ha sido descrita la larva madura es muy bajo, permaneciendo desconocida en la mayoría de géneros.

El género *Bembix* Fabricius incluye alrededor de 350 especies (Pulawski, 2012), estando 50 de ellas presentes en la región paleártica (Asís et al., 1992). A pesar del elevado número de especies, los estudios sobre morfología larvaria son escasos, y

las descripciones de las larvas maduras se han realizado sólo para 24 especies, de las cuales 9 son paleárticas (Grandi, 1926a, b, 1928; Evans y Lin, 1956; Evans 1959, 1964; Iida, 1979; Asís et al., 1989, 1992, 1997). En este capítulo se describe la morfología larvaria del último estado de *B. bidentata*. Este estado larvario se ilustra y se compara con el descrito anteriormente de las larvas maduras de especies europeas pertenecientes a este género.

Las denominadas "avispa cuco" (Chrysididae) son cleptoparasitoides muy comunes de himenópteros excavadores. En esta familia, que incluye cerca de 2430 especies (Kimsey y Bohart, 1990), las larvas maduras de 25 de ellas han sido descritas adecuadamente (Tormos et al., 2001, 2003, 2006, 2007); de ellas 2 pertenecen al género *Chrysura* Dahlbom (Tormos et al., 2001). Sin embargo, la morfología de las larvas del género *Chrysidea* Bischoff permanecía desconocida. En el presente estudio, se describen, ilustran y se comparan las larvas maduras de *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier) y *Chrysura hybrida* (Lepelletier) con otras larvas de taxones cercanos descritas anteriormente.

Los mutílidos (Mutillidae) son ectoparasitoides, generalmente, de la larva madura postdefecante (=prepupa) o de la pupa de otros insectos, normalmente de himenópteros aculeados (Brothers et al., 2000). Aunque la familia incluye más de 9000 especies (Pitts y Matthews, 2000), pocos estudios se han ocupado de sus estados preimaginales y de su biología. Así, con respecto a la morfología de la fase larvaria, sólo las larvas maduras de siete especies o subespecies se han descrito con suficiente precisión para ser utilizadas con fines comparativos (Tormos et al., 2003). En este trabajo, se indican los caracteres morfológicos de la larva madura postdefecante de *Smicromyrme rufipes* (Fabricius) que son esenciales para evaluar la mayor o menor afinidad de este género con los más cercanos. La prepupa de esta especie había sido descrita por Grandi (1961). La descripción de

la larva madura de *Nemka viduata* (Pallas), de la cual se obtuvieron muestras en este estudio, fue realizada por Tormos et al. (2003).

Materiales y Método

La descripción de la larva madura de *Bembix bidentata* Vander Linden y de sus parasitoides: *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier), *Chrysura hybrida* (Lepelletier) y *Smicromyrme rufipes* (Fabricius), se llevó a cabo a partir de muestras obtenidas en nidos del crabronido.



Figura 15.- Reconstrucción de un nido de *Bembix bidentata* Vander Linden a partir de diversas fotografías tomadas durante la excavación del mismo.

Los nidos del crabronido se excavaron (Fig. 15) en Rabanera del Campo (Soria, España) en las siguientes fechas:

- a) Junio de 2003 (larvas de *Chrysura hybrida* (Lepeletier))
- b) Septiembre de 2003 (larva postdefecante de *Smicromyrme rufipes* (Fabricius))
- c) Junio de 2004 (larvas de *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier))
- d) Junio de 2006 (larvas de *Bembix bidentata* Vander Linden)



Figura 16.- Capullo de *Bembix bidentata* Vander Linden en la celda del nido.



Figura 17: Restos de presas, para estudio, recogidos en un nido de *Bembix bidentata* Vander Linden. En el centro se observa el capullo que construye la larva madura de esta especie.

Con el fin de determinar su identidad, las larvas y capullos (Fig. 17) se depositaron en terrarios en los que se construyeron celdas similares a aquellas en las que se obtuvieron (Fig. 16). Los terrarios, se mantuvieron en cámaras climáticas con variables ambientales similares a las que se presentaban en las zonas en las que se excavaron los nidos. Los adultos que se obtuvieron, permitieron determinar las especies de parasitoides. El material para los estudios morfológicos se conservó en alcohol al 70% (Fig. 18, 19).



Figura 18.- Larva viva de *Bembix bidentata* Vander Linden extraída del capullo.



Figura 19: Larva madura de *Bembix bidentata* Vander Linden conservada en etanol 70%.

El método empleado para la preparación de las muestras de larvas, la terminología de la morfología larvaria y el formato utilizado en las descripciones se basan en las indicadas por Asís et al. (1997) y Tormos et al. (2001).

Las abreviaturas utilizadas son las siguientes: d = diámetro, h = altura, l = longitud, w = anchura.

Las descripciones están basadas en dos larvas maduras (*Bembix bidentata* Vander Linden) y una larva madura (para cada una de las especies de crisídidos y mutílicos).

Los ejemplares se encuentran depositados en la Fundación Entomológica “Torres Sala” (Valencia, España).

Resultados

Descripción de la larva de *Bembix bidentata* Vander Linden, 1829

La descripción se basa en dos larvas maduras obtenidas en Rabanera del Campo (Soria, España), en Junio de 2006.

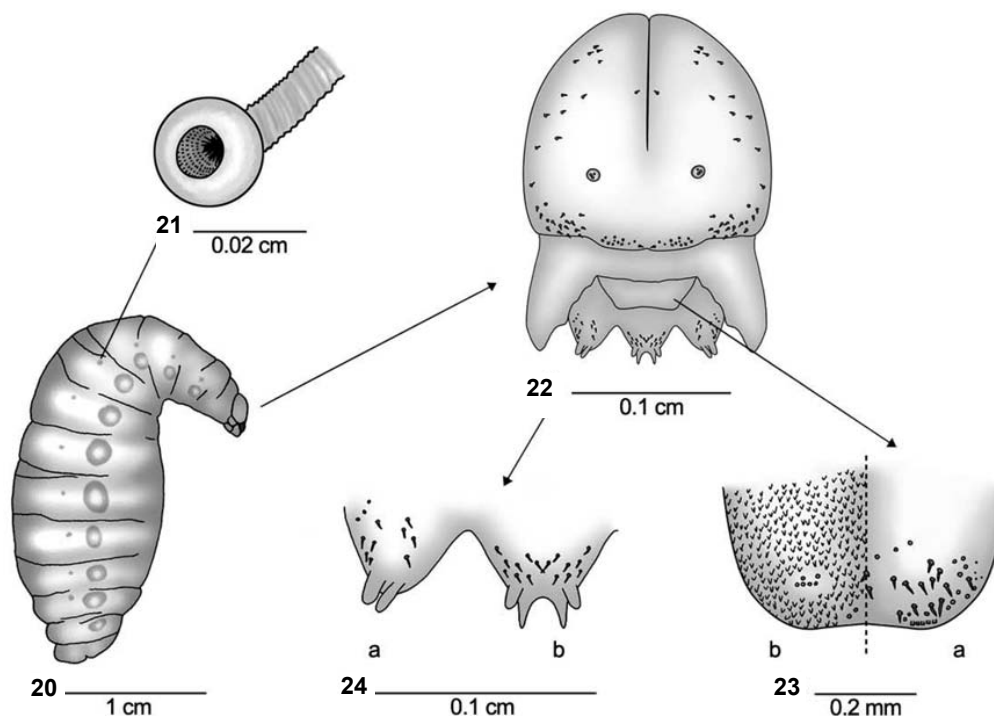
Aspecto general (Fig. 20): Cuerpo fusiforme ($l = 2.20$ cm, w (máxima) = 1 cm), adelgazado hacia el extremo anterior. Ano terminal, a modo de hendidura transversal, con el lóbulo supra-anal ligeramente mayor que el infra-anal. Lóbulos pleurales bien desarrollados. Tegumento con setas escasas y dispersas ($l = 25$ μm) y microespínulas ($l = 5$ μm).

Espiráculos ($d = 170-180$ μm , $n = 12$) (Fig. 21): Paredes del atrium con hileras concéntricas de asperezas, siendo los espiráculos del protórax de mayor tamaño que el resto. Abertura subatrial con espínulas ramificadas.

Cranium: ($w = 1,4$ mm, h (incluyendo el clípeo) = 1,5 mm) (Fig. 22): Con pequeñas setas dispersas ($l = 10$ μm); presencia de sensilas placoideas cerca de la inserción de las mandíbulas. Sutura coronal y bandas parietales presentes. Órbitas antenales circulares ($d = 95$ μm); papila antenal ($l = 32 \times 30$ μm) bien desarrollada, con tres sensilas apicales. Clípeo con setas ($l = 10$ mm) y sensilas ($d = 5-10$ μm).

Labrum ($w = 650$ μm ; $h = 190$ μm) (Fig. 23a): Ligeramente emarginado, con alrededor de 28 setas ($l = 20-30$ μm), 38 sensilas placoideas ($w = 20$ μm) y 10-12 sensilas campaniformes (15×20 μm), estas últimas se encuentran en el margen apical.

Epifaringe (Fig. 23b) con espínulas ($l = 20 \mu\text{m}$), presentando dos zonas centrales sensoriales, una a cada lado, sin espínulas y pigmentadas, con 6 sensilas placoideas, también, 4 sensilas en la región central anterior.



Figuras 20-24 .- Larva madura de *Bembix bidentata* Vander Linden: (20) aspecto general; (21) espiráculo protorácico (atrium, abertura al subatrium, y el tronco traqueal); (22) cráneo (vista frontal); (23a) labrum; (23b) epifaringe; (24a) labium; (24b) maxila.

Aparato bucal:

Mandíbulas ($l = 600 \mu\text{m}$, en la base $w = 400 \mu\text{m}$) (Fig. 22) tri-cuadridentadas, sin setas.

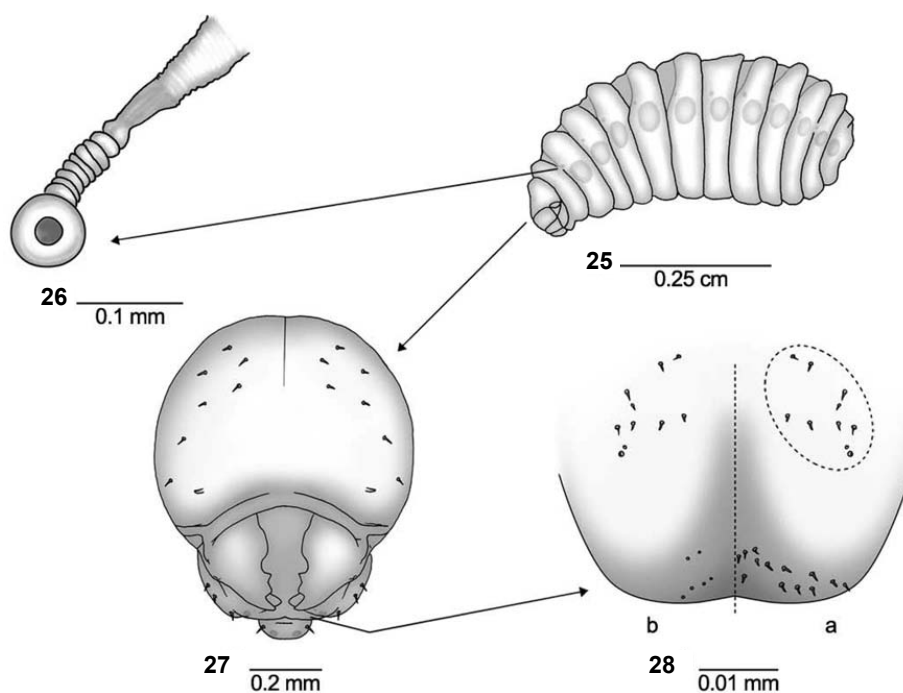
Maxilas ($l = 380 \times 360 \mu\text{m}$) (Fig. 24b) con un área lacinial provista de espínulas y setas (l de las setas $= 25 \mu\text{m}$) en la parte latero-externa. Galea ($170 \times 35 \mu\text{m}$) en forma de cuerno, ligeramente más pequeña que los palpos maxilares ($l = 175$, w

= 60 μm). Palpos maxilares con cinco sensilas en el ápice, 4 campaniformes y 1 placoidea.

Labium ($w = 340 \mu\text{m}$) (Fig. 24a) provisto de espínulas en la cara oral, y con setas en la parte inferior. Palpos labiales ($l = 140 \mu\text{m}$, $w = 40 \mu\text{m}$) más cortos que el orificio salival ($l = 160 \mu\text{m}$), con 5 sensilas en el ápice, 4 campaniformes y 1 placoidea.

Descripción de la larva de *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier, 1959)

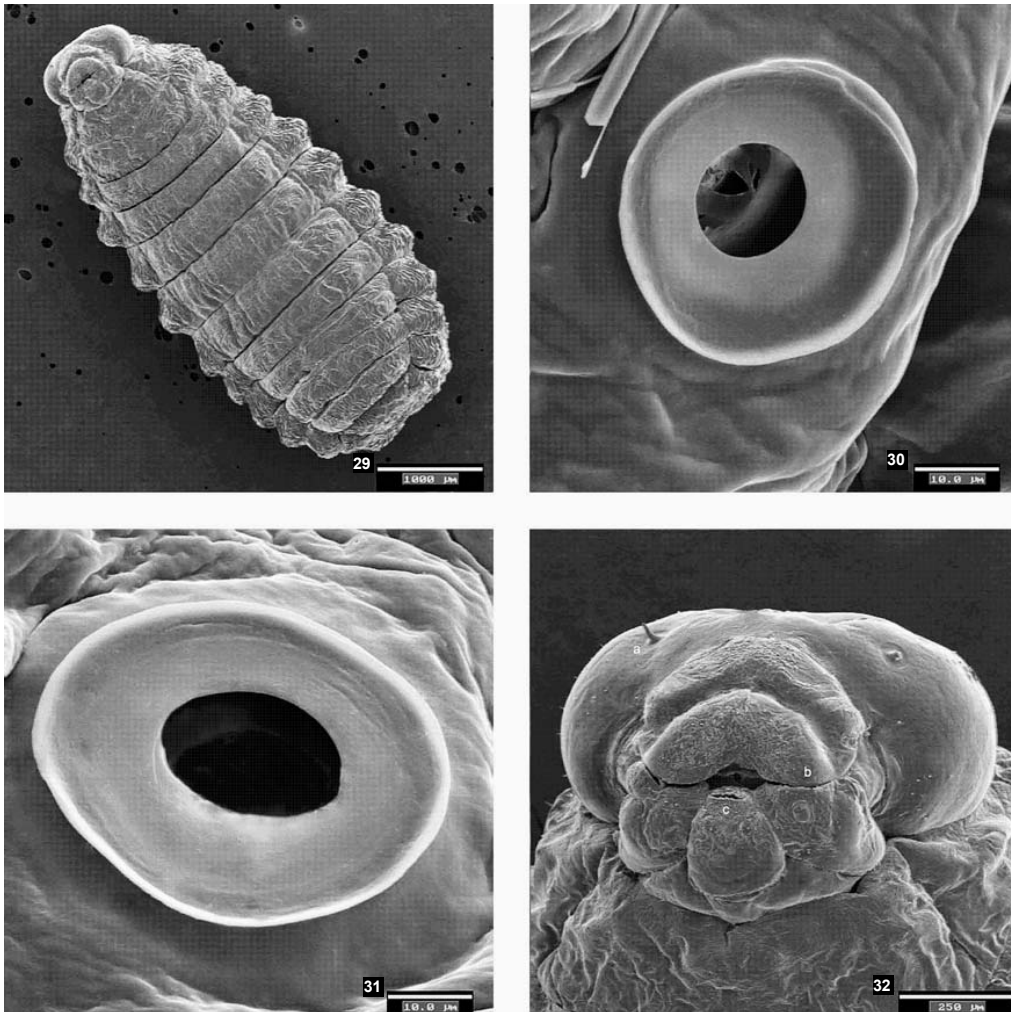
Esta descripción está basada en el estudio de una larva madura obtenida en Rabanera del Campo (Soria, España), en un nido de *B. bidentata*, con fecha 29 de junio de 2004.



Figuras 25-28.- larva madura de *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier): (25) aspecto general: vista lateral, (26) 2º espiráculo izquierdo (atrium, subatrium, y tronco traqueal), (27) cráneo (vista frontal); (28a) diferenciaciones labrum y el tegumento del cípeo. En esta figura, las setas y las sensilas del cípeo se muestran rodeadas por un círculo, (28b) epifaringe.

Aspecto general (Figs. 25, 29): Cuerpo robusto ($l = 0,5$ cm, $w = 0,2$ cm); segmentos abdominales divididos en dos anillos por pliegue transversal. Ano terminal, en forma de hendidura transversal. Lóbulos pleurales desarrollados. Tegumento con setas dispersas ($l = 9$ mm).

Espiráculos (d primer par = 60 μm , resto = 40-55 μm , x (media, el resto) = 52 μm , n = 12) (figs. 26, 30, 31) con peritreme; atrio y abertura en el subatrium sencillos, desnudos; subatrium con 9-15 protuberancias.



Figuras 29-32.- Larva madura de *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier): (29) aspecto general en vista ventral; (30) 1° espiráculo izquierdo; (31) 2° espiráculo izquierdo (detalle); (32) vista frontal de la cabeza con detalle la papila antenal (a), labro emarginado (b), y orificio salival (c).

Cranium ($w = 650 \mu\text{m}$, $h = 500 \mu\text{m}$) (Figs. 27, 32): Con setas escasas ($l = 10\text{-}15 \mu\text{m}$) dispuestas simétricamente. Sutura coronal bien desarrollada; bandas parietales ausentes. Órbitas antenales inconspicuas;

papilas antenales ($l = 50 \mu\text{m}$, $w = 10 \mu\text{m}$) (Fig. 32a) largas, situadas en la mitad basal del cráneo, con tres sensilas apicales. Clípeo con 10 setas ($l = 10\text{-}20 \mu\text{m}$) y 2 sensilas ($w = 5 \mu\text{m}$).

Labrum ($w = 400 \mu\text{m}$; $h = 170 \mu\text{m}$) (Fig. 28a, 32b emarginado, con alrededor de 26 setas ($l = 10\text{-}20 \mu\text{m}$).

Epifaringe (Fig. 28b) con 12 sensilas ($d = 5 \mu\text{m}$).

Aparato bucal:

Mandíbula ($l = 450 \mu\text{m}$, $w = 200 \mu\text{m}$) (fig. 27) cuadridentada, con dientes en planos diferentes.

Maxila ($l = 270 \mu\text{m}$, $w = 100 \mu\text{m}$) con 3 setas ($l = 15 \mu\text{m}$) en la parte externa. Palpos maxilares ($12 \times 8 \mu\text{m}$) con 2 sensilas en el ápice, una de ellas más desarrollada; galea diferenciada ($10 \times 25 \mu\text{m}$).

Labium ($w = 180 \mu\text{m}$) con 2 setas ($l = 12 \mu\text{m}$) detrás de los palpos; palpos labiales ($14 \times 12 \mu\text{m}$) con 4 sensilas en el ápice, una de ellas mayor tamaño, orificio salivar (Fig. 32c) con forma de hendidura transversal ($w = 85 \mu\text{m}$).

Descripción de la larva de *Chrysura hybrida* (Lepeletier, 1806)

La descripción está basada en el estudio de una larva madura, obtenida en Rabanera del Campo (Soria, España), a partir de un nido de *B. bidentata*, en junio de 2003.

Aspecto general (Fig. 33): Cuerpo robusto ($l = 0,8$ cm, $w = 0,3$ cm), segmentos abdominales divididos en dos anillos mediante un pliegue transversal. Ano terminal, en forma de hendidura transversal. Lóbulos pleurales (Figuras 39, 41):

Desarrollados, con una seta en el ápice. Tegumento (Fig. 39, 40) con setas en cada segmento, dispuestas en una fila transversal ($l = 3-4$ μm).

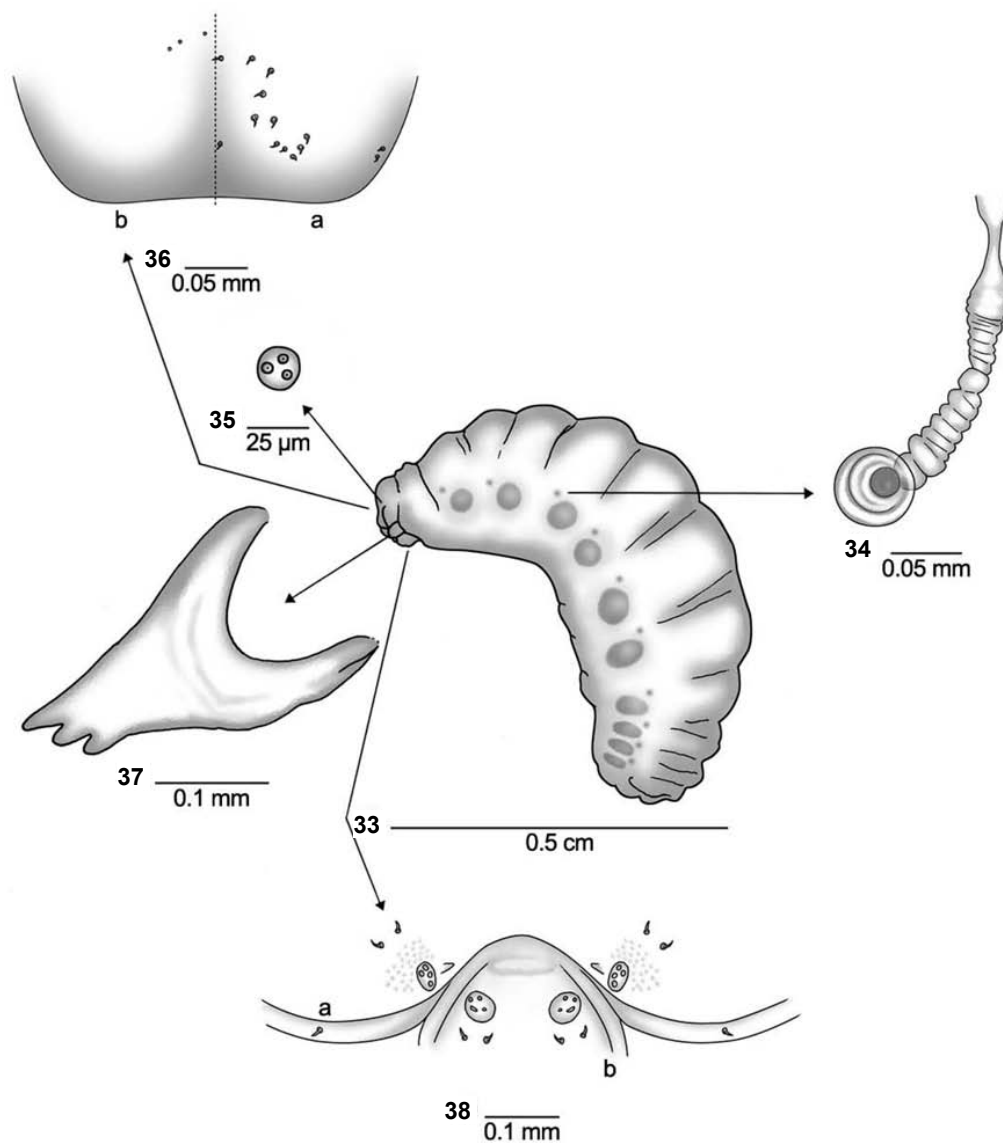
Espiráculos (d primer par = 60 μm , el resto = 43 - 58 μm , x (media, el resto) = 51,9 μm , n = 12) (Figs. 34, 41) con peritrema; atrium simple, desnudo.

Cranium con setas escasas ($l = 8$ μm). Sutura coronal poco desarrollada, bandas parietales ausentes. Órbitas antenales circulares (Fig. 35) ($d = 16$ μm), con tres sensilas en el centro.

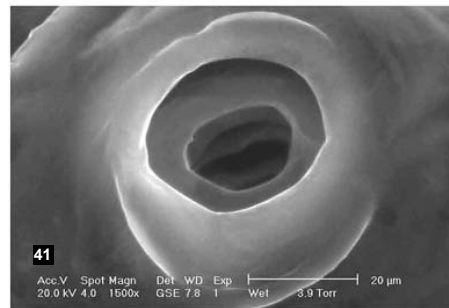
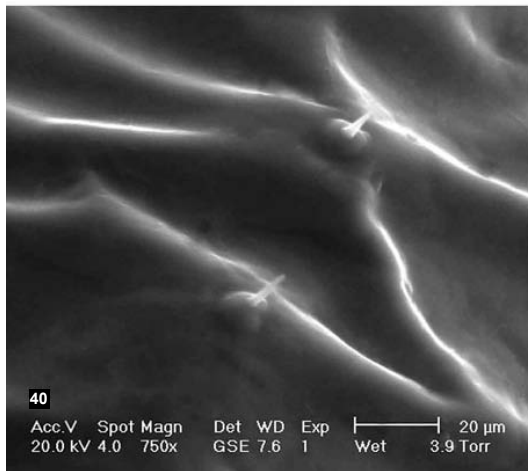
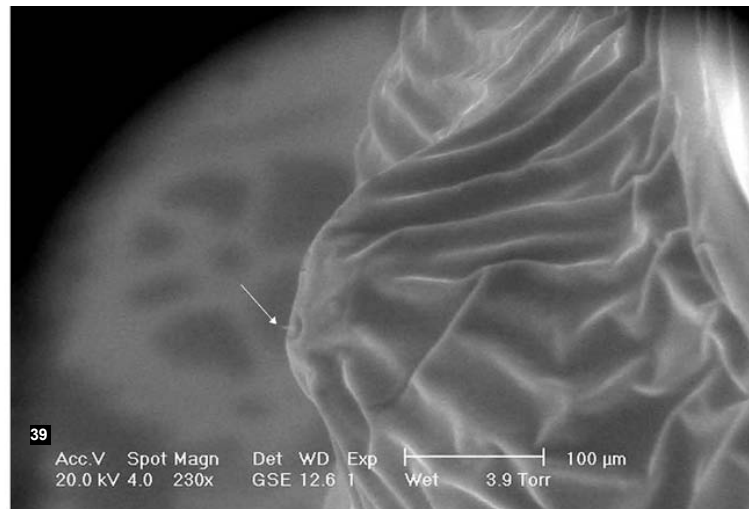
Clípeo (Fig. 42a) diferenciado, con 22 setas ($l = 7$ μm) distribuidas regularmente.

Labrum ($w = 350$ μm ; $h = 120$ μm) (Fig. 36a, 41, 42b) emarginado, con alrededor de 28 setas ($l = 7$ μm).

Epifaringe (Fig. 36b) con 6 sensilas.



Figuras 33-38.- larva madura de *Chrysura hybrida* (Lepeletier): (33) aspecto general, (34) 2° espiráculo izquierdo (atrium, subatrium y tronco traqueal), (35) órbitas antenales; (36a) labrum; (36b) epifaringe; (37) mandíbula; (38a) maxila; (38b) labio.



Figuras 39-41.- larva madura de *Chrysura hybrida* (Lepelletier): (39) detalle de seta en el ápice de un lóbulo pleural;(40) setas del tegumento; (41) 1° espiráculo izquierdo (detalle).

Aparato bucal: Mandíbula (l = 260 μm , w = 140 μm) (Fig. 37) tridentada.

Maxila (w = 120 μm) (Fig. 38a) con setas (l = 14 μm) en la zona externa.

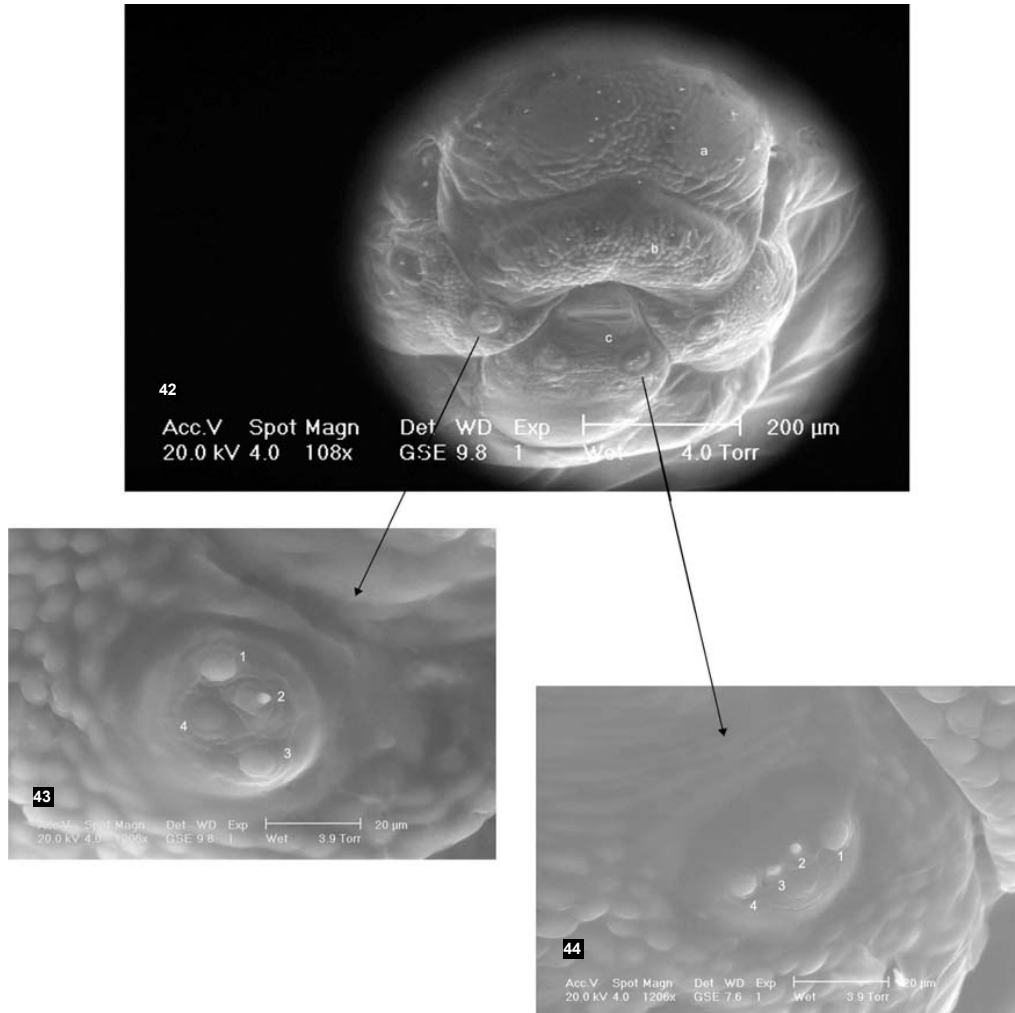
Palpo maxilar (20 x 40 μm) (Fig. 43) con 4 sensilas en el ápice.

Galea (10 x 10 μm).

Labium (h = 280 μm , w = 160 μm) (Fig. 38b) con 4 setas (l = 12 μm) detrás de los palpos.

Palpos labiales (40 x 40 μm) (Fig. 44) con 4 sensilas en el ápice.

Orificio salival (figs. 41, 42c) con forma de hendidura transversal (w = 90 μm).



Figuras 42-44: larva madura de *Chrysura hybrida* (Lepeletier): (42) cípeo (a) setas (ver flecha), y detalle del labrum (b) orificio salival (c); palpos maxilares (43) y palpos labiales (44) que muestran la sensila en el ápice.

Descripción de la larva de *Smicromyrme rufipes* (Fabricius, 1787)

La descripción se basa en una prepupa obtenida, en Rabanera del Campo (Soria, España), en un nido de *B. bidentata*, datado en septiembre de 2003. La descripción está de acuerdo con la ofrecida por Grandi (1961), a la cual deberían añadirse los siguientes caracteres:

Aspecto general: Tegumento con espínulas dispersas ($l = 12 \mu\text{m}$) y setas ($l = 20\text{--}3 \mu\text{m}$). Espiráculos abdominales y metatorácicos con el atrio revestido con asperezas; abertura en el subatrio muy bien diferenciada y desnuda; subatrium muy desarrollado ($d = 80 \mu\text{m}$), con 6 protuberancias (Fig. 45).

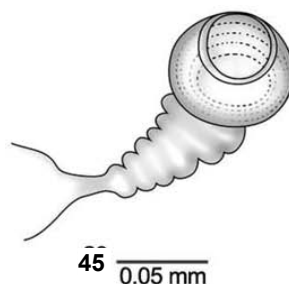


Figura 45.- larva madura de *Smicromyrme rufipes* (Fabricius): espiráculo (atrium, subatrium y tronco traqueal).

Discusión

La morfología larvaria de las especies europeas pertenecientes al género *Bembix* Fabricius ha sido estudiada por Asís et al. (1989, 1992, 1997) y Grandi (1926a, b; 1928). Basándose en la quetotaxia corporal. Asís et al. (1997) separaron las ocho especies europeas de este género, de las cuales se conocían las larvas maduras, en dos grupos bien definidos:

- a) Un primer grupo caracterizado porque las especies muestran setas desarrolladas ($> 65 \mu\text{m}$) y numerosas espínulas en el tegumento (*Bembix flavescens bolivari* Handlirsch, 1893; *B. oculata* Panzer, 1801 y *B. rostrata* (Linnaeus, 1758).
- b) Un segundo grupo en el que las setas del tegumento son mucho más pequeñas ($<40 \mu\text{m}$) y las espínulas están ausentes o son muy escasas (*Bembix merceti* J.Parker; *B. olivacea* Fabricius, 1778; *B. sinuata* Panzer, 1804; *B. tarsata* Latreille, 1809 y *B. zonata* Klug, 1835). Este segundo grupo incluiría también la larva descrita de *B. bidentata*.

En cuanto a otros los estados de carácter que podrían ser utilizados en la identificación de las larvas maduras de especies europeas de *Bembix* (Asís et al., 1992, 1997), cabe mencionar que en la larva de *B. bidentata* aquí descrita, se observó una cierta variabilidad en los dos caracteres siguientes:

- a) El número de dientes en las mandíbulas.
- b) El número de sensilas cupuliformes en el margen del labrum.

En contraste, la relación longitud de la papila antenal/anchura de la órbita antenal es constante.

No obstante, al estar estos resultados basados solamente en dos larvas maduras, sería conveniente estudiar un mayor número de individuos de esta y otras

especies del género para determinar si este carácter puede utilizarse para diferenciar la larva madura en la fase larvaria de *Bembix*.

En cuanto a los crisídidos, su biología es poco conocida. La mayor parte de la información sólo hace referencia a su identidad, e incluso ésta es escasa (Evans, 1966; Krombein, 1967; Kimsey y Bohart, 1990). Por lo tanto, no es sorprendente que, hasta la fecha, los hospedadores conocidos de *Chrysura* hayan sido abejas de la familia Megachilidae (Hicks, 1934; Kimsey y Bohart, 1990). En este sentido, se debe ampliar la gama de hospedadores a la familia Crabronidae.

La descripción de las larvas maduras de dos especies de crisídidos (una de ellas perteneciente a un género cuya morfología de la larva madura era desconocida), proporciona nueva información que pone de manifiesto la importancia de los caracteres larvarios a la hora de establecer las relaciones filogenéticas de esta familia.

Las larvas maduras de *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier) y *Chrysura hybrida* (Lepeletier) muestran estados de carácter que definen el último estado larvario de Chrysididae, Chrysidinae y Chrysidini. La familia Chrysididae se define por la presencia de labrum con sensilas y peritreme bien desarrollado. La subfamilia Chrysidinae puede caracterizarse por las siguientes autapomorfías:

- a) Tegumento con setas.
- b) Labrum con más de dos setas.

Las larvas maduras de la tribu Chrysidini se caracterizan por mostrar los segmentos abdominales divididos en dos anillos y poseer un cranium con 5 o más pares de setas.

En las larvas estudiadas, tras analizar 15 caracteres con importancia en el establecimiento de la filogenia del grupo (Tormos et al., 2001, 2006), se puede concluir que existen autapomorfías que definen, dentro de la tribu Chrysidini, al género *Chrysidea* (Tabla I).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
CHRYSIDIDAE, CHRYSIDINAE, CHRYSIDINI															
<i>Caenochrysis doriae</i> (Gribodo)	A	A	B	A	B	A	A	A	B	A	B	B	A	D	B
<i>C. mucronata</i> (Brullé)	A	A	B	A	B	A	A	A	A	A	B	B	A	C	B
<i>C. sayi</i> Bohart	A	A	B	A	B	A	A	A	A	A	B	B	A	C	A
<i>Chrysidea disclusa</i> (Linsenmaier)	A	A	B	B	B	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B
<i>Chrysis angustula</i> Schenk	A	A	B	B	B	A	B	A	A	A	B	B	A	B	A
<i>C. cembraicola</i> Krombein	A	A	B	B	B	A	B	A	A	B	B	A	B	B	B
<i>C. cessata</i> Buysson	A	A	B	B	B	A	B	A	A	A	B	B	A	B	B
<i>C. fulgida</i> Linnaeus	A	A	B	B	B	A	B	A	A	A	B	B	B	B	A
<i>C. gracillima</i> Förster	A	A	B	B	B	A	B	A	A	B	B	B	A	B	B
<i>C. inaequidens</i> Dahlbom	A	A	B	B	B	A	B	A	A	A	B	B	A	B	B
<i>C. inflata</i> Aaron	A	A	B	B	B	A	B	A	A	A	B	B	A	B	A
<i>C. nitidula</i> Fabricius	A	A	B	B	B	A	B	A	A	A	B	B	A	B	B
<i>C. smaragdula</i> Fabricius	A	A	B	B	B	A	B	A	A	A	B	B	A	B	B
<i>Chrysura hybrida</i> (Lepelletier)	A	A	B	B	B	A	B	A	A	B	B	B	B (4)	C	B
<i>C. pacifica</i> (Say)	A	A	B	B	B	A	B	A	A	A	B	B	B	(6)	C
<i>C. sonorensis</i> (Cameron)	A	A	B	B	B	A	B	A	A	A	B	B	A	A	C
<i>Exochrysis tolteca</i> (Mocsáry)	A	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	B	(3)	A
<i>Stilbum cyanura</i> (Förster)	A	A	B	A	A	A	B	C	A	A	B	B	A	B	A
<i>Trychrysis cyanea</i> (Linnaeus)	A	A	B	B	B	A	B	A	A	A	B	B	B	(3)	C
CHRYSIDIDAE, CHRYSIDINAE, ELAMPINI															
<i>Hedychridium elegantulum</i> Buysson	B	A	B	A	B	B	A	A	A	B	B	B	B	(4)	B
<i>H. solierellae</i> Bohart & Brumley	B	A	B	B	B	B	A	A	A	A	B	B	A	B	B
<i>Philoctetes intermedius</i> (Aaron)	B	A	B	B	B	B	A	A	A	A	B	B	B	(4)	B
<i>Omalus biacinctus</i> (Buysson)	B	A	B	A	B	B	A	A	A	A	B	B	B	(4)	B
<i>O. aeneus</i> (Fabricius)	B	A	B	B	B	B	A	A	A	A	B	B	B	(4)	B
<i>Pseudolopyga taylori</i> (Bodenstein)	B	A	B	B	B	B	A	A	A	A	B	B	A	C	B
CHRYSIDIDAE, AMISEGINAE															
<i>Adelpho anisomorphae</i> Krombein	B	B	B	B	B	C	B	B	A	A	B	B	B	(3)	C
<i>Myrmecomimesis bispinosus</i> (Riek)	B	B	B	B	B	C	B	B	A	A	B	B	B	(3)	C
BETHYLIDAE	B	B	B	A	B	B	A/B	B	A/B	B	B	A/B	A	D	B

Tabla I: Caracteres utilizados en la tipificación de las larvas maduras de Chrysididae. - Segmentos abdominales: (1) todos divididos en dos anillos (A); no todos divididos en dos anillos (B). - Tegumento: (2) con setas (A); sin setas (B). (3) con espinas (A); sin espinas (B); espiráculos: (4) atrio con asperezas o líneas débiles en circunferencia (A); atrio sin asperezas o líneas débiles en la circunferencia (B). (5) abertura subatrium con espinas (A); abertura subatrium sin espinas (B) Cranium: (6) con 5 o más pares de setas (A); con 1 a 4 pares de setas (B); sin setas (C) papilas antenales: (7) más amplio (A); tan largo como ancho o más ancho que largo (B). (8) con tres sensilas en el ápice (A); con dos sensilas (B); con cuatro sensilas (C) Labro: (9). Emarginado (A); no emarginado (B). (10) con sensilas (A); sin sensilas (B) Mandíbulas: (11) con setas en la base (A); sin setas en la base (B) maxilares. (12). con espínulas (A), sin espínulas (B) palpos maxilares: (13) con sensilas en el ápice (A), con un número diferente de sensilas (B) Galeas: (14). muy desarrolladas ($\geq 78 \mu\text{m} \times 57 \mu\text{m}$) (A); desarrollo normal ($7-29 \mu\text{m} \times 9-39 \mu\text{m}$) (B); poco desarrolladas ($3-10 \mu\text{m} \times 3-10 \mu\text{m}$) (C), ausentes (D) Labio: (15) margen papiloso (A), no papiloso (B).

Este taxón se caracteriza por mostrar una combinación de los siguientes estados de carácter (Tabla I):

- a) Atrio sin asperezas o líneas débiles en la circunferencia (un estado de carácter compartido con los géneros *Chrysis* Linnaeus, *Chrysura*, *Stilbum* Spinola y *Trichrysis* Lichtestein).
- b) Papilas antenales más largas que anchas (estado de carácter compartido con el género *Caenochrysis* Kimsey y Bohart).

Chrysura hybrida (Lepeletier) se caracteriza, dentro de su género, por la autapomorfía “palpos maxilares con 4 sensilas en el ápice” (Tabla I).

Teniendo en cuenta los caracteres observados en el presente estudio, la larva madura de *Smicromyrme rufipes* (Fabricius), a diferencia de las otras especies de *Smicromyrmini* descritas, muestra los siguientes rasgos (Tabla II):

- a) Cabeza sin bandas parietales.
- b) Sutura frontoclipeal distinta.
- c) Labium con más de ocho setas apicales y sin papilas apicales.

Aunque no existe una autapomorfía que permita definir a la larva madura de *Smicromyrme* Thomson, dentro del conjunto de la familia Mutillidae, el último estado larvario de este género se incluye dentro de los Mutillinae, al mostrar en el labium más de ocho setas apicales y no poseer papilas apicales.

Characters	Taxa							
	Mutillinae Smicromyrmini		Myrmosinae	Sphaerophthalminae Sphaerophthalmini				
	<i>Nemka</i>	<i>Smicromyrme</i>	<i>Myrmosula</i>	<i>Dasymutilla</i>	<i>Pseudomethoca</i>	<i>Sphaerophthalma</i>	<i>Odontophotopsis</i>	
	<i>N. viduata</i>	<i>S. rufipes</i>	<i>M. parvula</i>	<i>D. scaevola /chiron</i>	<i>P. frigida</i>	<i>S. pensylvanica</i>	<i>O. succinea</i>	
1	A	A	A	A	B	A	B	B
2	A	A	B	A	B	A	A	?
3	A	A	A	B	A	A	B	B
4	A	A	B	A		A	A	A
5	A	B	B	A		B	A	A
6	A	A	B	A		A	A	A
7	B	A	A	B	A	A	A	?
8	A	A	B	A		A	A	A
9	A	A	A	B	A	A	A	B
10	A	B	B	B		B	A	?
11	A	B	B	B		B	B	B

Tabla II. Los caracteres de las larvas maduras o prepupas de Mutillidae. Tegumento: (1): Con setas (A), sin setas (B) Abdomen: (2) segmento anal redondeado por encima y por debajo de la hendidura transversal anal (A), segmento abdominal alargado, sobresaliendo por encima del ano (B). Espiráculos: (3): con atrio con asperezas (A), inerme (B), (4) subatrium alargado (A), subatrium no diferenciado (B) Cabeza: Bandas parietales (5): presentes (A), ausentes (B); órbitas de las antenas (6): Situadas por debajo de la mitad de la cabeza (A), situadas en medio, o por encima de la mitad de la cabeza (B); sutura frontoclipeal (7): diferenciada (A), indiferenciada (B) Mandíbulas: (8): con el diente más pequeño basal (A), con cuatro dientes apicales subiguales (B) maxilas: palpos maxilares (9): con cuatro sensilas apicales (A), con tres sensilas apicales (B) Labium: (10): con ocho setas apicales (A), con un mayor número de setas apicales (B); (11) : con dos papilas apicales (A), sin papilas apicales (B).

Patrones de actividad, en función del tipo de recurso explotado, de enemigos naturales (Hexapoda, Insecta) de *Bembix rostrata* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Crabronidae)

Resumen

Los nidos de himenópteros son atacados frecuentemente por una amplia gama de parasitoides y cleptoparasitoides. Cualquiera que sea el recurso utilizado (larvas hospedadoras o presas disponibles) es probable la competencia inter-específica, debido a que tanto las presas con fines pedotróficos, como las larvas de hospedadores y enemigos naturales, se encuentran en el mismo nido. En el presente capítulo se estudian los patrones de actividad, tanto a escala temporal como espacial, de nueve especies de enemigos naturales (tres de crisídidos, dos de sarcófagos, una de mutílido y tres de formícidos) que se localizaron en una agregación de nidos de *Bembix rostrata* (Linnaeus).

Los patrones de actividad diaria variaron entre especies. Las tres de crisídidos y una de sarcófago (y, casi significativamente, la otra especie de sarcófago) mostraron una distribución cuadrática positiva. Esta distribución se superpone con la actividad de aprovisionamiento del hospedador, y está en consonancia con el hecho de que estas especies actúan sobre todo como cleptoparasitoides probablemente atraídas por las hembras que regresan a su nido transportando presas para aprovisionar a su larva.

Por otro lado, el mutílido mostró una distribución cuadrática negativa, y los formícidos no mostraron ninguna tendencia reconocible. Siendo los mutílicos parasitoides estrictos y las hormigas depredadoras generalistas, estas especies no

se benefician del hecho de concentrar su actividad durante las horas de máximo aprovisionamiento del hospedador.

A nivel espacial, se detectaron algunas correlaciones positivas entre la actividad de los enemigos naturales y la densidad de aprovisionamiento del hospedador, que, sin embargo, se volvió a menudo negativa al realizar un análisis por nido.

Un análisis de componentes principales mostró que una de las especies de hormigas y el mutílido se distribuyeron, en tiempo y espacio, mucho más alejadas del hospedador que los otros enemigos naturales, así como de las asociaciones entre los patrones de actividad de todos los cleptoparasitoides. Por lo tanto, la superposición de recursos de aprovisionamiento adquiere un papel clave en la adaptación de los patrones de actividad dentro de los gremios de los enemigos naturales.

Introducción

Muchos himenópteros aculeados solitarios, que construyen nidos, como avispas y abejas, son a menudo víctimas de representantes de muchas familias de insectos (en adelante, enemigos naturales). Estos enemigos naturales incluyen una amplia gama de dípteros y otros himenópteros (ver por ejemplo, Bohart y Menke, 1976; O'Neill, 2001; O'Neill y Evans, 2007; Wcislo et al., 1994; Feldhaar, 2011).

Los enemigos naturales, en particular aquellos que atacan a sus fases preimaginales, pueden afectar considerablemente al éxito reproductivo de sus hospedadores (Simon-Thomas y Simon-Thomas, 1972), y, adicionalmente, pueden ejercer una presión de selección natural sobre los mismos, pudiendo redundar ésta en una reducción del parasitoidismo (Wcislo, 1985).

Entre los insectos enemigos naturales de aculeados que construyen nidos, se reconocen tres tipos de estrategia de búsqueda de alimento:

- a) Algunas especies presentan cleptoparasitoidismo -es decir, explotan los recursos pedotróficos aportados por la hembra hospedadora para su prole- poniendo sus huevos en nidos de otras especies para evitar el cuidado de las crías (O'Neill, 2001); ejemplos clásicos de cleptoparasitoidismo son las “abejas cuco” (Halictidae) y las “moscas jorobadas” (Phoridae) de pequeño tamaño (1-8 mm) (Michener, 2000; Disney, 1994). En aquellas ocasiones en las que se produce conjuntamente la explotación de los recursos alimenticios y larvarios como ocurre en algunas “avispa cuco” (Chrysididae), su estrategia de búsqueda de alimento también se denomina cleptoparasitoidismo (Polidori et al., 2011).
- b) Otras especies muestran parasitoidismo, es decir, una relación interespecífica intermedia entre depredación y parasitismo.

Los parasitoides depositan un huevo en o sobre la larva del hospedador, que es consumida durante el desarrollo del parasitoide (Godfray, 1994); un ejemplo clásico está representado por las “hormigas aterciopeladas” (Mutillidae) (Brothers et al., 2000).

- c) Por último, se conocen algunas especies cuyos individuos actúan como depredadores o saprófagos generalistas en himenópteros excavadores de nidos, es decir, que capturan y se alimentan de una avispa o una abeja adulta [por ejemplo, algunas hormigas (Formicidae) y “moscas ladronas” (Asilidae)], o que roben la presa, restos de ella o larvas desde el interior de los nidos (como algunas hormigas) (Feldhaar, 2011).

A partir del concepto de las estrategias mencionadas, se deduce que cleptoparasitoides, parasitoides y depredadores no utilizan el mismo recurso pedotrófico (adultos, fases preimaginales del hospedador o bien presas aportadas por la hembra del mismo), y se podría esperar que sus patrones de actividad temporal difieran cuando compartan la misma especie de abeja o avispa como hospedador. De hecho, el rango de posibilidades de estos organismos para poder aprovecharse de sus hospedadores es, en principio, muy estrecho, pudiendo variar con el tipo de recurso (Wcislo, 1987). Por tanto, cleptoparasitoides y depredadores deben ser más activos en períodos del día en los que hay una mayor actividad de aprovisionamiento por parte del hospedador (cuando tienen más probabilidades de encontrar presas y adultos fuera de sus nidos), mientras que los parasitoides muestran un patrón de actividad diaria independiente del patrón de alimentación del hospedador (larvas maduras y prepupas tienen la misma probabilidad de abundancia a cualquier hora del día).

Por otro lado, los enemigos naturales deben concentrarse en áreas donde estén presentes más hospedadores, con el fin de aumentar la posibilidad de atacar al

mayor número posible en el menor período de tiempo. Así pues, su presencia está en función de la densidad de nidos.

Además, la presencia de más de una especie de enemigos naturales se traduce en competencia inter-específica, dado que el aprovisionamiento y las larvas del hospedador se localizan en el mismo lugar (el nido), de modo que la visita al nido de una especie puede interferir con la visita de otra. Por tanto, la actividad de búsqueda de alimento de especies de enemigos naturales puede estar bajo una doble presión: por un lado, coincide en tiempo y en espacio con la explotación de recursos del hospedador, y, por otro lado, trata de evitar la coincidencia con otros enemigos naturales que explotan el mismo recurso, para de esta manera reducir la competencia.

A pesar de la abundancia de enemigos naturales en las agregaciones de hospedadores himenópteros, estas predicciones no se han comprobado hasta la fecha, y los resultados disponibles muestran cierta variabilidad. Por ejemplo, la superposición temporal entre cleptoparasitoides y hospedadores se ha detectado en algunas especies, pero en otras no (Polidori et al., 2009a, 2010a), y la relación espacial de densidad apareció en algunos sistemas, pero no en otros (Rosenheim, 1990). Las diferentes respuestas de comportamiento co-evolutivo, por parte de los hospedadores, puede explicar al menos parcialmente esta variación en los resultados (Polidori et al., 2010a). En un estudio reciente, Polidori et al. (2009a) encontraron que los parasitoides (mutílicos del género *Myrmilla*) y cleptoparasitoides (“abejas cuco” del género *Sphexodes*) separan su actividad, en una agregación de nidos de abejas excavadoras, de acuerdo con estas predicciones. Sin embargo, las cosas se complican más, cuando especies de enemigos naturales, con más de un tipo de estrategia de búsqueda de alimento, comparten el mismo hospedador.

Por lo tanto, es necesario contribuir a aumentar la disponibilidad de datos cuantitativos sobre los patrones de actividad para construir un modelo fiable de las interacciones dinámicas hospedador-enemigos naturales.

Pretendemos cubrir este vacío, con el estudio de los patrones temporales y espaciales de diferentes especies de himenópteros y dípteros que son enemigos naturales y que atacan a una agregación de nidos de la avispa excavadora *Bembix rostrata* (Linnaeus), y, así mismo, comprobar las predicciones mencionadas anteriormente. Esta especie es conocida por presentar una amplia gama de enemigos naturales: varias especies de Diptera de la familia Sarcophagidae y de Hymenoptera [especies pertenecientes a familias Chrysididae, Mutillidae y Formicidae (Larsson, 1986)]. Sarcófagidos y crisídidos (al menos las especies estudiadas aquí) son cleptoparasitoides (O'Neill, 2001). Los mutílidos son parasitoides estrictos, atacando larvas maduras o prepupas del hospedador (Brothers et al., 2000). Por último, los Formicidae, actúan como depredadores o saprófagos generalistas (O'Neill y Evans, 2007).

Materiales y Método

Área de estudio y especies estudiadas

El estudio se realizó durante los meses de junio y agosto de 2006 en una zona situada en la llamada "Mallada Larga" en el Parque Natural de la "Dehesa del Saler" (Valencia, España).

En esta zona nidifica la avispa *Bembix rostrata* (Linnaeus) (Hymenoptera: Crabronidae), localizándose, en concreto, en un área con dunas de arena de aproximadamente 100 m². Una gran parte de la superficie del área presentaba el suelo desnudo, aunque alrededor del 40% estaba ocupado por vegetación (principalmente Chenopodiaceae y Juncaceae).



Figura 46: *Bembix* inyectando veneno a una presa, capturada en vuelo, para paralizarla.

Bembix rostrata (Linnaeus) es una avispa solitaria con distribución paleártica occidental. Las hembras de esta especie excavan sus nidos en el suelo y los aprovisionan con presas de dípteros previamente paralizadas (Fig. 46) que sirven de alimento para sus larvas (una larva por nido) (O'Neill y Evans, 2007).

El aprovisionamiento es progresivo, es decir, después de poner el huevo en el nido, la hembra aporta presas (Fig. 48) en función de las necesidades nutricionales de la larva (O'Neill y Evans, 2007).



Figura 47: *Bembix* retirando arena para entrar en el nido

Los nidos se localizan en suelos arenosos a unos 15 cm de profundidad y presentan una única celda de cría; la entrada del nido permanece cerrada con arena en ausencia de la hembra (Fig. 47) (durante el período de captura de presas o durante su propia alimentación en las flores) (O'Neill y Evans, 2007).

La especie es protándrica, los machos emergen varios días antes que las hembras y son patrullantes, llevando a cabo una especie de “competencia por desplazamiento” (scramble competition) para lograr el acceso a las hembras y la cópula (Schöne y Tengo, 1981).



Figura 48: *Bembix* (hembra marcada con colores amarillo, blanco y verde para su seguimiento) transportando un díptero hacia su nido (observar sombra del díptero)

Se estudiaron las siguientes especies que actúan como enemigos naturales de *B. rostrata* en el área de estudio:

▲ Tres especies de Formicidae (Hymenoptera):

- *Cataglyphis albicans* (Roger, 1859).
- *Messor bouvieri* Bondroit, 1918.
- *Crematogaster scutellaris* (Olivier, 1792).

▲ Tres especies de Chrysididae (Hymenoptera):

- *Holopyga merceti* Kimsey, 1991.
- *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier, 1959).
- *Chrysura hybrida* (Lepeletier, 1806).

▲ Dos especies de Sarcophagidae (Diptera):

- *Metopia grandii* Venturi, 1953.
- *Senotainia albifrons* (Rondani, 1859).

▲ Una especie de Mutillidae (Hymenoptera):

- *Smicromyrme rufipes* (Fabricius, 1787).

De estas especies, solo se poseen datos, sobre su comportamiento y ecología, de los formícidos. Del resto sólo se conocen, en algún caso, los hospedadores (Tabla III).

Familia	Especie	Biología	Referencias
Chrysididae	<i>Holopyga mereti</i>	Especie endémica de la Península Ibérica cuyos hospedadores son desconocidos	Míngo (1994)
Chrysididae	<i>Chrysidea dischisa</i>	Hospedador: <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden	Tormos et al. (2009)
Chrysididae	<i>Chrysura hybrida</i>	Hospedador: <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden, abejas megaquilidas	Tormos et al. (2009), Grandi (1951)
Sarcophagidae	<i>Metopia grandii</i>	Especie con escasa presencia en Europa; Esta mosca prefiere zonas de bosques húmedos; hospedador desconocido.	Povolny & Verves (1997)
Sarcophagidae	<i>Senotania albifrons</i>	Hospedador: <i>P. triangulum</i> F., <i>Prionyx pollens</i> Khl., <i>Sphex subnitens</i> Dhlb.; también registrada en nidos de <i>Bembix</i> cf. <i>arvensis</i>	Charykuliev & Myartzeva (1964), Verves (1979)
Mutillidae	<i>Smicromyrme rufipes</i>	Hospedador: <i>B. bidentata</i> y otros himenópteros con nidos en el suelo de las familias Crabronidae, Pompilidae y quizá Halictidae	Lelej (1985), Brothers et al. (2000)
Formicidae	<i>Cataglyphis albicans</i>	Una hormiga depredadora/carroñera adaptada a hábitats cálidos y secos	Wehner & Srinivasan (1981)
Formicidae	<i>Messor bomieri</i>	Una hormiga recolectora de semillas que también consume artrópodos que captura	Fernández-Escudero & A. Tinaut (1993)
Formicidae	<i>Crematogaster sartellaris</i>	Una hormiga generalista que busca su alimento principalmente en miel de abejas y restos de pequeños artrópodos.	Soria et al. (1994)

Tabla III: Información disponible en la literatura sobre el comportamiento y ecología de las especies enemigos naturales encontradas en la agregación de *Bembix rostrata*.

Toma de datos de campo

Para iniciar del estudio y poder observar la actividad de las avispas hembra y de sus enemigos naturales se escogieron al azar 10 cuadrados de 1m x 1m, los cuales fueron utilizados durante todo el estudio, estableciéndose diariamente una secuencia aleatoria para la realización de observaciones en cada uno de ellos. El estudio de la actividad de las hembras nidificantes y sus enemigos naturales se llevó a cabo desde finales de junio hasta finales de agosto de 2006. Cada día de observación, se llevaron a cabo entre 2 y 4 censos, entre las 9.00 y las 18.00 horas. Cada censo tenía 5 minutos de duración en cada uno de los 10 cuadrados de observación. Al final de la toma de datos de de campo, los 10 cuadrados habían sido muestreados entre 30 y 40 veces cada uno (entre tres y cuatro veces cada diez horas). En cada censo, se registraron las siguientes variables:

- a) Número de nidos de *B. rostrata* activos (es decir, siendo aprovisionados).
- b) Número vuelos de aprovisionamiento de *B. rostrata* (es decir, cuando regresa la hembra al nido con una con presa).
- c) Número de hembras de *B. rostrata* excavando nidos.
- d) Número de orificios practicados por *B. rostrata* [incluyendo los de emergencia de adultos, intentos de excavación de nuevos nidos, “sleeping burrows”, falsos nidos para confundir a los enemigos naturales, (véase Evans, 1966a)].
- e) Actividad de los distintos enemigos naturales. Con el término “actividad” se expresa el número de individuos que entran en el cuadrado durante el censo (todas las especies excepto Formicidae) o el número de individuos registrados al mismo tiempo en el cuadrado durante el censo (Formicidae).

Análisis estadístico

Al no presentar los datos de las diferentes variables una distribución normal (Jarque-Bera test: $6,4 < JB < 340,5$; $0,04 < P < 0,0001$), se transformaron antes de la realización de los análisis. Los datos de las variables “número de nidos activos por cuadrado” y “número de orificios por cuadrado” se transformaron mediante la raíz cuadrada, mientras que a las medidas de la avispa hospedadora y a la actividad de los enemigos naturales se les aplicó una transformación logarítmica $\ln(x + 1)$, debido a que algunas muestras presentaban valor cero.

Se utilizaron regresiones paramétricas de mínimos cuadrados para evaluar la distribución de las actividades durante el día. Se comprobó si el modelo de regresión simple (lineal o cuadrática) encajaba con la distribución de los datos, proporcionando una aproximación razonable para describir la relación, aunque ello no implique que el modelo elegido represente la verdadera relación, ya que los mecanismos que subyacen a los patrones son desconocidos (Strohm et al., 2001; Polidori et al., 2009a, 2010a, 2010b).

Con los tests de correlación de Pearson se verificaron asociaciones lineales.

Para analizar las relaciones entre las actividades de las diferentes especies se utilizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) (Gotelli y Ellison, 2004), utilizando las medias de los valores obtenidos en los diferentes días de observación por cada período de una hora y cuadro ($10 \text{ cuadrados} * 10 \text{ horas} (9.00-18.00) = 100$) y las actividades de la especie como variables ($n = 13$). Las variables se colocaron, después de la rotación Varimax, en el espacio de los dos primeros componentes principales.

Los valores propios y “ratios” de las varianzas analizadas se calcularon para todos los componentes principales, siguiendo la regla común de interpretar sólo aquellos componentes que contribuyen más del 5% de la varianza total (Gotelli y Ellison, 2004).

Resultados

Enemigos naturales y su comportamiento

El comportamiento general mostrado por los enemigos naturales estudiados difiere en algunos aspectos, que dependen tanto del recurso utilizado como de algunas de las estrategias peculiares utilizadas para optimizar la manera de llegar a las celdas de cría del hospedador.

La mayoría de las interacciones entre las tres especies de **hormigas** (Fig. 49,50) y *B. rostrata* se limitaron a aprovechar los restos de presas sacados de los nidos por las avispa hembra, que transportaron posteriormente las hormigas obreras a sus propios nidos (es decir, no actuaban en estos casos como enemigos naturales).

No obstante, al menos en dos especies de hormigas (*C. albicans* y *M. bouvieri*) se observó que actuaban también como depredadores de machos y hembras adultos de *B. rostrata*.



Figura 49: *Cataglyphis albicans* (Roger)
(Will Ericson - www.antweb.org)

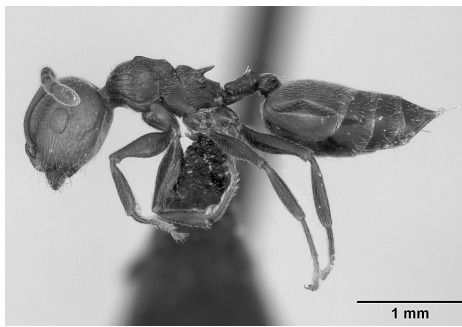


Figura 50: *Crematogaster scutellaris* (Olivier)
(April Nobile - www.antweb.org)

En días especialmente fríos, se observó a las obreras de estas especies atacando a avispas, cuando éstas permanecían casi inmóviles en el suelo, incapaces de volar debido a la baja temperatura. Durante la actividad normal, en los días más calurosos, las hormigas no parecían atraídas por las avispas que, en todo caso, volaron lejos cuando se acercaban las hormigas.

Los dos **dípteros** estudiados mostraron estrategias diferentes. Las hembras de *Metopia grandii* Venturi trataban de buscar las entradas de los nidos de *B. rostrata* (“buscadores de orificios”, véase Wcislo,1986) para depositar sus larvas en el interior, por otro lado, las hembras de *S. albifrons* trataban de seguir a las avispas que regresaban a sus nidos con la presa en vuelo (“moscas satélite”, véase Polidori et al., 2009b) y poner el huevo en la presa en el momento en que la avispa abre el nido (Fig. 51).



Figura 51: *Senotainia albifrons* (Rondani), acechando a una hembra de *Bembix* mientras entra en el nido con una presa.

Los **crisídidos** (Fig. 52) se dedicaban a patrullar el área de nidificación, incluso se desplazaban cerca de los nidos, entrando en ellos cuando las hembras regresaban a aprovisionar el nido.



Figura 52: Detalle de un crisídido (*Chrysis pyrophana*)

Por último, las hembras de **mutílidos** (Fig. 53), al ser ápteras, patrullaban el lugar de nidificación desplazándose por el suelo, pudiendo entrar en los nidos abiertos o excavar los cerrados.



Figura 53: Hembra de mutílido (*Ronisia sp.*)

Patrones temporales de la actividad

La actividad diaria de aprovisionamiento de *B. rostrata* (valores tomados durante 5 minutos de observación por cuadrado), sigue una curva de tipo cuadrático durante todo el día ($R^2 = 0,61$, $n = 10$, $P = 0,008$), alcanzando un máximo desde las 11.00 hasta 13.00 de la mañana (Fig. 54a).

Por otro lado, la actividad de excavación no marcó una tendencia concreta a lo largo del día ($P > 0,05$ para los modelos lineales y cuadráticos) (Fig. 54a).

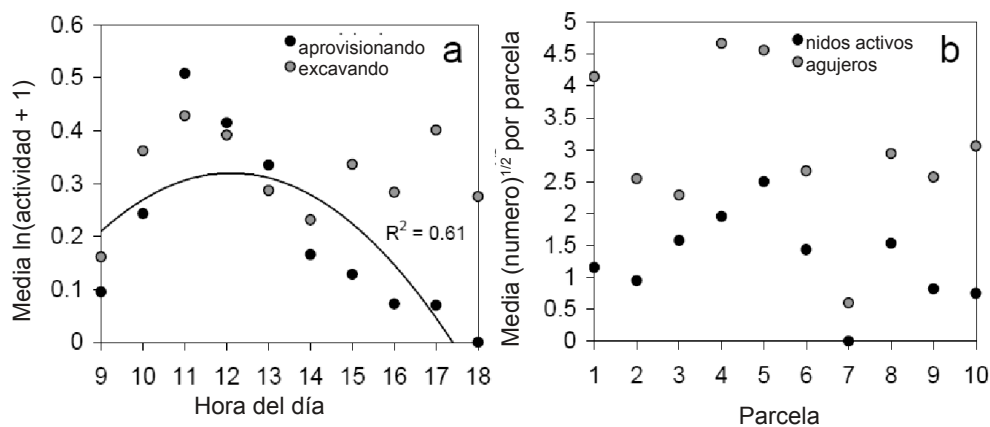


Figura 54: Actividad diaria de aprovisionamiento y excavación.

La distribución diaria de actividad variaba entre las especies de enemigos naturales.

Se detectó una tendencia cuadrática positiva en cuatro especies. El sarcófago *Metopia grandii* Venturi alcanzó un máximo desde las 12.00 a 14.00 ($R^2 = 0,83$, $n = 10$, $P < 0,001$) (Fig. 55a), mientras que los tres crisídidos fueron en general más activos tanto por la mañana como por la tarde (*Holopia merceti*: $R^2 = 0,62$, $n = 10$,

$P = 0,006$; *C. disclosa*: $R^2 = 0,47$, $n = 10$, $P = 0,03$; *C. hybrida*: $R^2 = 0,77$, $n = 10$, $P = 0,001$) (Fig. . 55b).

El otro sarcófago (*Senotania*) estudiado, no muestra ninguna tendencia clara, aunque se aproxima a una distribución cuadrática positiva ($R^2 = 0,35$, $n = 10$, $P = 0,07$) (Fig. 55a).

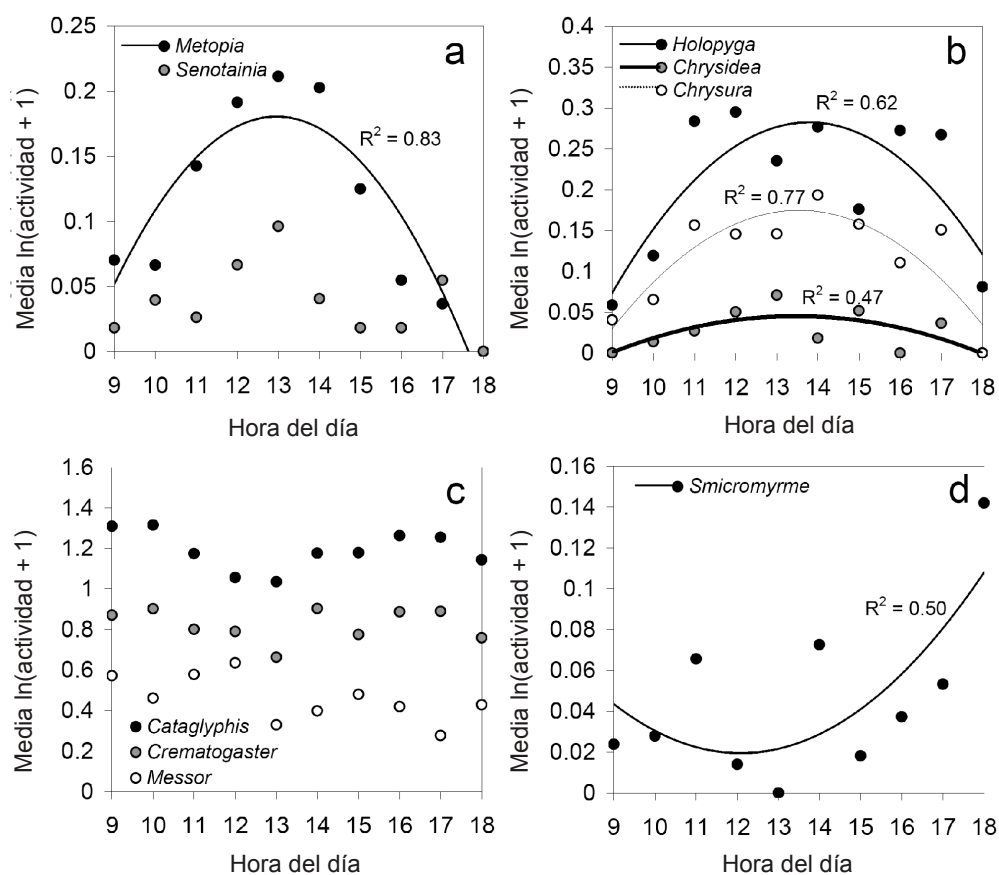


Figura 55: Distribución horaria de la actividad de los enemigos naturales

La actividad diaria de las tres especies de hormigas *Cataglyphis albicans* (Roger), *Crematogaster scutellaris* (Olivier) y *Messor bouvieri* Bondroit, aunque no siguen una

aproximación matemática simple, parecen estar más activas durante las primeras horas de la mañana (10.00-11.00) y por la tarde (16.00-17.00), dando la impresión de que su actividad disminuye en las horas centrales de la mañana (12,00-14,00). En este caso las tendencias no son claras y se detectaron distribuciones cuadráticas negativas y no significativas ($P > 0,05$) (Fig. 55c).

Por otro lado, el mutílido *Smicromyrme rufipes* (Fabricius) siguió una distribución cuadrática negativa a lo largo del día, siendo más activo durante la tarde ($R^2 = 0,50$, $n = 10$, $p = 0,022$) (Fig. 55d).

Patrones espaciales de la actividad

Los cuadrados estudiados incluyen alrededor de 1 a 7 nidos activos de *B. rostrata* y de 1 a 26 orificios de emersión o nidos abandonados (Fig. 54b). Los cuadrados con más nidos incluyen también más orificios (test de correlación de Pearson: $r = 0,78$; $n = 10$; $p = 0,007$). Sin embargo, las correlaciones espaciales de enemigos naturales con el hospedador cambian en función de la variable estudiada (nidos u orificios).

En los sarcophágidos *Senotainia albifrons* (Rondani) (test de correlación de Pearson, $r = 0,80$, $n = 10$, $P = 0,005$) y, marginalmente, en *Metopia grandii* Venturi (test de correlación de Pearson, $r = 0,64$, $n = 10$, $P = 0,045$) se ha visto correlacionada su actividad con el número de nidos (fig. 56a).

Una relación similar se detectó en la hormiga *Cataglyphis albicans* (Roger) (test de correlación de Pearson, $r = 0,92$, $n = 10$, $P < 0,0001$) (Fig. 56c).

Para el resto de especies de enemigos naturales no se encontraron correlaciones con el número de nidos de acogida (Figura 56b-d).

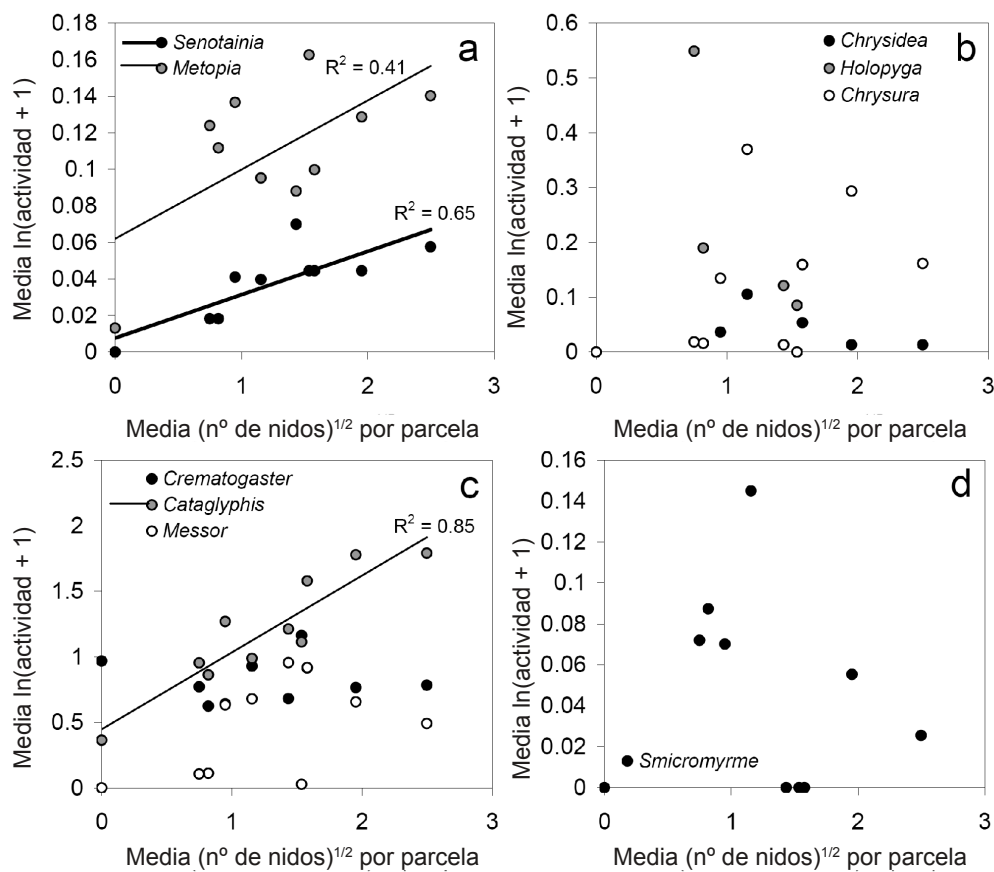


Figura 56: Distribución espacial de la actividad de los enemigos naturales

Cuando se repitió el análisis en función de cada nido (es decir, dividiendo los valores de actividad por el número de nidos), los resultados variaron. De hecho, mientras que para *S. albifrons* desapareció la relación ($r = -0,23$; $n = 9$; $p = 0,54$), para *C. albicans* ($r = -0,72$; $n = 9$; $P = 0,03$), *C. scutellaris* ($r = -0,85$; $n = 9$; $P = 0,003$), *M. grandii* ($r = -0,81$; $n = 9$; $P = 0,008$) y *S. rufipes* ($r = -0,70$; $n = 9$; $P = 0,03$) se detectó una tendencia negativa (el cuadrado 7, al carecer de nidos, tuvo que ser omitido en este análisis). Para el resto de especies de enemigos naturales

la ausencia de correlación con los nidos se mantuvo en base a cada nido ($P > 0,05$).

Las actividades de *M. grandii* (test de correlación de Pearson: $r = 0,65$; $n = 10$; $P = 0,04$) y *C. albicans* (test de correlación de Pearson: $r = 0,72$; $n = 10$; $P = 0,02$) también se correlacionaron con el número de orificios de nidos, como también ocurrió con la actividad del crisídido *C. hybrida* (test de correlación de Pearson: $r = 0,67$; $n = 10$; $P = 0,033$). Ninguna otra especie presentaba correlación con el número de orificios ($P > 0,05$).

Análisis de Componentes Principales

En el PCA, las tres primeras componentes explicaron más de la mitad de la varianza total (54,4%), las cuatro primeras representaron el 63,8% de la misma.

La primera componente principal (F1: 30,3%), básicamente, representa los patrones de actividad de *B. rostrata* (Fig. 57).

De hecho, las mayores aportaciones al F1 provienen del número de nidos (19,8%), del número de agujeros (16,7%), de la excavación (15,5%) y del aprovisionamiento (9,7%).

También es importante, en la configuración de F1, la presencia del formícido: *C. albicans* (14,9%). Todas estas variables están efectivamente correlacionadas con F1 (Tabla IV). El resto de variables representaban menos del 9% de la F1.

La segunda componente principal (F2) incluye principalmente las contribuciones de los tres crisídidos (entre 19,1% y 32,6%; otras variables representan menos del 8%) (Fig. 57); estos enemigos naturales se correlacionaron con F2 (Tabla IV).

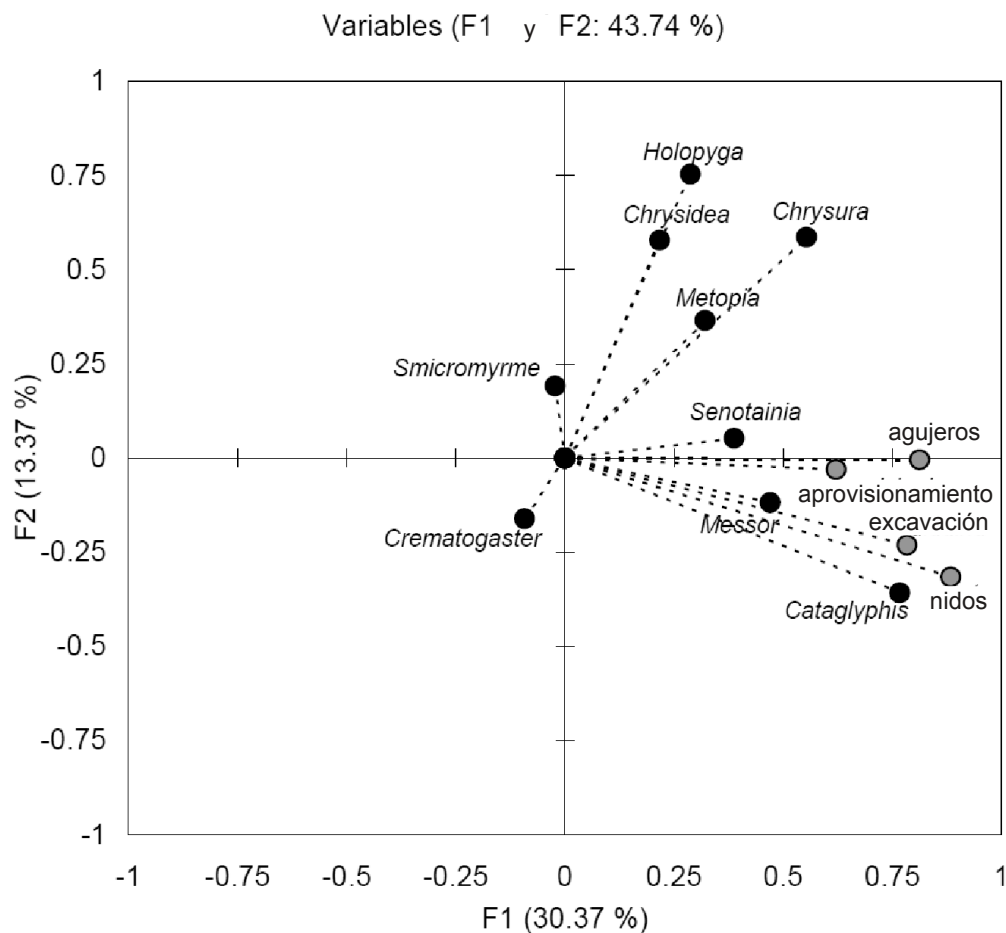


Figura 57: Análisis de Componentes Principales

Las componentes principales tercera y cuarta (F3 y F4) representan principalmente al mutílido y a los sarcófágidos (F3, contribuciones de 12,4% y 32,0%, respectivamente) (no obstante, sólo el mutílido se correlacionó con la F3, Tabla IV), así como a las otras dos especies de hormigas (F4, contribuciones de 29,2% y 40,5%, respectivamente; *C. scutellaris*, se correlacionó negativamente con el F4 y *M. bouvieri* se correlacionó positivamente con la F4, Tabla IV).

Cuando se representan las dos primeras componentes principales (Fig. 57), se aprecia que las variables relacionadas con el hospedador se agrupan juntas en el lado neutro o positivo de F1 y F2 (aunque restan algunas en el lado, ligeramente negativo de F2) y que las especies de enemigos naturales se distribuyen en el espacio creado por F1 y F2 aproximadamente de acuerdo a su estrategia de uso de los recursos del hospedador:

- a) En primer lugar, las actividades del hospedador se agruparon con las dos especies de formícidos a las que se observó cazar activamente avispas adultas (Fig. 57).
- b) En segundo lugar, todos los crisídidos y sarcofágidos (es decir, todos los cleptoparasitoides) se agruparon en la zona de altos valores tanto de F1 como de F2 (Fig. 57).
- c) En tercer lugar, el mutílido (avispa parasitoide) y la hormiga saprófaga (no cazadora de avispas) se sitúan lejos del hospedador y de los otros enemigos naturales, así como recíprocamente el uno del otro (Fig. 57).

Variable	F1	F2	F3	F4
Hospedador: Nidos	0.884	-0.316	0.068	0.097
Hospedador: Aprovisionamiento	0.621	-0.031	-0.364	-0.058
Hospedador: Excavando	0.783	-0.231	0.053	0.131
Hospedador: Orificios	0.812	-0.005	0.403	0.131
<i>Cataglyphis albicans</i>	0.767	-0.358	0.175	-0.037
<i>Crematogaster scutellaris</i>	-0.093	-0.161	-0.257	0.704
<i>Messor bouvieri</i>	0.470	-0.119	-0.135	-0.597
<i>Metopia grandii</i>	0.321	0.364	-0.415	0.331
<i>Holopyga merceti</i>	0.288	0.753	0.199	0.179
<i>Chrysidea disclusa</i>	0.217	0.578	-0.187	-0.405
<i>Chrysura hybrida</i>	0.553	0.586	0.067	0.111
<i>Senotainia albifrons</i>	0.388	0.052	-0.524	-0.041
<i>Smicromyrme rufipes</i>	-0.022	0.191	0.667	0.024

Tabla IV: Coeficientes de correlación entre las variables y las primeras cuatro componentes principales, obtenidas por el Análisis de Componentes Principales (PCA). En **negrita** las correlaciones estadísticamente significativas ($P < 0,05$).

Discusión

En esta contribución se analizan por primera vez, desde un punto de vista cuantitativo los patrones de actividades temporales y espaciales de búsqueda de hospedador de enemigos naturales, poco conocidos, de la avispa excavadora *B. rostrata*.

Estudios anteriores sobre esta especie –presente en zonas arenosas de toda Europa- la muestran como hospedador, o presa, de una amplia gama de insectos cleptoparasitoides, parasitoides y depredadores (véase O'Neill y Evans, 2007). No obstante, en muy escasas ocasiones se estudió cuantitativamente la ecología comportamental de sus enemigos naturales (Larsson, 1986).

Actividad diaria

En general, la predicción de que la explotación de cada tipo de recurso por los enemigos naturales condiciona sus patrones de actividad diaria parece, en principio, razonablemente aceptable. Los tres crisídidos y los dos sarcófágidos (es decir, los cleptoparasitoides) mostraron claramente un pico de actividad en las horas centrales del día (aunque en una de las especies de díptero no se muestra de forma claramente significativa) con una tendencia cuadrática positiva.

Tal distribución se solapa con la actividad de aprovisionamiento de la avispa hospedadora, pero no con la actividad de excavación. Esta pauta comportamental exhibida concuerda con el hecho de que, a pesar de que la estrategia de ataque de los cleptoparasitoides difiere entre las especies (por ejemplo, buscadores de orificios frente a satélites), todas ellas son probablemente atraídas por las hembras cuando estas regresan con la presa, es decir, en función de los recursos explotados.

El registro de “moscas satélite” a menudo coincide con la actividad diaria de aprovisionamiento.

Por ejemplo, las hembras de *Craticulina fimbriata* Bezzi, 1911 realizan “vuelos satélite” (la hembra de díptero persigue a hembras del hospedador, que transportan presas, con objeto de depositar la larva en el momento previo a la entrada de la hembra del hospedador en la galería del nido) con el fin de llegar a los nidos de *Bembix* sp. aff. *capensis*, con mayor frecuencia cuanto mayor es la actividad de aprovisionamiento (Polidori et al., 2009b); en el estudio mencionado, los vuelos de estas “moscas” se correlacionaron mucho menos con los vuelos de no aprovisionamiento del hospedador.

Se han estudiado diversos casos similares para *Bembix* y otros himenópteros que nidifican en el suelo (Evans, 1966b; Mc Corquodale, 1986; Evans y O'Neill, 1988; ver un patrón diferente en Polidori et al., 2005).

La actividad diaria, de otras especies de enemigos naturales cleptoparasitoides, ha sido previamente estudiada por nuestro departamento en un gran número de agregaciones de avispas excavadoras y abejas.

En estos casos, al igual que en el presente estudio, también se ha observado que su actividad se sincroniza con el aprovisionamiento del hospedador. Éstos estudios se han basado, por ejemplo, en la “mosca barrenadora” *Megaselia oxybelorum* Schmitz, 1928 (Phoridae) en una agregación de *Philanthus triangulum* (Fabricius, 1775). (Polidori et al., 2006) y el crisídido *Hedychrum nobile* (Scopoli, 1763) en una agregación de *Cerceris arenaria* (Linnaeus, 1758) (Polidori et al., 2010a).

Las observaciones realizadas en los trabajos previamente mencionados sugieren que los cleptoparasitoides se sienten atraídos por la presa en lugar de por las avispas. Por ejemplo, las “moscas satélite” se sienten visualmente estimuladas por

las presas que traen las avispas, y los crisídidos suelen usar señales olfativas más relacionadas con la presa que con las avispas hospedadoras (Strohm et al., 2001).

Por otro lado, en las tres especies de hormigas, se observa independencia con el aprovisionamiento del hospedador e incluso una correlación negativa con la actividad del mutílido. Esto está correlacionado con el hecho de que estos enemigos naturales no buscan aprovisionamientos recientes del hospedador, sino restos de presas (todas las hormigas), avispas adultas (dos especies de hormigas) o larvas maduras (mutílidos), y todos estos recursos no tienen mayor probabilidad de abundancia durante la actividad de aprovisionamiento del hospedador.

Las hormigas que atacan avispas parecen sólo ser capaces de depredar a los individuos adultos en los días más fríos, actuando generalmente como saprófagos.

Los mutílidos son más activos por la mañana y por la tarde, tal vez debido a restricciones relacionadas con la temperatura, o por una estrategia optimizada para limitar el encuentro con los hospedadores adultos en los nidos.

Por ejemplo, las hembras de mutílidos al ser generalmente ápteras, probablemente son más vulnerables a la temperatura del suelo durante su actividad de búsqueda de alimento, como ocurre en algunas hormigas (Heatwole et al., 1989). De hecho, se registró una cierta disminución (aunque no significativa) de la actividad en las horas centrales del día también para las hormigas.

Sin embargo, en el caso de los mutílidos, la temperatura no puede explicar del todo tal tendencia peculiar de actividad diaria. Por ejemplo, durante los días frescos de primavera el mutílido *Myrmilla capitata* (Lucas, 1849) sigue presentando una distribución cuadrática negativa en el lugar de nidificación de su hospedador la abeja *Lasioglossum malachurum* (Kirby, 1802) (Polidori et al., 2009a), al igual que los mutílidos *Nemka viduata* (Pallas) (Polidori et al., 2010b) y *S. rufipes* en los días calurosos de verano del sur de España.

Adicionalmente a las hormigas y los mutílidos, existen algunos otros casos de ausencia o incluso una correlación negativa entre el hospedador y las actividades de enemigos naturales como ocurre, por ejemplo, con “moscas” (Evans et al., 1980; Endo, 1980; Polidori et al., 2005; Polidori et al., 2006), con las abejas cuco *Sphecodes* (Polidori et al., 2009a), y con varias avispas cuco (Rosenheim, 1988; Strohm et al., 2001; Polidori et al., 2010a).

A pesar de que estas asincronías conducen a la presencia de “ventanas temporales sin enemigo para los hospedadores”, muchos de los posibles factores que afectan a dichas distribuciones todavía no se han evaluado adecuadamente.

Sin embargo, al menos en el caso particular de *Hedychrum rutilans* Dahlbom, 1854 y su avispa hospedadora *Philanthus triangulum* (Fabricius), está claro que el hospedador efectivamente desplaza la actividad de aprovisionamiento en el plano temporal para escapar del crisídido (Strohm et al., 2001; Polidori et al., 2010a).

Tendencias espaciales de la actividad

A pesar de que la mortalidad en ocasiones se ha mostrado positivamente dependiente de la densidad de nidos, en otras independientes, o incluso negativamente dependiente de dicha densidad (Parasítica: revisado en Stiling, 1987; Aculeata: Lin y Michener, 1972; Strohm et al., 2001; Wcislo, 1984), una correlación positiva entre la actividad de búsqueda de hospedador y el número de nidos parece ser común para los enemigos naturales de las abejas y las avispas excavadoras (Rosenheim, 1989, 1990; Polidori et al., 2005; Strohm et al., 2001).

No obstante, en ciertas ocasiones, por ejemplo, en el mutílido *Myrmilla capitata* (Lucas) (Polidori et al., 2009a), se muestra que las relaciones espaciales, dentro de las agregaciones de nidos del hospedador, son extremadamente difíciles de predecir, no soportando por completo la hipótesis expuesta con anterioridad. Un hecho semejante se expone en el presente estudio, ya que la presencia y el signo

de las correlaciones entre las especies va cambiando y parece que dependen de una variedad de factores, que todavía no están esclarecidos.

A nivel espacial, los dos sarcófagidos (*M.grandii* y *S.albifrons*) y la hormiga *C. albicans* tienden a ser más abundantes en las zonas con mayor densidad de nidos activos, pero no con nidos iniciados u orificios de emergencia. Esto coincide, en cierta medida, en los sarcófagidos, con nuestra predicción. Considerando que estos insectos buscan presas, la presencia de avispas que entran y salen de los nidos se utiliza como una señal visual de la idoneidad de un nido. Los nidos iniciados y los orificios de emergencia no son útiles, ya que no contienen presas.

Sin embargo, orificios no activos pueden confundir a los enemigos naturales que probablemente utilizan la entrada del nido como una señal visual. De hecho, la “mosca” *M. grandii* y la hormiga *C. albicans* tienen su actividad correlacionada con orificios.

Por el contrario, los crisídidos, el mutílido y las otras dos especies de hormigas no se correlacionan con la densidad de nidos activos, aunque se detectó en el crisídido *C. hybrida* una correlación positiva con la densidad de orificios.

En particular, las correlaciones cambian cuando el análisis se realiza en función de cada nido, volviéndose negativas dos de las relaciones positivas y dos de las relaciones no significativas. Esto podría sugerir una ventaja de *B. rostrata*, mientras aniden en agregaciones densas, según la hipótesis del “rebaño egoísta” (Hamilton, 1971), aunque es necesario conocer la tasa real de parasitismo para confirmar esta posibilidad.

En el único estudio realizado con anterioridad sobre la relación de *B. rostrata* con enemigos naturales (Larsson, 1986), los datos obtenidos fueron muy similares: en concreto, se estudió el efecto de la densidad de nidos en cleptoparasitoides (moscas *Metopia*) y los depredadores (hormigas *Formica*) y encontraron que el

número total de estos enemigos naturales aumentó con la densidad de nidos, pero que la incidencia de parasitoidismo disminuía si se analiza para cada nido.

Sin embargo, sobre la base de nuestros resultados y los resultados disponibles para otras especies (Rosenheim, 1988, 1990; Strohm et al., 2001; Polidori et al., 2010a, 2010b), parece que las agregaciones de alta densidad de nidos de himenópteros que anidan en el suelo no sufren menor mortalidad, debido al parasitoidismo por aculeados, mientras que la alta densidad en la agregación sí parece ser más efectiva contra el cleptoparasitoidismo efectuado por los dípteros (Wcislo, 1984).

Conclusión

El presente estudio proporciona datos pormenorizados sobre varias especies de enemigos naturales asociados a las avispas excavadoras cuya biología era casi desconocida hasta la fecha. En general, se puede establecer que la superposición de recursos de los hospedadores desempeña un papel clave en la adecuación de los patrones de actividad temporal en los gremios de enemigos naturales, y, en consecuencia, que las especies que utilizan diferentes recursos segregan su actividad.

Esto confirma lo afirmado previamente por Polidori et al. (2009a) en un estudio, realizado con crisídidos cleptoparásitos y mutílicos parasitoides, en el que demuestran con claridad que estos enemigos naturales concentran su actividad en diferentes momentos del día (y del año).

En esta contribución se pone de manifiesto que tales patrones de superposición y de segregación se mantienen también en caso de que el hospedador sea atacado por múltiples enemigos naturales, lo cual significa que la competencia (por ejemplo, entre las diferentes especies de crisídidos) es probable que no se produzca mediante cambios en los patrones de actividad.

De hecho, los recursos están situados en el mismo lugar (el nido), y por lo tanto puede ocurrir que los enemigos naturales se perturben mutuamente durante la búsqueda de hospedador y/o en las interacciones dentro de un nido, es decir, que del mayor éxito reproductivo de una especie es probable que resulte un menor éxito del resto.

Por tanto, son necesarios otros estudios dedicados, en particular, a la medición de la tasa real de parasitoidismo y el comportamiento dentro de los nidos del hospedador, con el fin de determinar cómo estas especies limitan la competencia intra-específica del recurso compartido.

Comportamiento de apareamiento de *Nemka viduata* (Pallas,1773)(Hymenoptera:Mutillidae)

Resumen

En este capítulo, se describe el comportamiento de apareamiento de *Nemka viduata* (Pallas) (Mutillidae). Se analizan y exponen los datos procedentes tanto de las observaciones realizadas en el laboratorio como las llevadas a cabo en el campo.

Las interacciones en el emparejamiento, que dura alrededor de dos horas, presentan varias fases de comportamiento.

Durante la pre-cópula, el macho sujeta por el cuello a la hembra con sus mandíbulas, para empezar posteriormente a golpearla rítmicamente en el protórax con sus patas delanteras (este comportamiento también se reanuda después de la cópula); a continuación, curva el abdomen con el fin de acoplar su genitalia con la de la hembra, incluyendo las armaduras genitales (los parámetros que quedan fuera del cuerpo de la hembra). Antes de la cópula, la hembra saca el aguijón, e inmediatamente después de producirse la misma, emite estridulación durante 7-10 segundos; este comportamiento se repite cuando la pareja se separa.

Durante la cópula (que dura alrededor de dos minutos), el macho mueve rítmicamente sus antenas, golpeando la parte trasera de la cabeza de la hembra con el escapo. En general, los machos que acaban de aparearse se muestran agresivos hacia las hembras, para volverse posteriormente -a los pocos días- más tolerantes. Durante el acto de apareamiento, en general, los machos sujetan a las

hembras con las mandíbulas, y, en su hábitat natural, se llevan a las hembras a un lugar más seguro para copular, bien sea en vuelo (ya que estas son ápteras) o desplazándose por el suelo. Esto sugiere que los machos más grandes, que pueden levantar una gama más amplia de tamaño de hembras, tienen una ventaja reproductora, como se indica por los datos obtenidos en su capacidad de carga de elevación con respecto a la distribución del tamaño de las hembras.

Por último, indicar que se lleva a cabo una revisión del comportamiento de apareamiento en los mutílidos, comparándose con el de otros himenópteros.

Introducción

Las pautas de apareamiento de los insectos son un componente importante de su comportamiento y podría ser útiles en el diagnóstico taxonómico de las especies (Abealluck y Walter, 1997). Sin embargo, esta conducta es poco conocida al ser difícil observar la cópula en los hábitats naturales, aunque sí puede investigarse con detalle en estudios llevados a cabo en el laboratorio, donde las observaciones se pueden hacer en un entorno más controlado.

Los estudios sobre el comportamiento de apareamiento y los mecanismos de cópula contribuyen, en gran medida, a comprender la evolución de los sistemas de apareamiento (Thornhill y Alcock, 1983), incluida la evolución de aspectos como la “guarda de la pareja” y la “competencia de esperma” (Thornhill y Alcock, 1983; Alcock, 1994).

El apareamiento puede depender del estado fisiológico de la hembra, de su edad, del tamaño de su cuerpo en comparación con el del macho, del sistema de comunicación inter-sexual, del comportamiento de cortejo del macho y de factores que influyen en la elección de pareja por uno o ambos sexos (Ringo, 1996; Edvardsson y Arnqvist, 2000; Sauter y Brown, 2001).

Desde el punto de vista de la entomología aplicada, el estudio del comportamiento de apareamiento puede facilitar la evaluación de las especies de insectos como agentes de control biológico, y el diseño de programas de cría en masa (van den Assem y Povel, 1973).

En contraste con los acoplamientos múltiples que se presentan en varias especies de avispas sociales, y algunas especies solitarias como *Ceramius* Latreille, 1810, (Masaridae), en las que los machos y las hembras se aparean varias veces (Groddeck et al., 2004; Mauss et al., 2005), por regla general, en los himenópteros aculeados solitarios (por ejemplo, Mutillidae, Chrysididae, Eumeninae y Apoidea)

las hembras se aparean una sola vez. Esto favorece a los machos, que son capaces de competir por las hembras vírgenes emergidas (Batra, 1978; Cowan, 1991), los cuales han desarrollado una diversidad de “tácticas” de apareamiento, como las basadas en la defensa de territorio, patrullamiento, o apareamiento “intra nido” (Evans y O'Neill, 1988; Paxton y Tengo, 1996; Alcock y Kemp, 2005; Asís et al., 2006).

Los estudios sobre el comportamiento de apareamiento de las hormigas (Formicidae), las abejas (Apoidea), los véspidos (Vespidae) y las avispas Parasitica (Terebrantia) han puesto de manifiesto que el cortejo [el cortejo pre-cópula está ausente en algunas especies de *Ceramius* Latreille (Groddeck et al., 2004)], la pre-cópula, la cópula y la post-cópula constituyen una compleja interacción de varios elementos comportamentales relacionados con el sistema de apareamiento (ver: van den Assem y Warren, 1994; Wcislo y Buchmann, 1995; Sauter y Brown, 2001; Budriene y Budrys, 2004; Romani et al., 2005; Mercier et al., 2007).

Entre los aculeados, los grupos inferiores han recibido menos atención en cuanto a su historia natural y a su ecología comportamental. Los mutílicos (Hymenoptera: Mutillidae) son ectoparasitoides, fundamentalmente, de larvas o prepupas (larvas maduras postdefecantes) de otros insectos, por lo general de otros himenópteros aculeados (Brothers et al., 2000). Aunque esta familia está compuesta por más de 9000 especies (Pitts y Matthews, 2000), hay pocos estudios que se hayan ocupado de su biología (Bayliss y Brothers, 1996, 2001), a pesar de que estos ectoparasitoides son abundantes en las agregaciones de sus hospedadores (Brothers et al., 2000). Esta es la razón por la que en este artículo se presenta una descripción detallada [una breve reseña fue aportada por Alicata et al. (1974)] de la conducta de apareamiento de *Nemka viduata* (Pallas) (una de las especies más comunes de mutílicos en Europa) así como observaciones sobre estrategias del macho en la búsqueda de pareja.

La cópula forética (transporte de las hembras, por parte de los machos, a un lugar protegido para llevarla a cabo) parece un fenómeno generalizado en mutílicos, y los datos que se poseen sugieren que también es común en *Nemka viduata* (Pallas) (Polidori et al., datos no publicados). En este estudio se pretende estimar si las hembras de la población podrían ser transportadas en vuelo por los machos durante la pre-cópula, y si los machos más grandes podrían tener una mayor ventaja, dada su mayor capacidad de transporte.



Figura 58: *Nemka viduata* (Pallas), hembra.

Algunos autores han encontrado a este mutílico (*N. viduata*) asociado a diferentes Spheciformes, pero la existencia de parasitoidismo real ha sido confirmada sólo en las avispas excavadoras *Bembecinus tridens* (Fabricius), *Stizus continuus* (Klug), y *Bembix bidentata* Vander Linden (Hymenoptera: Crabronidae: Bembicinae) (Grandi, 1961; Tormos et al, 2003, 2009).

Recientemente, se han obtenido machos y hembras de *Nemka viduata* (Pallas) en las agregaciones de nidos de otras especies del género *Bembix*, lo que sugiere que la selección de hospedador está orientada hacia los himenópteros excavadores de la subfamilia Bembicinae (Polidori et al., datos no publicados).

Al igual que en la mayoría de los mutílidos (Invrea, 1964), las hembras de *Nemka viduata* (Pallas) son ápteras (Fig. 58) y los machos poseen alas; ambos sexos poseen un tegumento negro con patrones blancos debido a la setosidad plateada, aunque se han detectado diferencias geográficas respecto a la presencia de color rojo en partes del metasoma (en particular, en los machos) (Polidori et al., datos no publicados).

Materiales y Método

Durante un estudio sobre la ecología comportamental de los parasitoides de las avispas excavadoras *Bembix bidentata* Vander Linden y *Stizus continuus* (Klug) en dos localidades de España, se recogieron datos de dos especies de Mutillidae [*Smicromyrme rufipes* (Fabricius) y *Nemka viduata* (Pallas)]. En dicho estudio, los resultados se basaron en:

- a) Observaciones de laboratorio de individuos criados a partir de prepupas de *Bembix bidentata* Vander Linden.
- b) Observaciones de campo llevadas a cabo en una agregación de nidos de *Stizus continuus* (Klug).

Observaciones de laboratorio

El complejo parasitoide de *Bembix bidentata* Vander Linden (que incluye tanto crisídidos, como a mutílidos) se obtuvo a partir de las observaciones de nidos de dicha avispa, en los cuales se presentaban fases preimaginales de los parasitoides. Larvas y prepupas de *N. viduata* se obtuvieron en Rabanera del Campo (Soria, España) durante los meses de primavera y verano del año 2003.

Con el fin de determinar su identidad, este material (larvas y capullos (Fig. 59)) se trasladó al laboratorio donde se dispuso en terrarios, en los cuales se depositó una capa basal de suelo arcilloso-arenoso en el que se construyeron celdas similares a las a las que se encuentran en los nidos de *B. bidentata* de los que habían sido obtenidos.



Figura 59: Capullo (en su interior se encuentra la prepupa) de *Bembix bidentata* Vander Linden.

Los adultos que emergieron en los terrarios se mantuvieron bajo condiciones de temperatura, humedad y fotoperiodo similares a las ambientales. Hacia el final de la primavera del 2004 y durante un período de 12 días, de los capullos de *B. bidentata* emergieron una hembra de *Smicromyrme rufipes* (Fabricius) y 2 ♂♂ y 2 ♀♀ de *Nemka viduata* (Pallas).

Siguiendo la metodología empleada para otras especies de mutílidos (Bayliss y Brothers, 2001), el apareamiento de *N. viduata* fue observado colocando dos individuos de sexo opuesto en una placa Petri. Las placas Petri (90 x 20 mm) se revistieron previamente con papel secante para proporcionar un sustrato duro.

Los individuos se observaban durante períodos de 30 minutos y si no había interacción entre ellos durante ese tiempo, se separaban hasta el día siguiente, en que de nuevo se procedía a situarlos juntos. Las observaciones sobre la conducta de apareamiento se llevaron a cabo durante dos semanas.

Observaciones de campo

Durante los meses de junio y julio de 2000 y 2001, se obtuvieron datos referentes al modo de apareamiento, al comportamiento de cortejo y a la cópula de *Nemka viduata* (Pallas) en un área de suelo arenoso compacto en la reserva natural de “La Dehesa del Saler” (El Saler, Valencia, España). En este área se han observado agregaciones de *Stizus continuus* (Klug) durante tres décadas (Asís et al., 1988).

Los machos de los mutílidos se marcaron y etiquetaron con marcadores UniPaint (Mitsubishi Pencil Co.), mediante la colocación de varios puntos de colores en el mesosoma del individuo para permitir su identificación (Fig. 60).

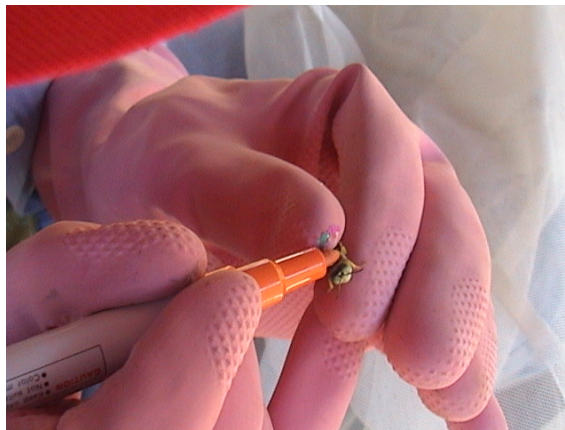


Figura 60: Marcado de individuos con colores para su seguimiento.

Antes de liberar a los machos, se midió la anchura de la cabeza [en las avispas esta medida está significativamente correlacionada con la masa corporal y por tanto se utiliza comúnmente como una estimación de su tamaño (Alcock, 1979; O'Neill, 1983)] con un calibre digital -con precisión de 0,02 mm- (Fig. 61). Los machos fueron capturados y marcados con el fin de evaluar la influencia de su tamaño en su éxito reproductor.

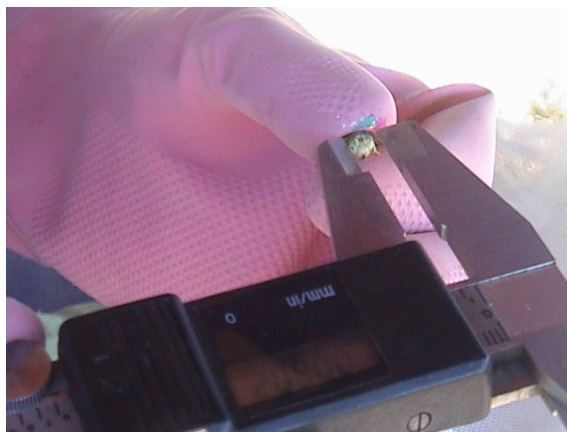


Figura 61: Medición de la cabeza con el calibre digital..

Para analizar la capacidad de carga de los machos en vuelo, en agosto de 2008 se capturaron en esta misma zona 49 machos y se pesaron con una precisión de $\pm 0,002$ g (balanza electrónica Ohaus Scout Pro). Al mismo tiempo fueron capturadas 41 hembras que se marcaron y pesaron, para posteriormente ser liberadas.

Los machos se sacrificaron por congelación, y, después de 2-4 horas, el tórax se separó del resto del cuerpo y se pesó para obtener la masa muscular de vuelo [que se define empíricamente como el 95% de la masa torácica (Marden, 1987)].

Los parámetros derivados de la masa corporal y la masa muscular de vuelo en los machos fueron los siguientes:

- △ Relación de los músculos de vuelo (vuelo = masa muscular/masa de avispa), FMR, una medida de la capacidad de maniobra en vuelo.
- △ La fuerza de elevación máxima (FML, calculada para himenópteros como potencia en base 10 de $(\text{Log}M_{fm} * 1.01 + 1.76)$; Marden, 1987).
- △ Levantamiento total (LT, definida como la FML/aceleración de la gravedad).
- △ Carga máxima (es decir, la predicción de la masa máxima de carga capaz de transportar) que se define como $TL - \text{masa de la avispa}$).

Resultados

Observaciones de laboratorio

1. Tan pronto como el macho se pone en contacto con la hembra, excepto cuando se encuentran de frente (en este caso ambos tratan de evitarse o de escapar en diferentes direcciones), el macho sujeta a la hembra por el cuello con sus mandíbulas ($n = 2$), colocándose encima de ella, y durante 2 minutos mueve la antena derecha, haciéndola vibrar, pero sin golpear a la hembra con ella ($n = 2$).
2. Dos minutos más tarde, el macho comienza a acariciar rítmicamente la región humeral de la hembra (en el margen costal del ala, el área del ángulo de la base) con sus patas anteriores (4-5 movimientos dobles cada diez segundos), e incluso la golpea con las patas delanteras durante 18-29 min ($n = 2$), después el macho curva su abdomen, mientras que la hembra dobla sus patas y saca fuera su aguijón (Fig. 62), de esta manera las partes genitales de ambos quedan acopladas.

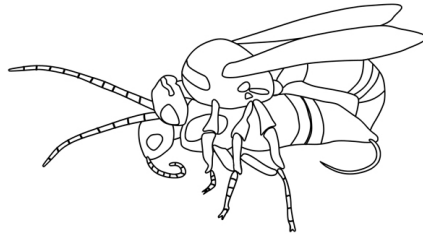


Figura 62: Representación de la cópula de *Nemka viduata* (Pallas).

En este momento el macho sujeta a la hembra por el cuello con sus mandíbulas y le introduce su armadura genital (en todos los casos los parámetros del macho permanecen fuera del cuerpo de la hembra, sujetando lateralmente los segmentos apicales del metasoma). En esta posición el macho se apoya sobre el substrato con los tres pares de patas y la hembra permanece debajo con sus patas y antenas plegadas (Fig. 62).

3. El macho comienza a mover rítmicamente sus antenas, golpeando el área ocelar de la hembra con el escapo. Ocasionalmente, realiza movimientos espasmódicos con una duración de 1-2 minutos ($n = 2$) separados por períodos de tiempo de 1 min ($n = 2$).



Figura 63: Cópula, en el laboratorio, de *Nemka viduata* (Pallas)(observar el aguijón de la hembra)

4. Durante estos movimientos (que implican la probable transferencia de esperma) el macho se mueve de forma sincronizada con el movimiento de las antenas, más frenéticamente cuando está bombeando su abdomen. La armadura genital del macho se inserta en el orificio genital de la hembra, cuyo aguijón, que sobresale por la derecha, se dispone (después de curvarse) hacia adelante (en la cópula, el abdomen de la hembra se levanta) (Fig. 63). Una vez que esta posición ha sido alcanzada, el resto del apareamiento se produce en esa posición (se retrae el aguijón después de la separación genital). La primera cópula duró 1 minuto 20 segundos ($n = 2$) y las otras ($n = 4$) de 1 min 55 seg a 2 minutos 25 segundos. Al inicio de la cópula la hembra estriduló durante 7-10 segundos.

5. Después de 8 minutos y 20 segundos en la posición de cópula, el macho comienza a rozar de nuevo a la hembra con sus patas delanteras sobre los lados del mesosoma (concretamente, sus patas tocan ligeramente las patas delanteras de la hembra, mientras que estimulaba algunas setas situadas a ambos lados de su protórax). Cada segundo y medio, movió sus patas 2-5 veces (n = 2).

El macho siempre descansa sobre el suelo apoyando los tres pares de patas. Luego sigue una serie de 4 secuencias de “golpes” (1 min 40 seg - 20 min) y períodos de “reposo” (4 - 16 min), al final de los cuales la pareja finaliza la cópula, estridula, y se separan las genitalia. El macho mantiene retenida de la hembra, y pasados 4 minutos la libera, aunque antes de hacerlo, la golpea durante 50 segundos. Después de esto el apareamiento de los dos individuos se da por finalizado. Duración de apareamiento: 2 h - 2 h 15 min.

En encuentros posteriores (n = 5), inmediatamente después de la cópula el comportamiento de los machos era de aparente "hostilidad": atacó, agitó sus alas rápidamente y empujó con la cabeza a la hembra por el metasoma (aunque después de algunos días, la conducta agresiva del macho hacia la hembra con la que había copulado, disminuyó en gran medida). Sin embargo la hembra no mostró ninguna reacción a la agresión del macho. No obstante, en una ocasión, se observó un comportamiento muy similar al mostrado con una hembra virgen, con la excepción de que la hembra no sacó su aguijón; la duración de este “apareamiento” fue de 2h 20 min.

Observaciones de campo

En el campo, se realizaron observaciones y se tomaron datos referentes al cortejo y a la cópula de *Nemka viduata* (Pallas). En un caso, el macho, después de atacar con sus mandíbulas a otros machos (n de competidores = 5; duración del encuentro = 2 min; n de observaciones = 1), se apoderó de la hembra sujetándola por el cuello con sus mandíbulas y por el metasoma con sus patas anteriores y medias. Transportando a la hembra, voló lejos de la zona de nidificación con ella, deteniéndose ocasionalmente (n = 2) debajo de un arbusto (*Thymelaea hirsuta* (L.)), probablemente para encontrar un lugar seguro donde llevar a cabo la cópula.



Figura 64: Macho de *Nemka viduata* (Pallas) sujetando a la hembra por el cuello con sus mandíbulas.

En otros casos (n = 5), el macho se apoderó de la hembra sujetándola por el cuello con sus mandíbulas (mientras que varios machos también intentaban cogerla) y la desplazó por el suelo (duración del recorrido = 15-17 minutos; n = 5) con los tres pares de patas hasta que se detuvo para descansar debajo de un

arbusto de *T. hirsuta* ($n = 1$). En estos casos la hembra no se desplazaba activamente, sino que permanecía pasivamente debajo del macho, mientras era transportada, con las patas dobladas.

En ambos casos, cuando la pareja estaba bajo el arbusto ($n = 3$), después de unos minutos (media = 15 min, $n = 3$), el macho, golpeó la cabeza de la hembra con las antenas (haciéndolas vibrar sobre la cabeza de ella). La Tabla V indica la duración de los apareamientos y la hora del día en que se produjeron. Sólo dos de los 16 casos registrados se produjeron por la tarde.

Fecha	Hora y duración
7 Junio 2000	08:25-10:45 (2 h 20 min)
8 Junio 2000	07:33-10:40 (3 h 7 min)
14 Junio 2000	09:12-11:25 (2 h 13 min)
23 Junio 2000	09:05-?
6 Julio 2000	08:20-?
6 Julio 2000	08:22-?
6 Julio 2000	09:50-?
1 Junio 2001	09:10-?
1 Junio 2001	10:47-?
19 Junio 2001	08:27-?
19 Junio 2001	08:30-?
19 Junio 2001	10:50-?
22 Junio 2001	08:46-10:56 (2h 10 min)
3 Julio 2001	09:45-?
6 Julio 2001	18:47-?
6 Julio 2001	19:29-?

Tabla V: Apareamientos observados en la Dehesa del Saler (Valencia, España)

El tamaño de los machos estuvo (en todos los casos, excepto en dos) por encima del tamaño medio de la población (Fig. 65). El tamaño de las hembras que se aparearon se registró en cuatro casos, y en todos (excepto en 1, en que la cabeza presentó una anchura de 2,78 mm) la anchura de la cabeza fue de 2,75 mm.

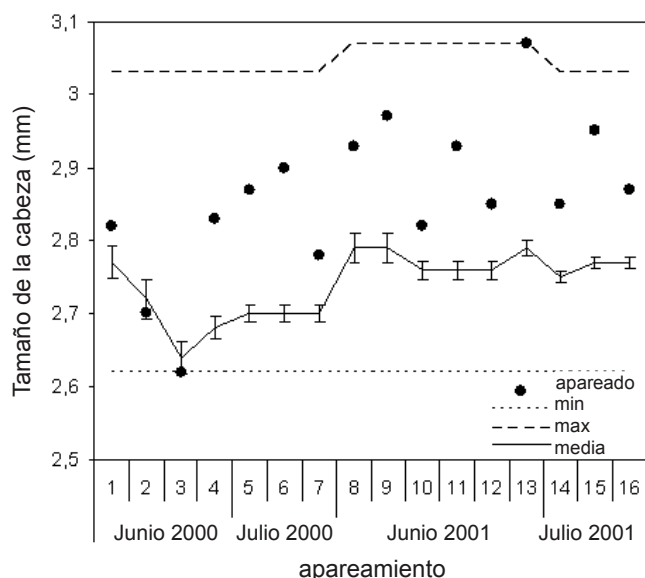


Figura 65. Distribución del tamaño (ancho de la cabeza) de los machos de *Nemka viduata* observado en el campo durante el apareamiento. Se proporcionan límite inferior, media (\pm error estándar) y límite superior del rango de tamaño de la población en 2000 y 2001.

En dos ocasiones, un macho fue observado tratando de copular con otro macho. El comportamiento mostrado fue prácticamente idéntico al observado en la cópula [uno de los machos se apoderó del otro sujetándolo por el cuello con sus mandíbulas y el macho sujetado dobló el abdomen hacia adelante (duración: 30 segundos y 2 minutos 30 segundos)].



Figura 66: Dos machos de *Nemka viduata* “intentando copular”, con la misma hembra.

También se observó a un macho pequeño (anchura de la cabeza: 2,70 mm) agarrar a una hembra con sus mandíbulas antes de que otro macho más grande (anchura de la cabeza: 2.90 mm) agarrase al más pequeño.

Ambos intentaron copular con la hembra (Fig. 66), a pesar de que fue el macho más grande el que sujetaba a la hembra (debido probablemente al hecho de que sus patas eran más largas). Los dos machos permanecieron así durante aproximadamente una hora. El macho más grande, finalmente cesó en sus intentos y el macho más pequeño fue quien “copuló” con la hembra (durante esta posible “cópula” no se observó la extrusión del aguijón de la hembra).

Más tarde, esta misma hembra interactuó con otros machos (entre ellos el grande), sin embargo, ninguno de ellos le prestó atención.

Los machos (media = $0,059 \pm 0,012$ g; rango = 0,014 a 0,087 g), no fueron más pesados que las hembras ($x = 0,052 \pm 0,035$ g; rango = 0,002 a 0,15 g) (Aspin-Welch test: $t = 0,46$; $df = 53,2$; $P = 0,64$). La FMR de los machos varió desde 0,31 hasta 0,50 (media = $0,39 \pm 0,03$), valor que es independiente del tamaño ($r = -0,10$; $n = 49$; $P = 0,46$) y no difiere de la encontrada en otras especies de avispa Vespoideos (entre 0,36 y 0,38 según Coelho y Hoagland, 1995; Edgar y Coelho, 2000). A partir de los cálculos de las cargas máximas teóricas (TL), los machos serían capaces de llevar en vuelo cargas de hasta 0,107 g, casi el doble del peso medio de las hembras (Fig. 65).

Como es lógico, los machos más pequeños pueden transportar en vuelo una carga máxima más baja que la que podrían llevar los más grandes ($r = 0,87$; $n = 49$; $P < 0,001$), por tanto, éstos últimos podrían llevar en vuelo una mayor proporción de la población femenina (en teoría, los machos más grandes podrían transportar en vuelo el 90% de las hembras de la población, mientras que los machos menores sólo el 15% (Fig. 65). A partir de los datos obtenidos, alrededor del 10% de las hembras no podían ser levantadas por los machos.

Discusión

Las observaciones llevadas a cabo en el presente artículo sobre el apareamiento de *Nemka viduata* (Pallas) corroboran la información aportada por Alicata et al. (1974). Se constatan los movimientos rítmicos de las patas y las antenas, junto con la evaginación del aguijón antes de la cópula, según lo indicado por dichos autores, y también por Crèvecoeur (1930) para *Smicromyrme rufipes* (Fabricius) (otra especie de Smicromyrmini).

Las reacciones para evitarse de algunos machos y hembras son similares a los recogidos para *Sphaerophthalma blakeii* (Fox, 1893) (Ferguson, 1962) y para *Dolichomutilla sycorax* (Smith, 1855) (Bayliss y Brothers, 2001).

La vibración durante la pre-cópula de la antena derecha del macho, también se ha observado en ciertos Parasitica (Quicke, 1997), los cuales poseen glándulas en sus antenas (Isidoro et al., 1996). Estas glándulas antenales sexuales parecen funcionar especialmente durante el cortejo y la cópula, donde el contacto antenal macho-hembra es muy importante.

La extracción del ovipositor, antes de la cópula, en mutílicos, puede ser una condición necesaria para el éxito de la transferencia de esperma, ya que se ha observado en otras especies (Crèvecoeur, 1930; Brothers, 1972; Alicata et al., 1974; Bayliss y Brothers, 1996, 2001).

Tanto al inicio como al final de la cópula, las hembras estridulan. A la estridulación de los mutílicos se le han asignado funciones interespecíficas e intraespecíficas (Mickel, 1928; Masters, 1979), aunque no se ha presentado ninguna evidencia que apoye estas hipótesis (Bayliss y Brothers, 1996). En este estudio, se ha detectado estridulación por parte de las hembras durante la cópula, tal vez porque el macho empuja su abertura genital con su genitalia, como se ha indicado para *Tricholabiodes thisbe* (Peringuey, 1898) (Bayliss y Brothers, 1996).

Al empujar el macho la genitalia de la hembra con la suya propia, podría provocar que el tercer segmento abdominal de la hembra rozara el segundo segmento del metasoma. Si esto es cierto, es posible que la hembra no produzca voluntariamente una señal de estridulación. Sin embargo, antes de la cópula se han percibido sonidos en las avispas Parasítica [en particular en *Diachasmimorpha longicaudata* (Shestakov, 1940) (Sivinsky y Webb, 1989)] y estos sonidos parecen ser una señal de receptividad sexual femenina (Quicke, 1997).

Con respecto a la estridulación de la hembra al final de apareamiento, es posible que esta pauta comportamental pudiera ayudar al movimiento del esperma dentro de la espermateca, según ha sugerido Brothers (1972). En ambos casos, durante el presente estudio, la estridulación originó un fuerte sonido, audible a varios metros de distancia, y de corta duración (7-10 segundos).

Después de la cópula, los machos presentan un comportamiento agresivo hacia las hembras, tornándose más tolerantes al cabo de unos días. El apareamiento con un solo macho ha sido mencionado en otros mutílidos (Bayliss y Brothers, 1996, 2001).

Las interacciones observadas entre un macho y una hembra ya fecundada son muy similares a los indicados para *Dolichomutilla sycorax* (Smith) (Bayliss y Brothers, 2001), aunque en el caso de *Nemka viduata* (Pallas) el macho intentó aparearse con la hembra.

Aunque Brothers (1972) y Bayliss y Brothers (2001) han indicado que la atracción de una hembra parece disminuir después del apareamiento, es posible que una hembra que ha copulado recientemente pudiera seguir siendo atractiva, durante un corto período de tiempo, debido a la presencia de feromonas sexuales.

A diferencia de otros muchos mutílidos, en los Smicromyrmini (incluyendo *Nemka*) el macho a menudo transporta a la hembra en vuelo antes de producirse el apareamiento (Brothers, 1975). Durante el presente estudio, en las

observaciones tomadas en el campo, en tres ocasiones el macho voló con la hembra antes de intentar copular, mientras que en cinco ocasiones la arrastró durante un cierto periodo de tiempo antes de establecerse en un lugar protegido, donde finalmente tuvo lugar la cópula. La cópula forética se presenta en muchos tífidos (himenópteros aculeados solitarios de la subfamilia Vespoidea) y en algunos aculeados parasitoides, como betílicos y mutílicos, en los cuales las hembras son ápteras.

En general, los machos más grandes y más fuertes tienen más probabilidades de tener éxito para conseguir pareja (Quicke, 1997). Nonveiller (1963) afirmó que en mutílicos, donde ambos sexos presentan un tamaño similar, el apareamiento tiene lugar en el suelo, porque el macho no es capaz de volar con la hembra; esta misma hipótesis fue sugerida por Bayliss y Brothers (2001). Este hecho podría dar una ventaja a los machos más grandes de una población, ya que el tamaño influye en un alto grado en su capacidad para transportar a las hembras (O'Neill, 2001).

Por otra parte, durante la competencia para el acoplamiento, algunos machos pueden tener un mayor éxito que sus congéneres porque la capacidad de luchar se encuentra típicamente correlacionada con el tamaño corporal en diversos himenópteros aculeados (ver por ejemplo, Alcock, 1996; Asís et al., 2006.).

Competencia por explotación entre los machos de *Nemka viduata* (Pallas, 1773) (Hymenoptera: Mutillidae)

Resumen

La información sobre el comportamiento de los machos, de las avispas parasitoides de la familia Mutillidae, es bastante escasa. En el presente trabajo se contribuye a cubrir esta carencia mediante un estudio sobre *Nemka viduata* (Pallas) en el levante español. Se observaron numerosos machos de *N. viduata*, en el interior de las agregaciones de nidos de hospedadores, volando a pocos centímetros del suelo en busca de hembras vírgenes. Los machos se mostraban más activos en los días en que la actividad de las hembras era mayor y, como éstas, a primeras horas de la mañana y por la tarde.

Los machos, en principio, no parece que establezcan territorios, pudiendo competir hasta seis machos por una hembra que acaba de emerger hasta que uno de ellos es capaz de copular in situ o, frecuentemente, llevar a la hembra en vuelo a cierta distancia para copular en un lugar seguro. A una escala mayor (en un área que contenía cuatro agregaciones de nidos, pertenecientes a dos especies de hospedadores), los machos más grandes patrullaban un mayor número de agregaciones (aunque esa tendencia desaparecía a menor escala, cuando se examinaban cuadrados de observación dentro de las agregaciones de nidos). Esta pauta comportamental confiere una posible ventaja a los machos más grandes en

la detección de un mayor número de hembras emergentes. Adicionalmente, en algunas agregaciones particulares de hospedadores, ciertos machos mostraron fidelidad a determinados sitios, tal vez porque son capaces de aprender y volver donde las hembras tienen más probabilidades de emerger. Sin embargo, la tendencia de la fidelidad a estos lugares era independiente del tamaño del macho.

En general, nuestros resultados muestran que la estrategia de apareamiento de los machos responde a un sistema de “competencia por explotación” típica.

Es interesante mencionar que estos resultados coinciden con la predicción de que la alta densidad de machos podría promover la competencia por interferencia (lucha), pero no con la predicción de que las agregaciones de hembras (o sus recursos) promoverían la territorialidad.

Introducción

Una de las familias de himenópteros menos conocidos a nivel comportamental y ecológico es, sin duda, la de los Mutillidae (también denominadas hormigas aterciopeladas por su parecido superficial con los formícidos), posiblemente debido al bajo número de individuos observados en las zonas de muestreo y el mayor interés de los investigadores por centrarse en los estudios taxonómicos (Schmidt, 2006). Adicionalmente, se puede aducir que respecto a estos ectoparasitoides (alrededor de 9000 especies en todo el mundo; Pitts, y Matthews, 2000), aunque en ocasiones se encuentran en cantidades apreciables en las agregaciones de nidos de sus hospedadores (Brothers et al., 2000; Polidori et al., 2009, 2010a), los estudios, por regla general, se han centrado en el hospedador y no en estos enemigos naturales.

Las hembras patrullan los sitios de nidificación de las avispas y abejas hospedadoras, que pueden ser o bien nidos realizados en el suelo o en madera (tanto en nidificación solitaria como social), y entran en sus nidos en los períodos del día de baja actividad del hospedador (por la mañana temprano y por la tarde) con el fin de depositar sus huevos en las larvas maduras o prepupas de sus víctimas (Brothers et al., 2000; Polidori et al., 2009, 2010a).

Las hembras (ápteras), aunque a menudo se encuentran con los hospedadores en la vecindad o en el interior de sus nidos, pudiendo ser atacadas por los hospedadores en la entrada de los mismos, penetran y parecen ser capaces de moverse dentro del nido, sin impedimentos, incluso durante varios días (Brothers et al., 2000; Polidori et al., 2009, 2010a).

La cutícula gruesa, un poderoso aguijón que inyecta veneno, la coloración aposemática, y la producción de elementos químicos disuasivos y sonoros (estridulación) convierten, a estas avispas parasitoides en insectos con muy buenas defensas (Schmidt y Blum, 1977).

Si los estudios que se han llevado a cabo, hasta el momento, sobre la biología de las hembras de mutílicos son muy exiguos, la información sobre el comportamiento de los machos es aún más escasa, en particular, a nivel cuantitativo.

Los machos en general emergen de forma sincrónica con las hembras, aunque tienen una esperanza de vida más corta (Hennessey, 2002). En algunas especies, la población de machos, en las agregaciones del hospedador y en los sitios de emersión de ambos congéneres, puede ser muy densa (Polidori et al., 2009, 2010a).

Esto favorece los encuentros de apareamiento, que en algunas especies se llevan a cabo generalmente en un lugar resguardado después de que los machos hayan transportado a las hembras en vuelo (Tormos et al., 2010).

Se ha observado, en estos lugares, que los machos de algunas especies producen estridulación, la cual puede ser usada para disuadir a los depredadores, así como también como una posible “llamada” para atraer a las hembras (Bayliss y Brothers, 1996); en otros casos parece ser que son las hembras las que activamente “bombean” el abdomen, para producir un sonido chirriante que atrae a los machos (Manley, 1977).

Los escasos datos disponibles sobre los machos de mutílicos se refieren a su comportamiento durante la cópula, habiendo sido obtenidos, a menudo, en el laboratorio (Bayliss y Brothers, 2001; Bergamaschi et al., 2010).

Como ejemplo de la escasez de conocimientos que se posee actualmente, sobre el comportamiento de los machos de estos parasitoides, se puede aducir que todavía no está clara la estrategia adoptada por los machos de mutílicos para maximizar su éxito reproductivo.

En la estrategia de los himenópteros aculeados, el apareamiento responde básicamente a uno de estos dos tipos:

- a) La territorialidad (los machos establecen y defienden territorios, ya sea en zonas con o sin los recursos esenciales para las hembras).
- b) La competencia mediante lucha (machos no territoriales patrullan en búsqueda de las hembras receptivas en su lugar de nidificación o sitios de alimentación).

(Thornhill y Alcock, 1983; Ayasse et al., 2001; Paxton, 2005).

Estudios comparativos entre especies de himenópteros sobre las estrategias reproductoras adoptadas por los machos (Thornhill y Alcock, 1983, 2005; Paxton, 2005), indican, que tanto una alta densidad de machos como una distribución no agregada en las hembras (uniforme o al azar), así como de sus recursos esenciales, podría fomentar la competencia mediante lucha, mientras que las condiciones opuestas promoverían la territorialidad.

Un recurso esencial para las hembras de mutílidos es el hospedador, cuyas larvas pueden presentar distribución no agregada (uniforme o al azar) o agregada dependiendo del comportamiento de las hembras del hospedador; por otro lado, el número de los mutílidos machos puede ser bajo o alto en función de la tasa de parasitoidismo alcanzada por las hembras (en la generación anterior).

Por tanto, conocer el comportamiento del hospedador y la tasa de parasitoidismo permitiría realizar predicciones sobre la estrategia de apareamiento seguido por los machos de los mutílidos.

En este sentido, el presente estudio contribuye al conocimiento del sistema de apareamiento de estos aculeados y el comportamiento que presentan los machos de la especie *Nemka viduata* (Pallas), en mutílidos de tamaño medio con una distribución mediterránea (Invrea, 1964).

N. viduata es un parasitoide de larvas maduras y pupas de avispa excavadora (Crabronidae), probablemente ceñido casi exclusivamente a representantes de la subfamilia Bembicinae (Grandi, 1951; Tormos et al., 2003) que habitualmente nidifican formando densas agregaciones en suelos arenosos (Evans, 1966).

En esta especie, lo mismo que ocurre generalmente en la familia Mutillidae, los machos son alados y las hembras ápteras. Precisamente en las hembras de esta especie se han llevado a cabo estudios sobre los patrones de actividad diaria y estacional, distribución espacial, tasa de parasitoidismo y comportamiento de cópula (Alicata et al., 1974; Polidori et al., 2010a; Tormos et al., 2010).

Por el contrario, los datos conocidos sobre el comportamiento de los machos se limitan a observaciones realizadas durante la cópula (Tormos et al., 2010) y la abundancia, registrada como variable que explique los patrones de actividad de las hembras (Polidori et al., 2010a).

Materiales y Método

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en una zona situada en la denominada “La Mallada Larga” ubicada en el parque natural de la “Dehesa del Saler” (Valencia, España: 39.20 N 0.40 W) durante el verano de 2008 (julio-agosto).

El área de estudio se ubica en una marisma costera con la humedad del suelo arenoso, no sólo afectada por períodos de inundación, sino también por otros de sequía y desecación durante el verano.

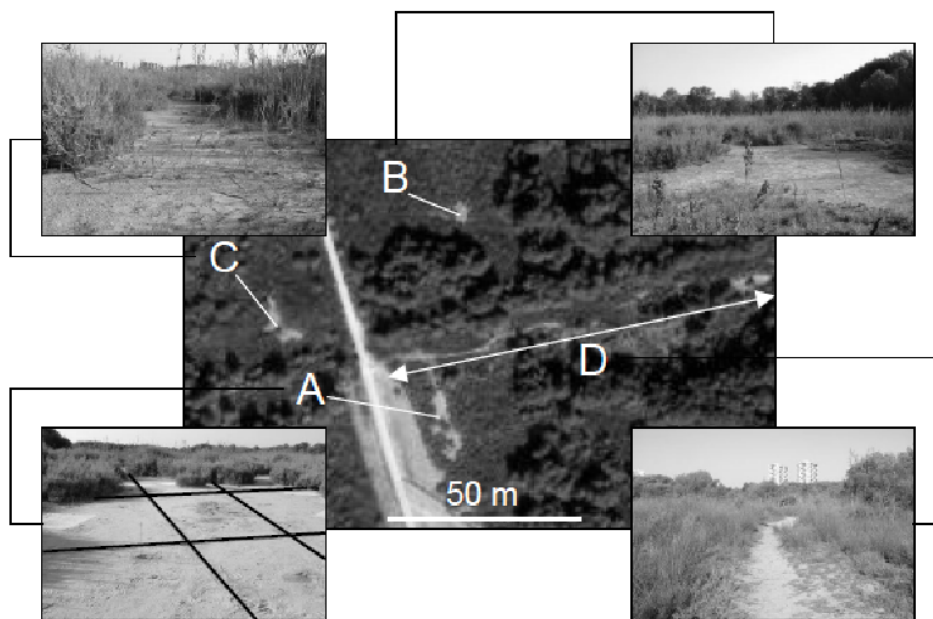


Figura 67: Área de estudio compuesta por 4 agrupaciones de nidos de hospedadores de *Nemka viduata* (Pallas). Los sitios A, B y C fueron colonizados por la avispa excavadora *Stizus continuus* (Klug), mientras que el sitio D fue colonizado por la avispa excavadora *Bembicinus tridens* (Fabricius)

En el área de estudio, *N. viduata* es un parasitoide de las avispas excavadoras *Stizus continuus* (Klug) y *Bembecinus tridens* (Fabricius) (Crabronidae); ambas nidifican de manera habitual y abundante al menos desde mediados de los años 80 (Asís et al., 1988; Polidori et al., de 2008).

Un total de cuatro sub-zonas (en adelante sitios) fueron elegidas para las observaciones y recolección de individuos (Fig. 67).

El sitio A era una gran superficie de nidificación de *S. continuus* (alrededor de 300 nidos), donde se obtuvieron todos los datos sobre los patrones diarios (actividad espacial y temporal) y algunos de los datos sobre la dispersión, y donde se colectaron la mayor parte de individuos para el análisis del tamaño corporal, así como el total de los individuos para el análisis de estridulación.

Los sitios B y C también fueron colonizados por *S. continuus* pero con menor densidad de nidos (alrededor de 20 y 30 nidos, respectivamente), y se ubicaban a 70 m y 80 m respectivamente, del sitio A.

El sitio D era un camino de tierra que conectaba el sitio A con las dunas de arena cerca del mar, e incluía cientos de nidos de *B. tridens*.

En los cuatro sitios se recogieron datos sobre la dispersión y se recolectaron individuos para el análisis del tamaño del cuerpo.

Patrones de actividad diaria

La actividad diaria de machos de *N. viduata* se evaluó en el sitio A para un total de 14 días, entre el 10 y el 23 de julio de 2008.

En el área de estudio se llevaron a cabo observaciones cada uno de esos días y durante el periodo comprendido entre las 7.00 y las 20.00 h (hora solar), tomando datos cada hora sobre la actividad de los mutílicos en 23 cuadrados prefijados de 3 m x 3 m ("método de patrullas", PT-method) (véase Polidori et al., 2010a).

Cada hora, ocho cuadrados fueron escogidos al azar para la toma de datos (el total de las 23 cuadrados se observaron al menos una vez), realizándose observaciones durante 5 minutos en cada una de ellas, tiempo durante los cuales se obtuvo el mayor número de machos y hembras de *N. viduata* presentes simultáneamente en el cuadrado. En esta fase del estudio los machos no fueron marcados individualmente. Estos datos permitieron analizar la actividad temporal (por día y por hora del día) y espacial (por cuadrado) de los machos en relación con la actividad de las hembras.

Dispersión y tamaño corporal

El estudio sobre la distribución espacial e individual de machos y su relación con el tamaño del cuerpo se llevó a cabo entre el 4 y el 30 de agosto de 2008.

Antes de la realización de las observaciones, se marcaron individualmente en el tórax un total de 35 machos con pinturas de color no tóxicas; posteriormente fueron pesados con una báscula electrónica Ohaus Scout Pro con una precisión de 0,002 g, y, por último, liberados.

Durante el marcaje de cada uno de estos 35 machos se anotó la combinación de color y el sitio (A, B, C o D).

Las observaciones se realizaron de 8.30 a 10.30 y de 18.30 a 20.30 horas, es decir, durante los períodos del día de mayor actividad de los machos sobre la base de los resultados de julio (ver más adelante).

Diariamente, en cada uno de estos dos periodos, los cuatro sitios fueron examinados dos veces durante 15 minutos cada una; el orden de los sitios se eligió cada día al azar.

Durante el período de 15 minutos, se registró la presencia o ausencia de todos los machos marcados en un sitio determinado ("método de área completa marcada", WAM-method).

Esta recogida de datos se realizó entre el 7 y 20 de agosto. Además, en el sitio A la presencia o ausencia de machos marcados se evaluó para los 23 cuadrados (organizados espacialmente como en julio). En este caso, en cada cuadrado se realizaron observaciones de 5 min en días diferentes a los que se dedican a la distribución de los machos a través de las agregaciones del hospedador ("método de sitio A marcado", SAM-method).

La toma de datos se realizó entre el 21 y 30 de agosto.

Análisis estadístico

Los datos del PT-metodo, WAM-metodo, SAM-metodo y la masa corporal de los machos no se distribuyeron normalmente (test de Jarque-Bera: $JB > 100$; $P < 0,0001$), por lo que se transformaron antes del análisis.

Los datos de actividad y la masa corporal se transformaron como $\ln(x + 1)$, mientras que el número de nidos del hospedador, el número de cuadrados y el número de sitios se transformaron como $x^{1/2}$. Se utilizaron regresiones paramétricas de mínimos cuadrados para evaluar la distribución de la actividad durante el día.

Se verificó si el modelo de regresión simple (lineal o cuadrática) coincidía con la distribución de los datos, ya que la aplicación de este test proporciona una aproximación razonable para describir la relación, aunque no implica que el modelo elegido represente la verdadera relación, ya que los mecanismos que subyacen a los patrones son desconocidos (Strohm et al., de 2001; Polidori et al., 2009, 2010a).

Se verificó la existencia de asociaciones lineales con el test de correlación de Pearson (si $n > 10$) o con el test de correlación de Spearman (si $n < 10$).

El análisis de varianza (ANOVA) se utilizó para probar si la actividad (PT-method) difiere a través de los 23 cuadrados del sitio A.

Se utilizó el test de χ^2 para comprobar la diferencia en el número de machos que fueron recapturados en los sitios y en los cuadrados. Esta prueba se realizó con datos obtenidos para todos los machos marcados conjuntamente, así como para cada uno de ellos individualmente. En este último caso, como para el análisis gráfico, el tamaño de la muestra por cuadrado hizo imposible el uso del test (valores esperados <5) en el total de los 23 cuadrados, se dividieron éstos en 3 grupos (cuadrados 1-8, cuadrados 9-16 y cuadrados 17-23) y se compararon las frecuencias entre estos tres grupos.

Como por razones similares, no se podían usar los cuatro sitios; debido a que B y C resultaron mucho menos frecuentados por los machos (ver resultados), sólo se compararon las frecuencias entre los sitios A y D (éste, además, albergaba diferentes hospedadores). Para ambos, en el análisis individual de bases por sitio y por grupo de cuadrados, sólo se utilizó a los machos con el número suficiente de observaciones (≥ 15 para el análisis del grupo de cuadrados y ≥ 10 para el análisis del sitio).

Resultados

Comportamiento general del macho y de la actividad espacio-temporal (PT-method)

La rapidez del vuelo de los machos cerca del suelo en busca de hembras para aparearse, variaba desde muy lenta hasta moderadamente rápida. A pesar de que los machos fueron más frecuentemente observados realizando este tipo de vuelo, a ciertas horas, sobre todo en las más frías, los machos parecían ser reacios a volar desplazándose sobre el suelo con las alas plegadas, realizando ocasionalmente vuelos cortos y aterrizando a poca distancia (<1 m). En ocasiones desaparecían bajo los arbustos presentes en las agregaciones de nidos del hospedador. En cualquier caso, seguir a alguno de los machos individualmente mientras patrullaba la zona, era difícil, y normalmente no existía la oportunidad de registrar el movimiento específico de los mismos durante un largo período.

Los machos podían ser numerosos en determinados períodos del día, con un máximo de 5 machos por cuadrado registrados simultáneamente durante 5 minutos de observación. Las hembras eran mucho más escasas, con no más de 1 individuo / cuadrado registrado en un periodo de 5 minutos de observación.

Grupos de machos, enfrentados en torno a una hembra, incluían hasta seis individuos, aunque generalmente presentaban de 2 o 3 ($2,7 \pm 1,3$; $n = 13$) (Fig. 68).

A pesar de que se registraron enfrentamientos de machos, en algunos casos durante los días y las horas de alta actividad, el apareamiento se observó en muy raras ocasiones.

De 13 enfrentamientos, 8 condujeron de inmediato al vuelo de un macho transportando a la hembra, de modo que la cópula forética, probablemente, se

llevaría a cabo en un lugar seguro, a cierta distancia de la agregación. En otros 3 casos, aparentemente, los machos enfrentados desaparecieron después de varios minutos, no siendo la hembra transportada por ninguno de ellos. En los 2 casos restantes, la agrupación (machos enfrentados) se deshizo, copulando 2 machos con 2 hembras in situ (no siendo, por tanto, las mismas transportadas), teniendo la cópula una duración entre 15-30 segundos. Durante estas dos cópulas, machos y hembras se comportaron como ya se ha descrito en Tormos et al. (2010).

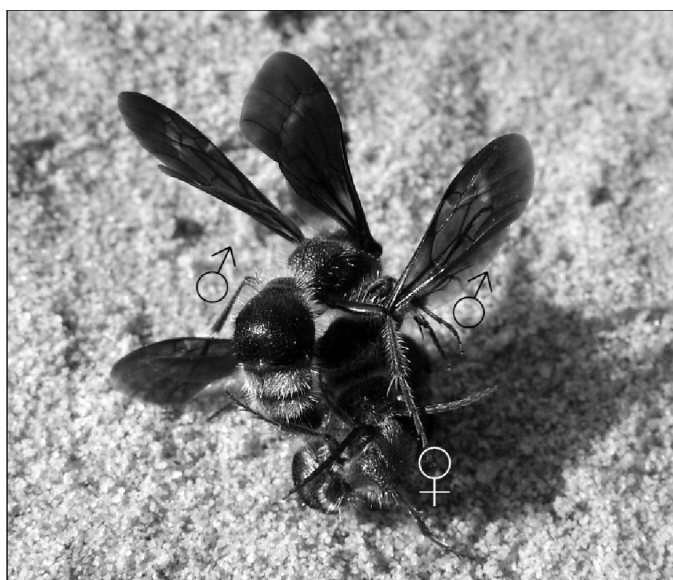


Figura 68: Hembra de *N. viduata* acosada por 2 machos en una agrupación típica.

Durante el mes de julio, unos días parecían estar caracterizados por una alta actividad de los machos, y otros por una baja actividad, y lo mismo ocurrió para las hembras, produciéndose una correlación positiva entre la actividad de machos y hembras durante los días de este mes (Pearson: $r = 0,66$; $n = 12$; $p = 0,018$) (Fig. 69a).

La actividad de patrullaje diario de los machos siguió una clara tendencia cuadrática negativa a través de las horas ($R^2 = 0,77$; $n = 14$; $P < 0,001$), al igual

que la actividad de las hembras ($R^2 = 0,70$; $n = 14$; $P < 0,001$), lo que redundó en un efecto de correlación positiva entre los dos sexos (Pearson: $r = 0,73$; $n = 14$; $P = 0,003$) (Fig. 69b).

Se detectó un efecto débil pero significativo del cuadrado (sitio A) sobre la actividad de los machos ($F_{22, 419} = 1,64$; $P = 0,04$); los cuadrados 3, 4, 7, 18 y 20 fueron significativamente más frecuentados que el resto. No obstante, la actividad de las hembras no se concentró en ningún cuadrado en particular ($F_{22, 419} = 1,05$; $P = 0,4$). Esto se tradujo en una falta de correlación entre la actividad de los machos y las hembras en los 23 cuadrados (Test de Pearson: $r = -0,19$; $n = 23$; $P = 0,37$) (Fig. 69c).

Actividad individual y efecto del tamaño corporal (WAM-method SAM-method)

Algunos machos fueron recapturados con mucha más frecuencia que otros durante el estudio, pero en general fue baja la tasa de recaptura. Por ejemplo, de los 35 machos marcados, 7 no fueron recapturados, 7 fueron recapturados una sola vez, y el resto fue recapturado de 4 a 14 veces en toda la zona (cuatro sitios: WAM-method). Dentro de la zona A, 18 machos marcados fueron recapturados de 1 a 26 veces (23 cuadrados: SAM-method).

Los machos marcados parecían ser en general más frecuentes en ciertos cuadrados (Fig. 70a) ($\chi^2 = 35,9$; $df = 22$; $P < 0,05$), en concreto: los cuadrados 2, 4 y 7 presentaron el mayor número de recapturas registradas. De manera similar, e incluso de manera más acusada, los machos fueron más a menudo capturados en ciertos sitios (Fig. 70b) ($\chi^2 = 139,5$; $df = 3$; $P < 0,0001$), siendo el más frecuentado el sitio A y (mucho menos) el sitio D.

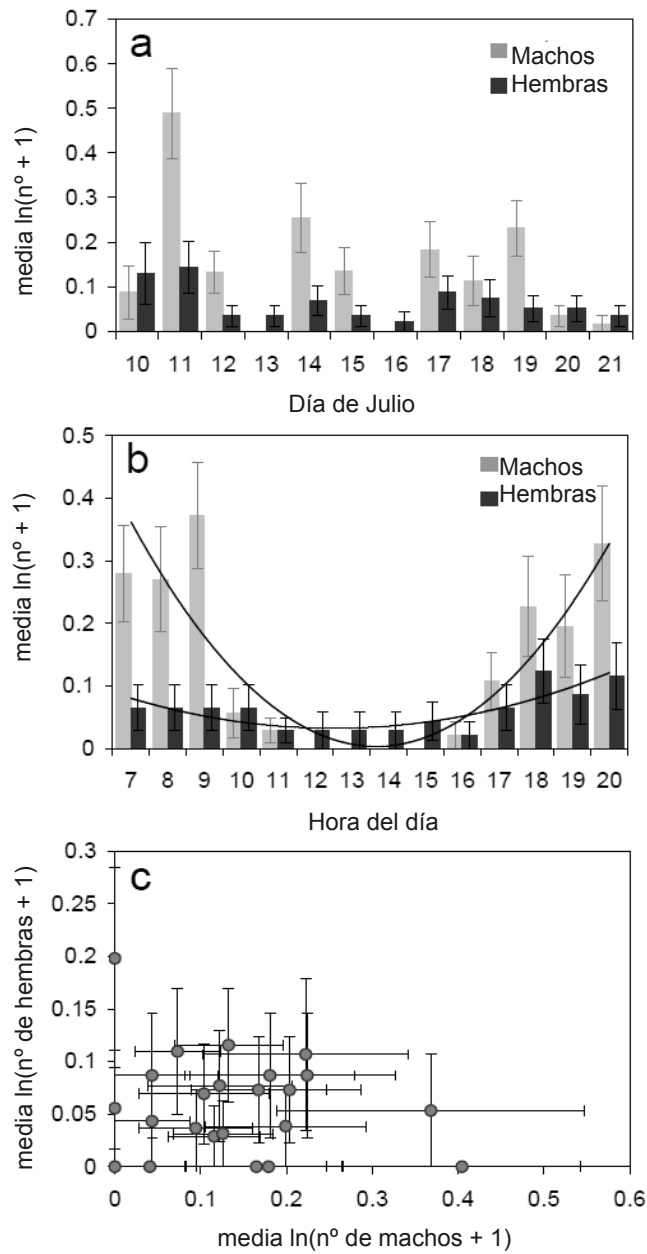


Figura 69. Distribución de actividades de *N. viduata*, machos y hembras, durante los días de julio (a), durante las horas del día (b) y relación de las actividades entre los dos sexos en los 23 cuadrados del el sitio A. (media cada 5 minutos). Líneas de regresión se muestran sólo para las tendencias más significativas. Los datos se expresan como $\ln(x + 1)$ debido a los valores “cero” presentes en la muestra.

A pesar de estas pautas generales, sólo algunos individuos muestran marcada preferencia por algunos de los cuadrados y sitios determinados (Fig. 70a-b).

En particular, dos de los cuatro machos marcados, con un número suficiente de observaciones, mostraron preferencia por un grupo de cuadrados (Fig. 70b):

- ♣ macho d (grupo de cuadrados 1 preferido): $\chi^2 = 8,4$; $df = 2$; $P < 0,05$
- ♣ macho c (grupo de cuadrados 1 preferido): $\chi^2 = 15,31$; $df = 2$; $P < 0,05$
- ♣ macho e: $\chi^2 = 0,64$; $df = 2$; $P > 0,05$
- ♣ macho a: $\chi^2 = 5,55$; $df = 2$; $P > 0,05$

Por otro lado, cinco de los ocho machos marcados, con un número suficiente de observaciones, mostraron preferencia por el sitio A o el sitio D (Fig. 70b):

- ♣ macho z (preferencia por el sitio D): $\chi^2 = 8,2$; $df = 1$; $P < 0,01$
- ♣ macho i (preferencia por el sitio A): $\chi^2 = 8,2$; $df = 1$; $P < 0,01$
- ♣ macho c (preferencia por el sitio A): $\chi^2 = 17,8$; $df = 1$; $P < 0,001$
- ♣ macho e (preferencia por el sitio A): $\chi^2 = 13$; $df = 1$; $P < 0,001$
- ♣ macho d (preferencia por el sitio A): $\chi^2 = 11,6$; $df = 1$; $P < 0,01$
- ♣ macho f: $\chi^2 = 0$; $df = 1$; $P > 0,05$
- ♣ macho m: $\chi^2 = 2,6$; $df = 1$; $P > 0,05$
- ♣ macho n: $\chi^2 = 1$; $df = 1$; $P > 0,05$

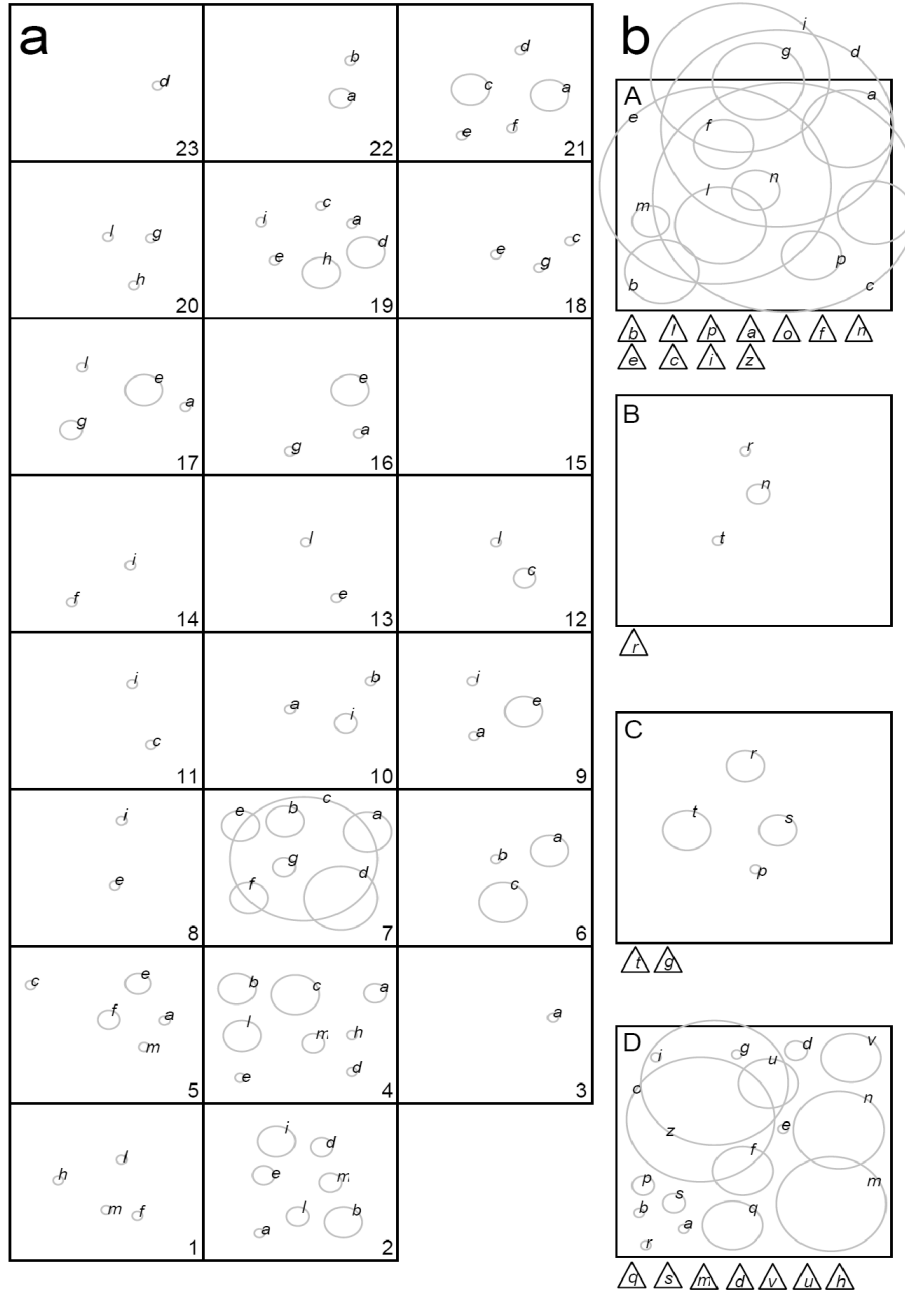


Figura 70. Mapa de la zona A, en el que se muestran las 23 cuadrados (a), y los cuatro sitios (b), con los datos de recaptura para los machos con más de 5 observaciones. Cada letra cursiva minúscula identifica un macho diferente. En (b) los pequeños triángulos muestran el sitio donde cada macho fue marcado.

El tamaño del cuerpo no explica la tendencia a la preferencia hacia ciertos sitios, dada la correlación no significativa entre los valores de χ^2 y el ln (masa corporal) en los ocho machos (test de Spearman: $\rho = 0,43$; $n = 8$; $p = 0,30$). La realización de una prueba similar no fue posible para el análisis de los grupos de cuadrados, aunque no se observan diferencias aparentes, ya que los dos machos que muestran preferencia pesaron 43 mg y 53 mg, mientras que los que no la muestran pesaron 63 mg y 47 mg.

Los machos marcados, con más de cinco recapturas, fueron analizados para comprobar la importancia del tamaño corporal en función de la dispersión. Entre estos machos, que patrullaban de uno a tres sitios, los de mayor tamaño patrullaban un mayor número de sitios que los de menor tamaño (Pearson: $r = 0,66$; $n = 17$; $P = 0,005$) (Fig. 71a). Adicionalmente, los machos patrullaban de 4 a 13 cuadrados no existiendo diferencias entre los grandes y los pequeños (Pearson: $r = 0,04$; $n = 11$; $P = 0,91$) (Fig. 71b).

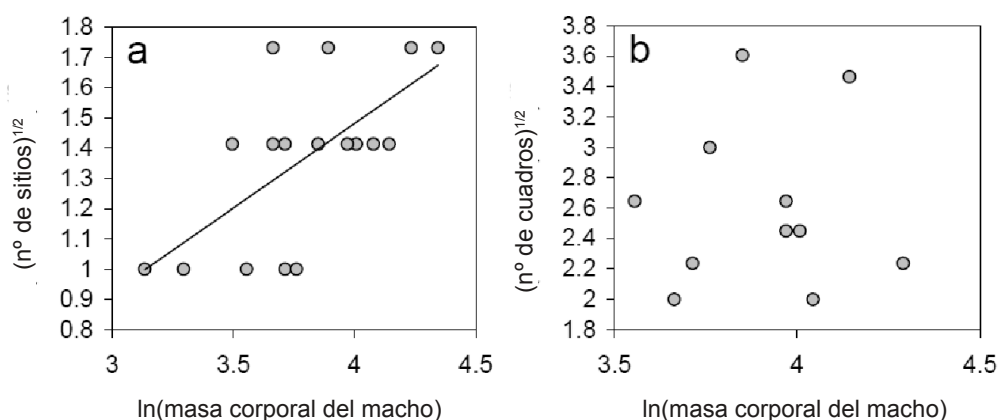


Figura 71: Relaciones entre la masa corporal transformada de los machos y el número transformado de sitios (a) y cuadrados (b) patrullados. Las líneas de tendencia se muestran sólo para las correlaciones significativas.

Discusión

Los machos de *N. viduata* vuelan cerca del suelo, en busca de hembras para aparearse; se trata de un comportamiento cualitativo brevemente analizado en otros mutílidos, tales como *Lophomutilla corupa* Casal, 1968 (Bergamaschi et al., 2010), y en algunas avispas apoideas, como *Palmodes praestans* (Kohl, 1890) (Alcock y Kemp, 2005).

Durante las horas menos calurosas los machos parecen volar menos y presentar más a menudo un comportamiento de desplazamiento por el suelo, comportamiento que ya se ha descrito anteriormente para otro mutílido, *Tricholabiodes thisbe* (Peringuey) (Bayliss y Brothers, 1996).

El enfrentamiento (agrupación) de los machos en torno a las hembras culmina en un vuelo en el que la hembra es transportada por un macho en el caso de “cópula forética” o no es transportada en el caso de una “cópula in situ”. Es posible que en este último caso, los machos fuesen demasiado pequeños para transportar a las hembras en vuelo.

N. viduata no parece presentar dimorfismo sexual respecto a la masa corporal (Tormos et al., 2010); cálculos previos basados en la relación existente entre el peso de los músculos de vuelo y la masa corporal (masa muscular de vuelo / masa corporal, cociente que prácticamente determina la capacidad de carga de elevación (Marden, 1987)) reveló que no todos los machos son capaces de transportar a las hembras y que incluso algunas no pueden serlo por ningún macho (Tormos et al., 2010).

Autores previos (Nonveller, 1963; Deyrup y Manley, 1986), sugirieron el dimorfismo sexual, en lo que respecta al tamaño entre sexos, para explicar la presencia de la foiesis en el sistema de apareamiento de los mutílidos; esto es teóricamente posible sólo si las hembras son más pequeñas que los machos. Sin

embargo, incluso en especies con sexos similares en tamaño, la foforesis puede ocurrir por lo menos para alguna combinación macho-hembra (Bayliss y Brothers, 1996; Tormos et al., 2010).

En cuanto a la actividad diaria, y por hora del día, se encontró una correlación positiva entre la actividad de machos y hembras a través de los días (mes de julio) y a lo largo de las horas del día, con machos y hembras más activos a primera hora de la mañana y por la tarde. Este resultado está de acuerdo con un estudio previo (Polidori et al., 2010a), donde se asoció significativamente la actividad de los machos con la actividad de las hembras.

Este patrón diario parece ser típico de los mutílidos, los cuales están activos -aparentemente con independencia de las condiciones climáticas- en sus sitios de búsqueda de alimento: al inicio de la mañana y al final de la tarde; estos son los periodos de mayor actividad en los calurosos veranos en las dunas arenosas de Minnesota (*Dasymutilla nigripes* (Fabricius, 1787), Evans et al., 1973), en los calurosos veranos del sur de España [*N. viduata* (Polidori et al. 2010a., el presente estudio), *Smicromyrme rufipes* (Fabricius) (Polidori et al., datos no publicados)] y en frías primaveras del centro de Italia (Polidori et al. 2009), lo que sugiere que la curva de temperatura sólo puede explicar en parte el patrón de actividad.

La sincronía temporal entre machos y hembras no es tan obvia como se podría esperar. Por ejemplo, en especies de aculeados, que se aparean sólo una vez durante su vida, los machos son mucho más activos antes de que las hembras empiecen la búsqueda de alimento, es decir, durante los picos de emergencia de adultos, y este hecho se presenta tanto estacionalmente como a lo largo del día: en *S. continuus*, uno de los dos hospedadores de *N. viduata* en los sitios de estudio del presente trabajo, la actividad de machos y hembras difiere en función de la monoandria de las hembras y sus picos de la emergencia (Asís et al., 2006; Polidori et al., 2010b).

Apenas se tiene conocimiento sobre el número de veces que se aparean las hembras de mutílidos a lo largo de su vida. Bergamaschi et al. (2010) mencionó apareamiento múltiple en *Lophomutilla corupa* Casal, mientras que en otras especies se describió un solo apareamiento (Brothers 1972; García et al., 2006).

Por otra parte, los machos y hembras que se recolectaron en lugares de nidificación del hospedador y que posteriormente se dispusieron en placas Petri, conducen a menudo a la cópula (aunque en algunas especies después de un período de evitación mutua) (Bayliss y Brothers, 1996, 2001); además, parece poco probable que en todos estos casos, los investigadores recogieran sólo hembras vírgenes (que a menudo se recolectaban durante la búsqueda de nidos del hospedador, es decir, presumiblemente, dispuestas a depositar sus huevos en las larvas de los mismos).

Cuando los machos y las hembras de *N. viduata* se colocan en una placa Petri existe la probabilidad de que se apareen; los machos tras aparearse se vuelven agresivos hacia las hembras, y más tolerantes a los pocos días (Tormos et al., 2010). Esto sugiere que las hembras de *N. viduata* también pueden aparearse más de una vez.

En lo que respecta a la actividad espacial se detectó un efecto débil pero significativo del cuadrado, o el sitio, sobre la densidad / actividad del macho. Los cuadrados más frecuentados por los machos, no eran los más frecuentados por las hembras, las cuales no presentan ninguna preferencia aparente. Por tanto, existen otros factores, por el momento difíciles de determinar, que atraen a los machos a cuadrados particulares de la zona.

Una hipótesis plausible sería que los machos se concentren en los cuadrados con más cobertura vegetal, ya que pueden encontrar fácilmente debajo de los arbustos un lugar protegido para refugiarse durante los períodos de alta temperatura o por la noche.

De hecho, los cuadrados más visitados en el sitio A, estaban parcialmente cubiertos por arbustos de *Arthrocnemum fruticosum* (Chenopodiaceae), e incluso algunas de ellas ampliamente cubiertas (> 50%) (ver fig. 2 en Polidori et al., 2008). En algunas ocasiones, se observó a los machos esconderse debajo de dichos arbustos.

Teniendo en cuenta las pautas comportamentales de los machos ya tratados en esta discusión y ya que los machos no aparentan establecer territorios, parece ser que optan por un sistema típico de “competencia por explotación” (Thornhill y Alcock, 1983).

Entre los himenópteros aculeados, cuando las hembras receptivas son escasas y se encuentran muy dispersas, los machos suelen llevar a cabo una competencia por explotación para aparearse (Thornhill y Alcock, 1983; Alcock y Camp, 2005). Por otro lado, cuando las hembras emergen en grupos o cuando los recursos que atraen a las hembras se agregan, los machos adoptaran una “defensa de la hembra” o “defensa del recurso” mediante una estrategia de poligamia a través de la territorialidad (Thornhill y Alcock, 1983).

Además, la competencia por explotación se vería favorecida cuando la densidad de machos es alta (Paxton et al., 2005). Estas predicciones han sido corroboradas en gran medida en las especies nidificantes, como las abejas y las avispas apoideas (Paxton et al., 2005; Alcock y Kemp, 2005), pero nunca fueron estudiadas en Mutillidae, por lo que no se pueden comparar los resultados de este estudio con otros a fin de establecer una regla general en este grupo de parasitoides. Sin embargo, se pueden aducir ciertas dudas de que tales predicciones funcionen claramente con los mutílidos.

De hecho, nos encontramos con una alta densidad de machos, junto con un patrón agregado de los nidos del hospedador (es decir, donde los recursos utilizados por las hembras se agrupan y donde emergen las hembras), por lo que

no se favorece de una manera clara la competencia por explotación o la territorialidad. La avispa hospedadora de *N. viduata* en el sitio A, *S. continuus*, aparentemente muestra condiciones similares, es decir alta densidad de machos y agregaciones de hembras (=nidos), y los machos muestran claramente el comportamiento territorial con la defensa activa de las pequeñas áreas de emersión (Asís et al., 2006; Polidori et al., 2010b).

Una posibilidad radica en que tales predicciones se presenten sólo, o principalmente, en las especies en las que las hembras se aparean una sola vez, y no se puede excluir que las hembras de *N. viduata* sean polígamas (véase lo indicado anteriormente).

Algunos individuos mostraron preferencia por algunos de los cuadrados y sitios determinados (Fig. 70a-b). Previamente a la realización del presente estudio, algunos autores registraron un cierto grado de fidelidad al sitio en los sistemas de competencia por explotación en algunas avispas constructoras de nidos, tales como *Glenostictia satan* Gillaspay, 1983 (Longair et al., 1987), *Palmodes praestans* (Kohl) (Alcock y Kemp, 2005) y *Habropoda pallida* (Timberlake, 1937) (Alcock y Buchmann, 2011).

Esta fidelidad es tal vez debida a una capacidad de aprendizaje para recordar dónde se presentaban las hembras de manera más abundante o dónde las hembras tenían más probabilidades de emerger. Por ejemplo, en el braconido parasitoide *Alabagrus texanus* (Cresson, 1872) los machos muestran memoria durante un corto plazo de tiempo, disminuyendo su atención a los sitios que tienen pocas probabilidades de obtener un apareamiento (Goh y Morse, 2010).

A pesar de que no se pudo detectar una sub-población de machos más pequeños que adoptasen una táctica alternativa (por ejemplo, patrullas fuera del área de estudio, véase, por ejemplo, O'Neill y Evans, 1983a), se encontró un efecto del tamaño corporal sobre la conducta de patrullaje.

En particular, los machos más grandes parecían patrullar más sitios del hospedador que los más pequeños, aunque tal patrón desapareció a menor escala (dentro de los sitios de nidificación).

A pesar de que es probable que, si no hay ninguna ventaja para los machos grandes, la ausencia de alternativas tácticas es predecible, se sugiere que los machos más grandes en *N. viduata* realmente tienen ventaja en comparación con los más pequeños. De hecho, ya que los machos copulan con las hembras foréticamente, tendrán más éxito en el hallazgo de hembras con una masa corporal que sean capaces de levantar en vuelo (Tormos et al., 2010).

Debido a que el tamaño del hospedador determina el tamaño de la hembra de mutilado (Pitts et al., 2010), los machos más grandes de *N. viduata* podrían copular con las hembras que emergen tanto de hospedadores grandes (*S. continuus*) como de los pequeños (*B. tridens*), mientras que los machos más pequeños sólo podía copular con las hembras más pequeñas.

Debido a que *S. continuus* y *B. tridens* anidan en diferentes lugares, los machos más grandes aprovecharían para patrullar los sitios de nidificación de las dos especies.

En la avispa excavadora *Philanthus zebra* Cresson, 1879, los machos grandes mantienen amplias áreas de patrullaje y los machos pequeños son territoriales en áreas reducidas (O'Neill y Evans, 1983b). A pesar de que esta situación es diferente a la presentada en este trabajo, la razón para el patrullaje de machos de gran tamaño puede ser similar a la sugerida por los autores de ese estudio, es decir, puede estar en relación con la capacidad de vuelo o con la capacidad de los machos grandes para apoderarse de las hembras de más amplio rango de tamaños.

Otra ventaja de los machos grandes -en *N. viduata*-, redundante, es que dentro de las “bolas” de apareamiento (agrupaciones de machos) sería más probable que un macho más grande pudiera, en vuelo, sacar a la hembra fuera de la “bola” y

llevársela volando, que otro más pequeño. En abejas y avispas que nidifican en el suelo, durante la competencia entre los machos por las hembras emergentes, los más grandes tienden a dominar a sus rivales y tienen mayor éxito en el apareamiento (Stubblefield y Seger, 1994; Alcock, 1996; Coelho y Holliday, 2001).

El interés de los resultados del presente estudio radica, fundamentalmente, en que, en general, hasta el momento, en los sistemas de competencia por explotación no se asignaba ninguna ventaja al mayor tamaño del macho (Thornhill y Alcock, 1983; Larsson y Tengo, 1989) ya que la selección favorecía la rápida localización de las hembras en vez de la capacidad de lucha.

De hecho, se ha confirmado que un gran tamaño es una desventaja para los machos que compiten mediante un sistema de competencia por explotación en algunas especies (Stoks, 2000; Moya-Larano et al., 2002).

Características comunes y diferencias específicas en los órganos y patrones de estridulación de mutílicos (Hymenoptera: Mutillidae)

Resumen

Debido a que los escasos y dispersos datos disponibles son sobre todo cualitativos, se sigue debatiendo la hipótesis de si los patrones de estridulación y la morfología del órgano estridulador constituyen rasgos específicos de los mutílicos (Hymenoptera: Mutillidae).

En este capítulo, se confirma esta hipótesis analizando los patrones de estridulación y la morfología asociada en las hembras de seis especies incluidas en cinco géneros y tres subfamilias.

En todas las especies mencionadas, el sonido es producido por el roce de una *pars stridens* morfológicamente bien definida y compuesta por estrías paralelas (en el III terguito abdominal) contra un *plectrum*, débilmente definido (en el II terguito).

En todos los casos, el sonido producido responde a unas secuencias de series de pulsos organizados en dos subunidades (emisiones acústicas bisilábicas) caracterizadas por pulsos con fase opuesta.

Se encontraron diferencias entre especies en la morfología del *pars stridens*, en relación principalmente con la distancia entre las estrías y su densidad, y en los

patrones de llamada de “alarma”, principalmente sobre la duración de las sílabas y el número de pulsos por segundo.

Análisis de clasificación y regresión revelaron que cinco variables acústicas y cinco morfológicas tenían, en general, relevancia en la asignación correcta de la mayoría de los individuos a su especie. El tamaño del cuerpo parecía poseer un efecto débil sobre la variación morfológica y acústica inter-específica, aunque se requiere un grupo mayor de especies para confirmar este resultado.

En general, la proximidad taxonómica entre las especies parecía correlacionarse débilmente con la similitud morfológica inter-específica y no presentar correlación con la similitud acústica, lo que sugiere que los factores ecológicos pueden haber sido importantes en la conformación de la estridulación propia de la especie en los mutílidos

Introducción

Frotar dos partes del exoesqueleto para emitir un sonido es una forma muy generalizada de comportamiento acústico en los artrópodos (Ewing, 1989; Bailey, 1991), y posiblemente representa las señales de comunicación más tempranas de la historia de la vida (Hoch et al., 2006). Estos insectos estriduladores, que incluyen especies pertenecientes a grupos tan diversos como las cigarras, hormigas, avispa, insectos y escarabajos, producen una señal vibratoria transmitida por el sustrato, generalmente acompañada por un componente acústico (Alexander, 1967; Ewing, 1989; Bailey, 1991).

Es ampliamente conocido que tanto machos como hembras de parasitoides pertenecientes a la familia Mutillidae (Hymenoptera), realizan tal comportamiento acústico (Tschuch, 1993). Estos himenópteros estridulan en gran parte para defenderse, utilizando la estridulación como una señal de advertencia (Masters, 1979, 1980), aunque la emisión de ruido también se observó durante el apareamiento (Spangler y Manley, 1978; Tormos et al., 2010).

Siguiendo un modelo reciente (Tschuch y Brothers, 1999), las especies con un cuerpo de 10 mm de longitud serían capaces de emitir sonidos audibles a una distancia de 0,1 m, pero las especies más pequeñas no disuadirían a los depredadores con su estridulación, más débil. Esto sugiere que las funciones adicionales de la producción de sonido (por ejemplo, comunicación intra-específica) pueden ser posibles (Tschuch y Brothers, 1999; Polidori et al., en prensa), como ocurre en las hormigas (Formicidae) que están filogenéticamente relacionadas (Hickling y Brown, 2000).

Salvo dos excepciones (Tschuch y Brothers, 2000), los mutílidos poseen un órgano estridulador situado en el abdomen (Tschuch, 1993; Masters, 1979; Genise y Straneck, 1991). Este órgano consta de una placa estriada (*pars stridens*), formada por una serie de estrías finas, regulares y transversales situadas en el

centro de la porción anterior del III terguito, y un rascador (*plectrum*), constituido por una zona gruesa del borde posterior del II terguito. La estridulación se efectúa mediante movimientos dorso-ventrales del abdomen para que la *pars stridens* frote debajo del *plectrum* (Tschuch y Brothers, 1999, 2000). La estridulación se caracteriza generalmente por series de pulsos (secuencias), y la producción de cada pulso se debe a la entrada en contacto del *plectrum* y una de las estrías (Tschuch y Brothers, 1999). Para evitar la destrucción mecánica de las estrías durante la producción de sonido, la fuerza se transmite a través de una anchura superior a 100 μm (Tschuch y Brothers, 1999).

Los patrones estriduladores y la morfología de las estructuras que producen sonidos están muy poco estudiados en los mutílidos. Los datos sobre el sonido y / o morfología son conocidos para ≈ 15 especies de Mutillidae, pero éstos a menudo están dispersos y son sólo preliminares o cualitativos (por ejemplo Hinton et al., 1969; Hermann y Mullen, 1974; Spangler y Manley, 1978; Genise y Straneck, 1991; Tschuch y Brothers, 2000). Se han llevado a cabo análisis más detallados para un par de especies, (Tschuch y Brothers, 1999; Polidori et al., en prensa), pero todavía carecen de comparaciones cuantitativas.

A pesar de tal escasez de datos y su naturaleza principalmente cualitativa, se sugirió repetidamente, en los mencionados estudios anteriores, que los patrones de estridulación y la morfología del órgano estridulador pueden ser propios de cada especie en mutílidos. Tal situación puede esperarse que se produzca en estos himenópteros, dado que, aunque no necesariamente se utilizan en el reconocimiento de especies, los sonidos son generalmente propios de cada especie en los insectos (Barr, 1969; Neems et al., 1997). De hecho, a pesar de que es notable la similitud en la estridulación, en sus rasgos generales principales, en una amplia gama de taxones de insectos (Masters, 1980; Schmitt y Traue, 1990; Schilman et al., 2001; Kasper y Hirschberger, 2005; Hill 2007), muchos estudios revelan patrones de sonido específicos (y su morfología correspondiente)

(por ejemplo en escarabajos (Scarabeidae): Kasper y Hirschberger (2005), homópteros (Homoptera): Claridge (1985), hormigas (Formicidae): Grasso et al. (1998, 2000), Ensifera: Otte (1992)). Sin embargo, en otros casos, tales como escarabajos crisomélidos, el órgano estridulador presenta variaciones interespecíficas (Schmitt, 1994), aunque la estridulación es notablemente similar (Schmitt y Traue, 1990).

En este estudio, se analizaron los patrones de estridulación (en particular, los patrones de llamada de “alarma”) y la morfología asociada, en hembras de seis especies de mutílidos, que abarcan cinco géneros y tres subfamilias. A continuación, se discute, de manera preliminar, si las relaciones filogenéticas conocidas entre las especies estudiadas, reflejan la similitud entre especies en el sonido y la morfología, haciendo uso de nuestros resultados y una revisión exhaustiva de los datos de la literatura.

Materiales y Método

Especies estudiadas y recolección de individuos

Los mutílidos son ectoparasitoides de otros himenópteros, principalmente aculeados, y están especializados en atacar sólo larvas maduras o prepupas (Invrea, 1964).

En este estudio se analizaron las siguientes especies:

- ▲ *Dasylabris maura* (Linnaeus, 1758) (Sphaerophthalminae).
- ▲ *Myrmilla capitata* (Lucas, 1849).
- ▲ *Myrmilla erythrocephala* (Latreille, 1792) (Myrmillinae).
- ▲ *Nemka viduata* (Pallas, 1773).
- ▲ *Smicromyrme ruficollis* (Fabricius, 1793).
- ▲ *Tropidotilla litoralis* (Petagna, 1787) (Mutillinae).

De entre estas especies, sólo para *M. capitata* se había llevado a cabo una descripción detallada del órgano estridulador y de los patrones de estridulación (Polidori et al., en prensa) (los datos utilizados en el presente estudio provienen de ese artículo), mientras que para *D. maura*, *T. litoralis* y *N. viduata* sólo una breve descripción del órgano estridulador y / o pocos datos sobre los patrones de estridulación se habían publicado (Hinton et al., 1969; Tschuch y Brothers, 1999). Según Brothers (1975, 1999), Myrmillinae y Mutillinae están más estrechamente relacionados entre sí (desde el punto de vista filogenético) que con Sphaerophthalminae, y los Mutillinae, *N. viduata* y *S. ruficollis* están más estrechamente relacionadas entre sí que con *T. litoralis* (Fig. 72).

Los hospedadores de estos taxones varían desde avispas solitarias a avispas y abejas sociales (Schmidt-Hempel, 1998; Brothers et al., 2000; Polidori et al., 2010) (Fig. 72).

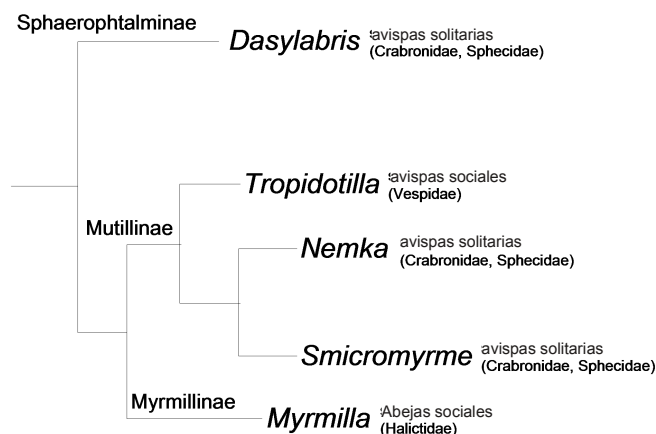


Figura 72: Filogenia de los géneros considerados en este estudio (Brothers, 1975; 1999). Se indican los hospedadores principales de las especies consideradas.

Las hembras de los mutílidos se concentran a menudo en los lugares de nidificación de sus hospedadores, “patrullando” los nidos susceptibles de ser atacados, principalmente por la mañana temprano y por la tarde (Polidori et al., 2009, 2010).

Por lo tanto, los datos de este estudio fueron obtenidos en diferentes zonas donde se presentaban hospedadores (abejas y avispas excavadoras) en tales períodos del día. Las zonas de recolección están ubicadas en un Parque Natural del sureste de España (Provincia de Valencia) (*N. viduata*) y en el Parque Natural de la zona centro-oeste de Italia (Provincia de Grosseto) (todas las especies); una

pormenorizada descripción de las áreas de estudio se aporta en Polidori et al. (2010) y Polidori et al. (2009), respectivamente.

Grabación de sonido y análisis

La grabación de sonido tuvo lugar durante la primavera y el verano de 2006-2007. Las avispas recogidas fueron transportadas a una habitación con temperatura entre 25-27 °C. Las ventanas permanecieron cerradas durante la grabación de sonidos (que se hizo 30-120 minutos después de la recolección).

Las avispas se colocaron a una distancia de 1 cm del micrófono, con una pinza sujetando ligeramente el mesosoma o dos patas de un lado, con el fin de no restringir el movimiento de las partes abdominales. El estrés producido por tal situación activó la estridulación.

La duración de las grabaciones osciló entre 30- 120 segundos, dependiendo del momento en que las avispas comenzaron a estridular. Para grabar el sonido se utilizó un micrófono direccional de condensador Sennheiser K6/ME66 (respuesta de frecuencia de hasta 25 kHz y posteriormente descendiendo suavemente a aproximadamente -20 dB a 40 kHz).

El micrófono estaba conectado a un pre-amplificador MOTU Traveler y un convertidor AD conectado a un ordenador para la grabación digital directa. La velocidad de muestreo se fijó en 96 kHz, permitiendo así la prueba de producción de ultrasonido (frecuencia > 18-20 kHz). Los archivos de sonido se analizaron con el software Adobe Audition 3.0. Al final de la grabación de sonido, los individuos se depositaron en etanol 70% para confirmar la determinación de las especies.

Los archivos de sonido se limpiaron con un conjunto específico de filtros paso alto a 750 Hz con 20 dB de ganancia para eliminar el ruido de fondo de baja frecuencia y proporcionar la amplificación de las señales registradas.

Fueron analizadas de 2 a 9 ($5,0 \pm 1,9$) secuencias por individuo (4-7 hembras por especie). Para evitar pseudoreplicas, el análisis se basó en los valores medios por cada individuo. Una secuencia (unidad del sonido) se compone de dos sílabas de pulsos, cada una correspondiente a un avance y un retroceso del *plectrum* contra la *pars stridens*. Un período de silencio (llamado “silencio intrasilábico”) separa las dos sílabas y otro período de silencio separa secuencias posteriores. El intervalo de tiempo entre el inicio de una secuencia y el inicio de la siguiente se denomina “intervalo de repetición”.

La frecuencia del pulso (número de pulsos/s) se estimó a partir del número total de pulsos en 25 ms aproximadamente en el centro de la sílaba. Catorce variables de sonido se consideraron en el análisis (Tabla VI) (10 medidas directas y cuatro matemáticamente derivadas de éstas).

Para describir la gama de frecuencias, se ha considerado como una medida de frecuencia, casi independiente de la relación de señal-ruido (véase Masters 1980), el valor del ancho de banda de 10-dB, que está determinada por los puntos más distantes, en el espectro, en el que la potencia media es de 10-dB por debajo del nivel en la frecuencia de la potencia máxima (Masters, 1980).

Este hecho limitó el problema asociado con la fuerte dependencia que presenta la frecuencia real ante la intensidad de sonido del ruido de fondo.

Órganos y patrones de estridulación de mutílicos.

Variable	<i>D. maura</i> (n=5)	<i>M. capitata</i> (n=9)
Anchura del III terguito (TW) (μm)	2020.4 \pm 21.6 (2011.5) [1998-2048.1]	1802.1 \pm 200.7 (1772.2) [1583.6-2067.7]
Longitud del III terguito (TL) (μm)	1040.6 \pm 78.2 (995.9) [958.8-1169.23]	1244.2 \pm 177 (1205.7) [1007.4-1496.6]
Anchura de la <i>pars stridens</i> (FW) (μm)	376.5 \pm 16 (370.7) [360.2-405.9]	222.6 \pm 45.7 (219.4) [152.3-307.5]
Longitud de la <i>pars stridens</i> (FL) (μm)	530.7 \pm 7.9 (534.7) [519.8-540.2]	496 \pm 63.8 (409.5) [412.4-606.1]
FW/TW	0.19 \pm 0.01 (0.18) [0.18-0.2]	0.12 \pm 0.02 (0.12) [0.1-0.16]
FL/TL	0.51 \pm 0.04 (0.52) [0.46-0.56]	0.4 \pm 0.03 (0.4) [0.35-0.45]
FW/FL	0.71 \pm 0.03 (0.71) [0.67-0.76]	0.45 \pm 0.05 (0.45) [0.36-0.51]
Espesor de las estrías (RT) (μm)	1.46 \pm 0.08 (1.46) [1.36-1.57]	1.21 \pm 0.09 (1.21) [1.05-1.37]
Distancia entre estrías (iRD) (μm)	1.52 \pm 0.28 (1.52) [0.98-1.8]	1.16 \pm 0.14 (1.15) [0.95-1.36]
RT/iRD	1 \pm 0.2 (0.9) [0.87-1.38]	1.06 \pm 0.14 (1.08) [0.8-1.23]
Número de estrías en 25 μm	8 \pm 1.1 (8) [7-10]	10.89 \pm 0.74 (11) [10-12]
Número de estrías estimado	169.9 \pm 24.1 (166.3) [146.4-213.9]	215.5 \pm 26.1 (215.8) [165-266.7]

<i>M. erythrocephala</i> (n=5)	<i>N. viduata</i> (n=7)	<i>S. ruficollis</i> (n=4)	<i>T. litoralis</i> (n=6)
2860.9±315.5 (2913.2) [2318.6-3288.5]	2351.5±417.1 (2500.7) [1682.3-2845.6]	1530.5±29.7 (1530.7) [1493-1567.5]	2797.8±428.7 (2675.4) [2424.2-3671.5]
1856.7±313.4 (1988.4) [1252.7-2150.2]	1152±254.2 (1002.1) [973.2-1594.2]	1015.1±28.3 (1001.2) [994.2-1063.9]	1418.8±331.3 (1300.4) [1150.3-2101.5]
353.1±82.6 (348.8) [208.9-457.3]	567.2±125.2 (5554.8) [391.8-766]	370.8±13.4 (370.4) [355-387.2]	702.7±106.5 (735.1) [535.4-865.5]
756±163.7 (856.4) [497.7-928.2]	503.8±94.1 (536.2) [353.8-607.8]	466.2±6.8 (468.3) [455.3-473]	741.4±118.4 (705.4) [601.8-962.2]
0.12±0.02 (0.12) [0.09-0.14]	0.24±0.02 (0.24) [0.21-0.27]	0.24±0.004 (0.24) [0.24-0.25]	0.26±0.05 (0.26) [0.18-0.31]
0.41±0.08 (0.43) [0.26-0.50]	0.44±0.08 (0.41) [0.36-0.58]	0.46±0.01 (0.46) [0.44-0.47]	0.53±0.04 (0.53) [0.46-0.58]
0.48±0.12 (0.46) [0.33-0.7]	1.12±0.08 (1.11) [1.02-1.26]	0.8±0.02 (0.79) [0.77-0.82]	0.97±0.19 (1) [0.66-1.23]
2.76±0.53 (3.09) [2-3.25]	1.71±0.23 (1.8) [1.15-1.86]	2.11±0.07 (2.12) [2-2.19]	1.68±0.4 (1.65) [1.3-2.48]
1.67±0.19 (1.71) [1.32-1.88]	2.72±0.62 (2.91) [1.46-3.46]	2.63±0.16 (2.57) [2.49-2.89]	2.44±0.64 (2.21) [2-3.84]
1.65±0.27 (1.80) [1.18-1.93]	0.65±0.09 (0.64) [0.53-0.79]	0.8±0.04 (0.8) [0.75-0.87]	0.7±0.12 (0.72) [0.55-0.82]
5.6±0.8 (5) [5-7]	6.14±1.36 (6) [5-9]	6±0.02 (6) [6-7]	6.33±1.11 (7) [4-7]
166.6±33.4 (171.3) [126.4-222.8]	121.2±24 (121.6) [87.8-162]	111.9±1.6 (112.4) [109.3-113.5]	183.5±22.9 (180.4) [153.9-227]

Tabla VI: Valores medios ± DE, medianas (entre paréntesis) y rango mínimo-máximo (entre corchetes) de las variables asociadas con el tamaño corporal y el órgano que lleva a cabo la estridulación para las seis especies estudiadas de mutílidos.

Observaciones morfológicas sobre el órgano estridulador

El estudio morfológico se llevó a cabo entre 2007 y 2010. Se estudiaron morfológicamente de 4 a 9 hembras por cada especie (Tabla VI).

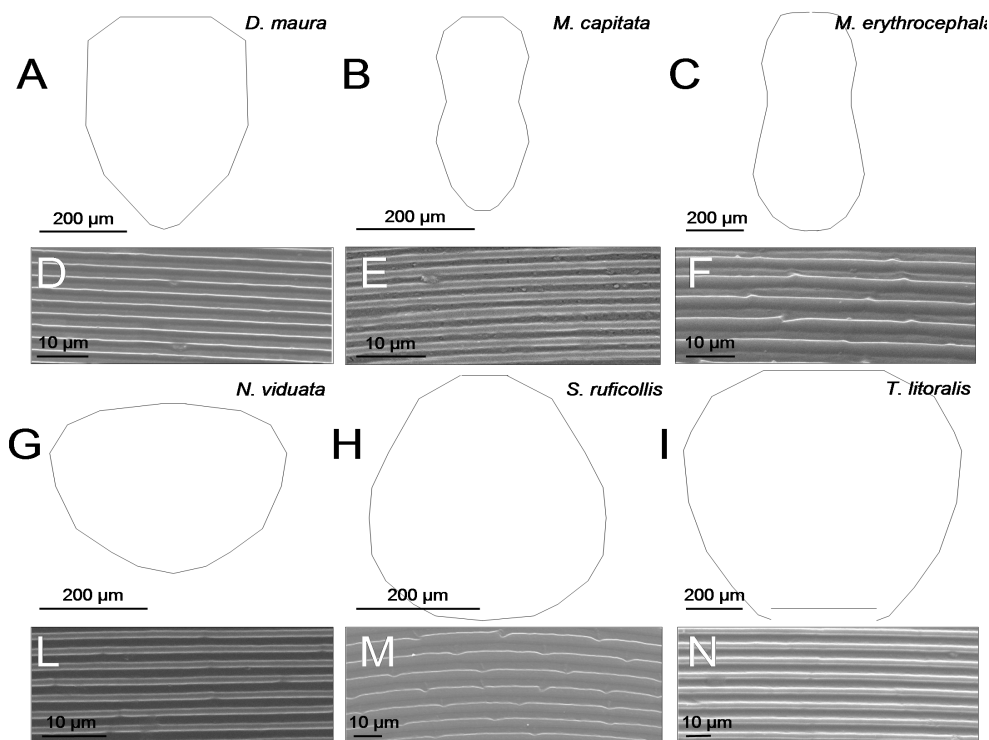


Figura 73: Reconstrucción de la forma y el tamaño de la *pars stridens* del órgano estridulador basándose en Microscopía Electrónica de Barrido (SEM) y micrografías del detalle de las estrías, en las seis especies estudiadas.

Observaciones preliminares revelaron que el *plectrum*, que se diferencia como una parte más gruesa de la cutícula del II terguito en el margen interno, era en todas las especies un órgano débilmente diferenciado, difícil de medir.

Esto coincide con estudios previos en los mutílidos (por ejemplo Tschuch y Brothers, 2000). Por lo tanto, sólo se analizó con detalle la morfología de la *pars stridens*.

Se tomaron micrografías mediante Microscopio electrónico de barrido (SEM) en parte en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid y, en parte, de la Universitat Politècnica de Valencia (España).

Se separaron minuciosamente el II y III terguitos abdominales del resto del abdomen con el fin de visualizar completamente el órgano, que fue revestido con oro antes de la fotografía.

Se tomaron un total de 3 micrografías para cada órgano:

- a) El III terguito en conjunto.
- b) La *pars stridens* completa.
- c) La parte central de la *pars stridens*, incluyendo no menos de 20 estrías (Fig. 73).

Se obtuvieron datos para cinco variables relacionadas con la morfología de la *pars stridens* (Tabla VII), y otras cinco variables se calcularon como proporciones o multiplicaciones entre dichas medidas (Tabla VII).

Como medida del tamaño de la avispa, se tomaron la anchura del III terguito y la longitud (es decir, a lo largo del eje del cuerpo). Todas las mediciones se obtuvieron con el software ImageJ (National Institutes of Health, EE.UU.), con una precisión de 0,01 μm .

Análisis estadístico

Para cada variable, se calculó el valor mínimo, el máximo, la mediana y la media \pm desviación estándar. Para comprobar las diferencias en las variables morfológicas y de sonido entre las especies, en primer lugar se realizaron dos Análisis de Componentes Principales (PCA) (uno para la morfología y uno para el sonido) con las medidas tomadas sobre de los individuos (es decir, no las variables derivadas), y posteriormente se comprobaron las diferencias a lo largo de los dos primeros ejes de los Componentes Principales.

Los supuestos para un análisis paramétrico de la varianza (ANOVA) no se cumplieron en gran medida, ya que la normalidad de la distribución era deficiente (Shapiro Wilk-test: $P < 0,05$ para $> 50\%$ de las variables, incluso después de la transformación), las variaciones entre los grupos (es decir, especies) fueron no homogéneas (F-test: $P > 0,05$ para $> 50\%$ de las variables), y el tamaño de la muestra para algunas especies pequeño ($n = 4$).

Por lo tanto, se compararon las medianas de los dos primeros ejes de PC, en lugar de medias, con el test de Kruskal-Wallis, que es el análogo no paramétrico de ANOVA de una vía. El test de correlación de Spearman se utilizó para verificar correlaciones lineales entre las variables.

Debido a que los supuestos incumplidos no permitieron un análisis discriminante paramétrico, se utilizó la alternativa de análisis no paramétrico de árboles de clasificación y regresión (CART), que se basa en árboles para predecir variables dependientes continuas (regresión) y variables categóricas predictoras (clasificación) (Breiman et al., 1984).

Este análisis determina un conjunto de condiciones lógicas que permiten la predicción o la clasificación de los casos (en el presente trabajo, los individuos en especies), y los resultados finales se resumen en una serie de condiciones lógicas “tree nodes”.

Al igual que en un análisis discriminante, se podría comparar a priori y posteriori una clasificación de los casos, y por lo tanto evaluar el grado de predicción de las variables (en este estudio, las siete características morfológicas y las diez variables acústicas medidas realmente, no las derivadas).

Esta técnica es cada vez más utilizada con éxito en la discriminación de especies tanto morfológicamente como comportamentalmente (por ejemplo, Zhou y Baek, 2006; Guisande et al., 2010).

Variable	<i>D. maura</i> (n=4)	<i>M. capitata</i> (n=7)
Mínima frecuencia alcanzada en los pulsos (ancho de banda de 10-dB) (adelante) (kHz)	[5.1-5.3] (5.3) 5.2±0.1	[4.6-6.4] (5.1) 5.3±0.5
Máxima frecuencia alcanzada en los pulsos (ancho de banda de 10-dB) (adelante) (kHz)	[13.4-17.9] (16.3) 16±1.8	[13.6-16.7] (15.9) 15.7±0.9
Mínima frecuencia alcanzada en los pulsos (ancho de banda de 10-dB)(atrás) (kHz)	[5.4-5.9] (5.5) 5.6±0.2	[4.3-5.6] (5.2) 5.1±0.4
Máxima frecuencia alcanzada en los pulsos (ancho de banda de 10-dB)(atrás) (kHz)	[15.5-18.2] (17.2) 17±1.2	[16-16.9] (15.4) 15.3±0.3
Numero de pulsos en 25 milisegundos (adelante)	[16.2-24] (20.6) 20.3±3	[30.7-46] (34.5) 36.5±4.7
Numero de pulsos en 25 milisegundos (atrás)	[20.7-26] (22.6) 22.9±2	[25.2-37] (31.8) 31.2±3.4
Numero total de pulsos estimado (adelante)	[25-59.3] (28) 35.1±14.1	[90.7-124.2] (111.3) 110.4±11.3
Numero total de pulsos estimado (atrás)	[27.5-49.1] (31.5) 34.9±8.4	[96.8-125.4] (113.4) 112.8±9.9
Duración de la sílaba adelante (ms)	[28.4-67.4] (38) 43±14.6	[64.6-100.3] (73.3) 76.7±11.9
Duración de la sílaba atrás (ms)	[29.6-47.2] (37.1) 37.7±6.3	[72.8-112.7] (95) 91.5±13
Duración del silencio intrasilábico (ms)	[15.4-22.3] (18.6) 18.7±2.5	[11.3-24.8] (13.5) 15.7±4.8
Duración de la secuencia (ms)	[80.3-130] (93.6) 99.4±18.5	[152-237.8] (176) 183.9±26.5
Intervalo de repetición (ms)	[105.8-146] (122.1) 124±14.4	[175-261.3] (218) 212.7±26.3
Tasa de emisión (secuencias/s)	[6.9-9.5] (8.3) 8.3±0.9	[3.9-5.7] (4.7) 4.8±0.6

<i>M. erythrocephala</i> (n=6)	<i>N. viduata</i> (n=5)	<i>S. ruficollis</i> (n=4)	<i>T. litoralis</i> (n=5)
[5.3-8] (5.8) 6±0.9	[4.1-5.3] (4.6) 4.6±0.5	[4.1-4.3] (4.1) 4.1±0.1	[4.1-5.1] (4.7) 4.6±0.3
[12.5-17.6] (15.8) 15.4±1.6	[15.9-18.2] (17.6) 17.4±0.8	[15.3-17.6] (16.9) 16.7±0.9	[10.4-18.2] (16.4) 15.3±2.7
[4.9-8.4] (5.7) 6±1.2	[4.6-5.4] (4.8) 5±0.3	[4.2-4.8] (4.3) 4.4±0.2	[4.1-5.7] (4.9) 4.9±0.6
[12-17.6] (15.4) 15.3±1.8	[16.7-18.2] (17.3) 17.4±0.5	[15.8-16.4] (16.1) 16.1±0.3	[12.4-18.4] (16.5) 15.7±2.1
[19.5-31.8] (24.4) 25.2±4.9	[14.5-20.9] (17.8) 17.7±2.1	[12.4-23] (18.5) 18.1±4.2	[19.5-28] (25.3) 25±2.9
[23.5-33.4] (26.7) 27.6±3.4	[21.5-27.2] (26) 25.4±2	[14.2-23.3] (18.1) 18.4±3.6	[20.4-27.7] (23.3) 23.9±2.6
[48.1-111.1] (87.7) 84.4±20.9	[34.6-56.4] (44) 46±8.5	[15.2-32.4] (27.1) 25.5±7.3	[48-142.6] (73.9) 84.4±32.6
[42.4-102.8] (96.9) 84.5±22.1	[35.6-69.7] (50.6) 50.9±12.5	[12.2-40.7] (21.9) 24.2±10.8	[46.3-143.1] (55.7) 71.4±36.1
[52.6-118] (84.7) 85.2±21.8	[46.6-77.5] (67.4) 65.5±11.3	[30.6-38.3] (34.8) 34.6±2.8	[47.3-132] (66) 85.9±33.6
[40.6-106] (82.6) 77.7±23.8	[35.3-67] (47.2) 49.9±10.4	[21.4-50] (28) 31.9±10.8	[44.5-129.3] (60) 73.2±29.4
[10-24.5] (18) 17.2±5.3	[9-23] (9.6) 12.7±5.3	[15.4-43] (16.7) 23±11.6	[11-70] (38.5) 37±20.1
[113.1-240] (191.3) 180.1±40.3	[90.9-153.8] (131.2) 128.2±22.1	[67.4-106.5] (92) 89.5±17.3	[150-272.3] (180.5) 196.1±44.8
[140.9-291.5] (201) 209.7±47.1	[103.1-169.8] (147) 144.1±23.8	[83.6-150.8] (102.5) 109.8±25.9	[198.3-287.7] (230) 233.2±33.4
[3.5-7.2] (5) 5.1±1.2	[6-9.9] (6.9) 7.2±1.4	[6.7-12.1] (9.9) 9.6±2.1	[3.4-5] (4.4) 4.4±0.6

Tabla VII: Valores medios \pm DE, medianas (entre paréntesis) y mínimo-máximo (entre corchetes) de las variables acústicas asociadas a la estridulación para las seis especies estudiadas de mutílicos.

Resultados

Morfología del órgano estridulador

En las especies estudiadas el III terguito varió en tamaño, presentando una anchura y longitud aproximadas entre 1500-2800 μm y 1000-1800 μm , respectivamente (Tabla VI).

La *pars stridens* se encuentra siempre en la parte dorsal del III terguito y está bien definida morfológicamente. Se trata de un área tegumentaria que muestra una organización muy regular caracterizada por estrías paralelas cuticulares, dispuestas transversalmente. La *pars stridens* ocupa aproximadamente la parte central del III terguito en todas las especies, extendiéndose en algunos casos para ocupar una porción importante de todo el terguito (Fig. 73).

La forma de la *pars stridens* varía mucho entre especies. En *D. maura* presenta forma de escudo con el eje longitudinal más largo que el eje transversal (Fig. 73a). En *M. capitata* y *M. erythrocephala*, es ovalada con el eje mayor orientado longitudinalmente, y débilmente restringidos los márgenes en aproximadamente la mitad de su longitud (Fig. 73b,c). En *N. viduata*, *S. ruficollis* y *T. litoralis* el *pars stridens* es grande y oval, pero en general con el eje longitudinal y transversal más similares, sin embargo, en *S. ruficollis* parece ser casi circular (Fig. 73e), mientras que en las otras dos especies se asemeja más a un escudo (Fig. 73d,f).

La anchura y la longitud relativa de la *pars stridens* (por ejemplo en relación con la longitud de los terguitos), así como la relación entre el ancho y la longitud de la propia *pars stridens*, también parecen variar considerablemente entre las especies estudiadas (Tabla VI). La *pars stridens* más estrecha se encuentra en *Myrmilla* spp. (Relación anchura / longitud en torno a 0,4), y la más ancha en *T. litoralis* y *N. viduata* (Relación anchura / longitud en torno a 1) (Tabla VI).

La especie que posee una *pars stridens* que ocupa la mayor porción del III terguito es *T. litoralis* (*pars stridens* expandida longitudinalmente alrededor de la mitad del terguito y transversalmente 1/4 del terguito) (Fig. 73, Tabla VI). La *pars stridens* más pequeña, en relación con el tamaño del terguito, fue encontrada en *Myrmilla* spp. (Fig. 73, Tabla VI). Las especies con *pars stridens* amplias tendían a tenerlas más redondeadas (es decir, con una mayor anchura / longitud) (test de correlación de Spearman: $\rho = 0,88$; $n = 6$; $P = 0,033$).

El espesor de las estrías varía de aproximadamente 1,2 μm hasta 2,7 μm , y estaban separadas por aproximadamente 1,1-2,7 μm , dependiendo de las especies (Fig. 73, Tabla VI). También la relación entre el grosor de la estría y la distancia entre estrías va variando (Fig. 73, Tabla VI). Como consecuencia, el número total estimado de las estrías en la *pars stridens* (= número contado de estrías en 25 μm * longitud de la *pars stridens*/25) varió considerablemente, desde 111 (*S. ruficollis*) a 215 (*M. capitata*). Las especies con *pars stridens* más anchas (es decir, mayor anchura / longitud) tendían a tener estrías más distantes (test de correlación de Spearman: $\rho = 0,88$; $P = 0,033$) y menos gruesas (test de correlación de Spearman: $\rho = -0,94$; $P = 0,017$). El tamaño y la distancia entre estrías no afectó al número de estrías en la *pars stridens* (test de correlación de Spearman: $\rho = -0,77$; $n = 6$; $P = 0,10$ | $\rho = 0,31$; $n = 6$; $P = 0,56$).

En general, el tamaño del terguito III no influyó en la variación de las variables morfológicas de la *pars stridens* (tests de correlación de Spearman con $-0,37 < \rho < 0,48$ y $P > 0,05$), con una sólo excepción. De hecho, las especies con mayor terguito III tendían a tener mayor *pars stridens* (test de correlación de Spearman: $\rho = 0,94$; $n = 6$; $P = 0,017$).

PCA llevados a cabo en las siete variables medidas presentaron dos principales componentes, que explicaban el 79,85% de la varianza morfológica (valores propios: $F_1 = 4,14$; $F_2 = 1,45$). F_1 incluye, principalmente, la anchura del terguito III (la más alta contribución a la F_1 con el 19,03%) y, no menos importante, la

longitud de la *pars stridens* (16,48%) y el número de estrías en 25 μm (16,58%). El F2 incluyen principalmente la longitud del terguito III (la más alta contribución a la F2 con 30,29%) y la distancia entre estrías (27,8%). Las pruebas realizadas a lo largo de estos dos ejes (es decir, utilizando las puntuaciones PCA), revelaron diferencias significativas entre especies (F1: $K = 27,22$; $gl = 5$; $P < 0,0001$ | F2: $K = 30,7$; $df = 5$; $P < 0,0001$).

El análisis CART confirmó el resultado obtenido con los análisis PCA. La anchura y longitud del terguito III, la longitud de la *pars stridens*, número de estrías en 25 μm y la distancia entre estrías son relevantes para la discriminación de especies (Fig. 74). Además, la anchura de la *pars stridens* tenía también relevancia (Fig. 74).

En particular, la distancia entre estrías, en principio, separa casi perfectamente dos grupos principales de especies en la primera ramificación del árbol, es decir, Myrmillinae + Dasylabrinae y Mutillinae (Fig. 74).

Sin embargo, la concordancia con las relaciones taxonómicas se perdió en la segunda ramificación del árbol: por ejemplo, el número de estrías separa *M. capitata* de *M. erythrocephala* + *D. maura*, mientras el ancho del III terguito separó *S. ruficollis* de *N. viduata* + *T. litoralis* (Fig. 74).

En general, el árbol de clasificación dio un total de 91,67% de asignaciones correctas de individuos a especies. Sólo tres casos, no se correspondieron, una *M. capitata* asignada como *D. maura*, una *N. viduata* asignada como *D. maura*, y una *T. litoralis* asignada como *N. viduata*.

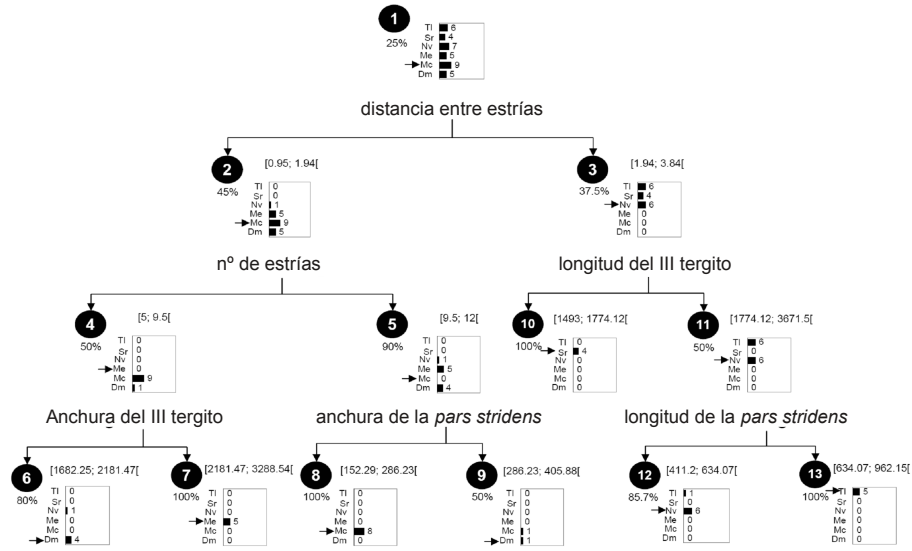


Figura 74: Árbol representado por el análisis CART basado en siete variables morfológicas medidas. En cada nodo (número en disco negro) se muestra la frecuencia de las especies individuales (como barras de histogramas, con números reales junto a las barras), la pureza (% de errores en relación con lo predicho por la clasificación, donde 100 % puro significa que no hay errores), la variable que mejor representa la separación de la rama (por debajo de los histogramas, en cursiva y en negrita), y los valores de condiciones “si-entonces” para el nodo (por encima de los histogramas). La condición “si-entonces” en cualquier nodo n se lee como "si la variable i (n) oscila entre [x, y [ii y la variable (n-1) oscila entre [q; z [y la variable iii (n-2) oscila entre [w, m [... entonces, las especies = j en α% de los casos", donde j es la especie predicha en el nodo n (el señalado por la flecha en el eje del histograma). [Abreviatura del nombre científico de las especies en los histogramas: Dm, *D. maura*, Mc, *M. capitata*, Me, *M. erythrocephala*, Nv, *N. viduata*, Sr, *S. ruficollis*, Tl, *T. litoralis*]

Patrones de estridulación

El sonido producido por los individuos examinados fue bastante homogéneo en su estructura acústica general (ver Tabla VII y Fig. 75). La estridulación consistió en largas secuencias de series de pulsos, organizados en dos subunidades (secuencias bisílabas), caracterizadas por pulsos, con fases opuestas (Fig. 72), producidos por el frotamiento de las estrías de la *pars stridens* contra el *plectrum* en direcciones alternantes (hacia adelante y hacia atrás) (Tschuch y Brothers, 1999). El valor mínimo de frecuencia registrada variaba aproximadamente entre 4 kHz - 6 kHz y la máxima fue de alrededor de 15 kHz a aproximadamente 18 kHz (Tabla VII, Fig. 75), de modo que no existía evidencia de producción de ultrasonidos (frecuencia > 18-20 kHz).

Sobre la base del recuento de pulsos en 25 ms, se observa que los pulsos se realizan más rápidamente por *Myrmilla* spp. (> 1000 pulsos / s) y más lentamente por *N. viduata* y *S. ruficollis* (alrededor de 700 pulsos / s en todos los casos, excepto en la sílaba hacia atrás de *N. viduata* (alrededor de 1000)) (Tabla VII). La duración de delante hacia atrás y de sílabas, y en consecuencia la duración de secuencias, fueron mayores en *T. litoralis* y *Myrmilla* spp. (Secuencias de duración > 180 ms) y la más baja en *D. maura* y *S. ruficollis* (Secuencias de duración < 100 ms) (Tabla VII); sin embargo, el tiempo entre un movimiento adelante y uno hacia atrás (silencio intrasilábico) parece muy similar entre especies (Tabla VII). El intervalo de repetición también fue mayor en *T. litoralis* y *Myrmilla* spp. (> 200 ms); a su vez, la tasa de emisión fue baja en estas especies (aproximadamente 5 secuencias / s) en comparación con *D. maura* y *S. ruficollis* (> 8 secuencias / s), dado que las especies con mayores secuencias realizaron menos secuencias / s (test de correlación de Spearman: $\rho = -1$; $n = 6$; $P = 0,003$).

Las especies de *Myrmilla* fueron las que presentaron más sílabas largas y también con la mayor tasa de emisión, que tuvo el mayor número total estimado de pulsos de una secuencia (alrededor de 170-220 pulsos); el valor más bajo se obtuvo para

S. ruficollis (alrededor de 50 pulsos) (Tabla VII). De hecho, en general, para las dos sílabas, las especies con la frecuencia del pulso superior, realizan más pulsos (test de correlación de Spearman, hacia adelante: $\rho = 0,83$; $n = 6$; $P = 0,05$ | hacia atrás: $\rho = 0,94$; $n = 6$; $P = 0,017$).

El PCA llevado a cabo con las diez variables medidas mostró que la primera componente principal de la varianza en la estridulación (valor propio = 3,24) estaba compuesto principalmente por la duración de la sílaba de retroceso (contribución mayor a la F1 con el 20,94%) y por el número de pulsos en 25 ms (18,03% sílaba para atrás y 14,32% sílaba para adelante). La duración de la sílaba adelante también tuvo una importancia considerable en la F1 (13,34%).

La segunda componente principal (valor propio = 1,7) corresponde principalmente al intervalo de tiempo entre secuencias (26,85%), silencio intrasilábico (23,7%), y la frecuencia mínima alcanzada por los pulsos durante la sílaba de retroceso (16,94%). Juntos, estos dos factores explican el 49,46% de la variabilidad total.

Las pruebas realizadas a lo largo de estos dos ejes revelaron significativamente diferencias entre las especies para F1 (F1: $K = 22,43$; $df = 5$; $P < 0,001$), pero no para F2 ($K = 8,36$; $df = 5$; $P = 0,13$).

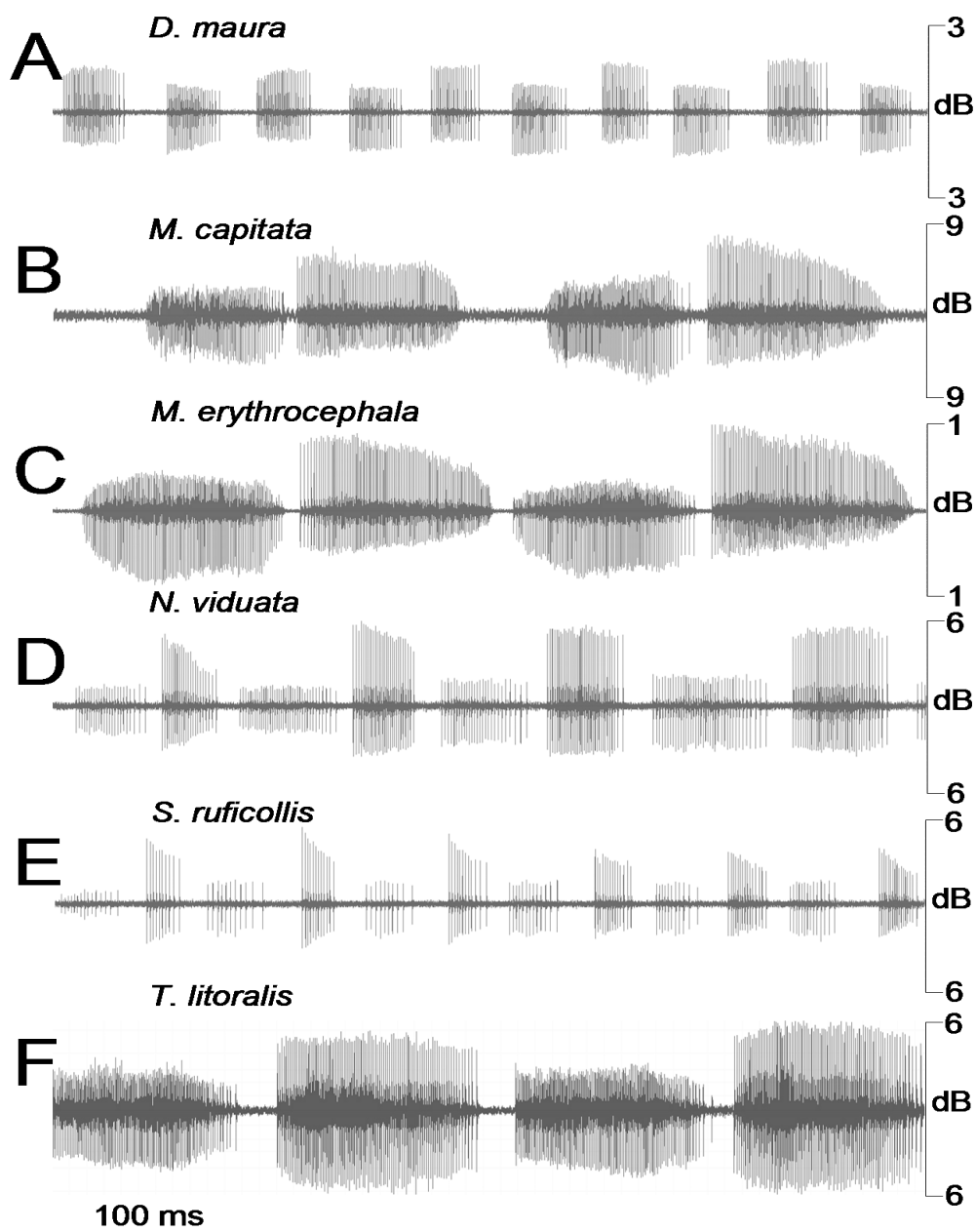
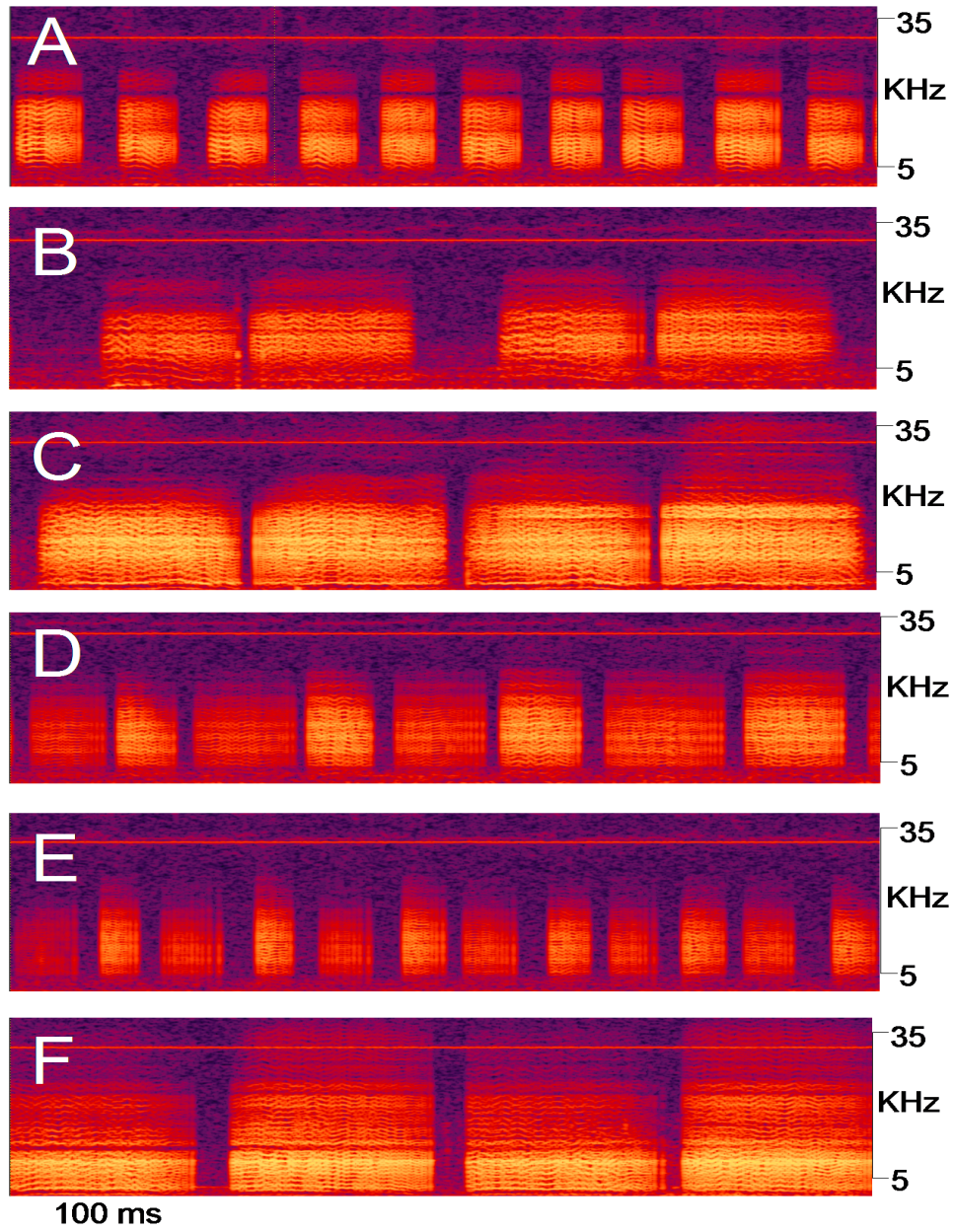


Figura 75: Oscilogramas (izquierda) y sonogramas correspondientes (derecha) de 0,5 segundos de estridulación realizados por las seis especies estudiadas.



Téngase en cuenta que los movimientos hacia delante y hacia atrás, que corresponden a las dos sílabas de la secuencia, son fácilmente distinguibles debido a su asimetría respecto al eje de tiempo.

El análisis CART confirmó parcialmente el resultado del PCA (Fig. 76). De hecho, mientras que la duración de la sílaba hacia adelante y el número de pulsos en 25 ms tenía un papel en la explicación de las diferencias inter-específicas también en este análisis, la duración de la sílaba hacia atrás no apareció en el análisis de CART (Fig. 76), por otro lado, la frecuencia máxima alcanzada en los pulsos (hacia adelante) apareció en el árbol de clasificación, así como la frecuencia mínima alcanzada por pulsos (hacia adelante y no hacia atrás como en el PCA) (Fig. 76).

En particular, en el análisis CART, el número de pulsos en 25 ms (hacia adelante) separaron en el primer nodo un grupo que incluye casi todas las especies, y un segundo grupo incluyendo sólo *M. capitata* y 2 individuos de *M. erythrocephala*.

Por lo tanto, este factor parece ser razonablemente adecuado para la discriminación de Myrmillinae. Estas dos especies parecen ser discriminadas posteriormente por el intervalo de tiempo entre secuencias (Fig. 76).

En general, los otros nodos indican que no hay concordancia con las relaciones taxonómicas a través del árbol (excepto para Myrmillinae, como se indicó anteriormente). En general, el árbol de clasificación dio un total de 90,32% de las asignaciones correctas de los individuos a las especies. Sólo tres casos fallaron, un *D. maura* asignado como *N. viduata*, y dos *T. litoralis* asignados como *M. erythrocephala*.

Por fin, encontramos sólo una correlación entre los rasgos morfológicos de los parámetros de la *pars stridens* y el sonido a través de las especies. En particular, las especies con *pars stridens* estrechas alcanzan mayores frecuencias mínimas de sonidos emitidos en ambas sílabas de la secuencia (hacia adelante: $\rho = -0,94$; $n = 6$; $P = 0,017$ | atrás: $\rho = -0,88$; $n = 6$; $P = 0,033$).

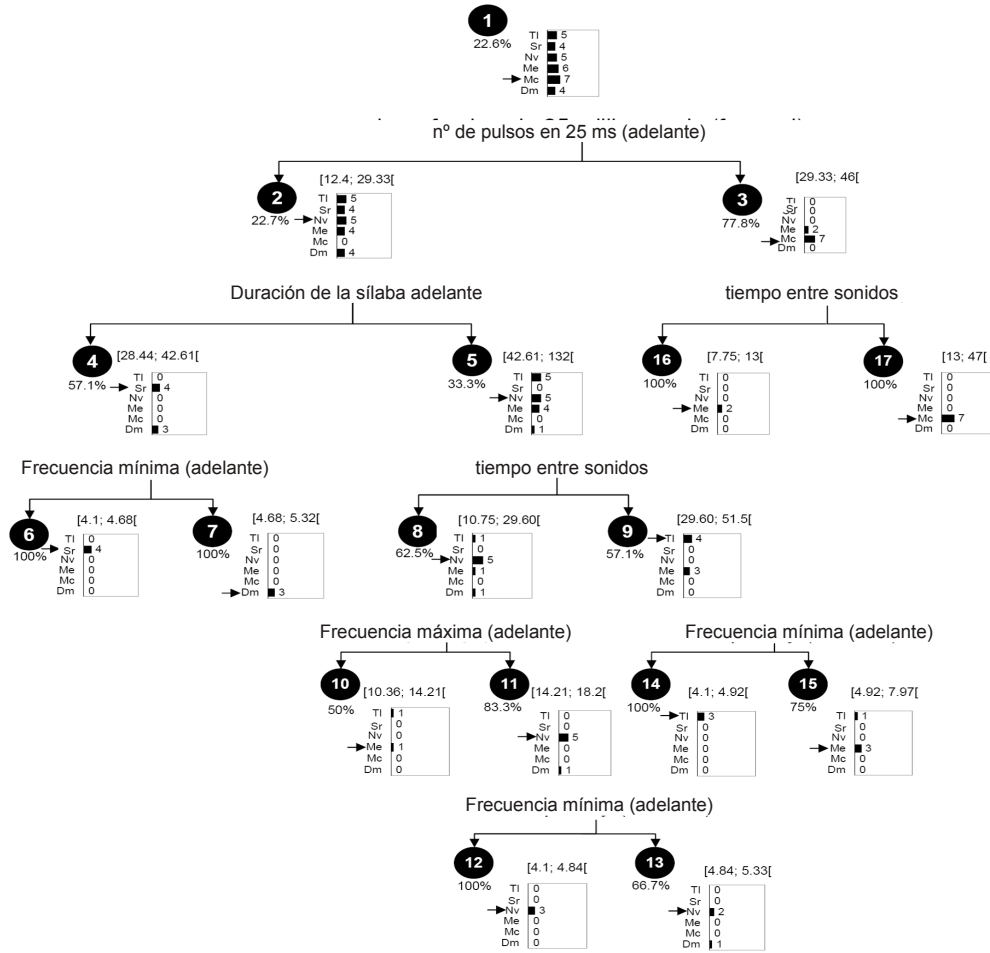


Figura 76: Árbol representado por el análisis CART basado en diez variables acústicas medidas. En cada nodo (número en disco negro) se muestra la frecuencia de las especies individuales (como barras de histogramas, con números reales junto a las barras), la pureza (% número de errores en relación con lo predicho por la clasificación, donde 100 % puro significa que no hay errores), la variable que mejor representa la separación de la rama (por debajo de los histogramas, en cursiva y en negrita), y los valores de condiciones “si-entonces” para el nodo (por encima de los histogramas). La condición “si-entonces” en cualquier nodo n se lee como "si la variable i (n) oscila entre [x, y] [i y la variable (n-1) oscila entre [q; z] y la variable iii (n-2) oscila entre [w, m] [..... entonces, las especies = j en α% de los casos", donde j es la especie predicha en el nodo n (el señalado por la flecha en el eje histograma). [Abreviatura de los nombres científicos de las especies en los histogramas: Dm, *D. maura*, Mc, *M. capitata*, Me, *M. erythrocephala*, Nv, *N. viduata*, Sr, *S. ruficollis*, Tl, *T. litoralis*]

Discusión

En los artrópodos se presentan similares mecanismos de estridulación y, en consecuencia, bandas de frecuencia similares, en diferentes taxones (Masters, 1980; Tschuch y Brothers, 1999; Kasper y Hirschberger, 2005; Hill, 2007), es notable que patrones de sonido específicos (y su correspondiente morfología) se puedan reconocer en un número de linajes (por ejemplo, Kasper y Hirschberger, 2005; Hrušková-Martišová et al., 2008; Grasso et al., 1998, 2000).

En este estudio, se muestra claramente que tal especificidad se produce también en los mutílidos. De hecho, en general, las especies difieren significativamente en la morfología de su *pars stridens* y, en un grado menor, en los patrones de estridulación.

Este hecho, en mayor o menor grado, coincide con lo sugerido por Genise y Straneck (1991), que observaron que los oscilogramas y la morfología de la *pars stridens* en 5 especies sudamericanas, son lo suficientemente diferentes para ser caracteres útiles para estudios taxonómicos en mutílidos.

En particular, este estudio reveló que algunas de las variables morfológicas y acústicas pueden ser importantes en la discriminación de las especies. Cuando los resultados del PCA, las comparaciones de Kruskal-Wallis y el análisis CART se analizan en conjunto, parece que probablemente el tamaño del terguito III, el tamaño de la *pars stridens* y la densidad de estrías (en número en 25 μm) explican gran parte de la varianza morfológica inter-específica, mientras que la duración de las sílabas y el número de pulsos en 25 ms (por lo tanto la frecuencia del pulso) (y posiblemente, aunque más débilmente, frecuencias de sonido e intervalo de tiempo entre secuencias) explican gran parte de la varianza acústica inter-específica.

Sin embargo, en general, parece que la morfología difiere más que el sonido entre las especies.

Aunque los estudios anteriores sobre estridulación en mutílicos contienen pocos datos (básicamente cualitativos), aportan alguna información que puede ser útil para ampliar aún más el escenario de las diferencias inter-específicas.

A continuación se discuten en detalle los hallazgos morfológicos y acústicos bajo el punto de vista de la anatomía comparada (morfoloía), historia natural, y ecología comportamental. .

Morfología del órgano estridulador

Existen algunos datos disponibles en la literatura, en particular sobre la forma de la *pars stridens* y la distancia entre estrías. Por ejemplo, la forma global de la *pars stridens* varía considerablemente entre *Myrmosa atra* (Panzer, 1801) (Myrmosinae) (*pars stridens* con anchura / longitud $\approx 0,3$) y algunas especies estudiadas por Tschuch y Brothers (2000) (*pars stridens* con anchura / longitud $\approx 0,5- 1$, no se dan más detalles) (Tabla VIII). En cuanto a nuestros resultados, a su vez, la *pars stridens* de *M. atra* parece ser más similar a la de *Myrmilla* spp. (*pars stridens* con anchura / longitud $\approx 0,3$) que a las del resto de especies aquí estudiadas (*pars stridens* con anchura / longitud ≈ 0.6 a 1.2) (tabla VI).

En *M. capitata* y *M. erythrocephala*, es notable que la *pars stridens* no es sólo bastante más estrecha que en las especies estudiadas previamente, sino que tiene también una "restricción" que se encuentra a la mitad de la longitud de la *pars stridens*, lo que parece ser típico del género *Myrmilla*. Curiosamente, encontramos que las especies con las *pars stridens* más estrechas emiten los sonidos que alcanzan las mayores frecuencias mínimas en ambas sílabas de la secuencia. Esto de alguna manera está de acuerdo con el hecho de que, en la mayoría de los insectos productores de sonido, órganos estriduladores más pequeños están asociados con la generación de sonidos de alta frecuencia (por ejemplo, Coelho, 1998).

Los valores disponibles de la distancia entre estrías (iRD) también sugieren una mayor similitud de *M. atra* (1,5 μm) con Myrmillinae (1.1-1.6 μm), pero también con *D. maura* (1,5 μm) en comparación con las otras especies ($> 2 \mu\text{m}$) (Tablas VI y VIII). Esta observación es interesante dada la gran distancia filogenética entre Myrmosinae y Myrmillinae (Brothers, 1975).

Por otro lado, *Pseudomethoca sanbornii* (Blake, 1871) (Sphaerophthalminae) parece tener iRD más similar a la mayoría de Mutillini que a los otros miembros de su subfamilia (Tabla VIII).

Subfamilia	Especie	Morfología del órgano estridulador	Patrones de Estridulación	Ref.
Sphaerophthalminae	<i>Dasymutilla lepeletierii</i> (Fox, 1899)	iRD $\approx 5 \mu\text{m}$ RT $\approx 2 \mu\text{m}$	Duración de la secuencia $\approx 70\text{-}80 \text{ ms}$ ($<150 \text{ ms}$) Intervalo de repetición $\approx 100 \text{ ms}$ (hasta 300 ms)	Masters, 1980
Sphaerophthalminae	<i>Dasymutilla occidentalis</i> (Linnaeus, 1758)	FW/FL $\approx 0.5\text{-}1$ iRD = $4.7 \pm 0.6 \mu\text{m}$	Duración de la secuencia $\approx 90\text{-}100 \text{ ms}$ ($<300 \text{ ms}$) Intervalo de repetición $\approx 200 \text{ ms}$ (hasta 500 ms)	Masters, 1980 ; Tschuch y Brothers, 2000
Sphaerophthalminae	<i>Dasymutilla foxi</i> (Cockerell, 1894)	-	Tasa de emisión $\approx 8\text{-}12$ sílabas/s (4-6 secuencias/s)	Spangler y Manley, 1978
Sphaerophthalminae	<i>Dasylabris kozłovi</i> (Skorikov, 1935)	FW/FL $\approx 0.5\text{-}1$ iRD = $4.3 \pm 0.7 \mu\text{m}$	-	Tschuch y Brothers, 2000
Sphaerophthalminae	<i>Dasylabris maura</i> (Linnaeus, 1758)*	Nº total de estrías ≈ 160 iRD $\approx 3.3 \mu\text{m}$ FL y FW $\approx 0.5 \text{ mm}$	Espectro de frecuencias de $1 \text{ a } 10 \text{ kHz}$ Potencia del sonido $\approx 30\text{-}40 \text{ dB}$	Tschuch y Brothers, 1999

Subfamilia	Especie	Morfología del órgano estridulador	Patrones de Estridulación	Ref.
Sphaerophthalminae	<i>Pseudometboca sanbornii</i> (Blake, 1871)	iRD \approx 2.5 μ m RT \approx 2.9 μ m	-	Hinton et al., 1969
Sphaerophthalminae	<i>Atillum stygium</i> (Mickel, 1943)	<i>Pars stridens</i> con estrías de similar profundidad, anchura y distribución en toda su longitud.	Frecuencias máximas \approx 1.25, 2.5, 3.75, y 5 kHz; sin picos por encima de 6.25 kHz; Rozamiento unidireccional de baja periodicidad y velocidad; Duración de la secuencia \approx 150 ms	Genise y Straneck, 1991
Sphaerophthalminae	<i>Tallium fraterculum</i> (Burmeister, 1875)	<i>Pars stridens</i> con estrías de similar profundidad, anchura y distribución en toda su longitud.	Frecuencias máximas \approx 1.25, 2.5, 3.75, y 5 kHz; sin picos por encima de 6.25 kHz; Rozamiento unidireccional de baja periodicidad y velocidad (rozamiento más corto que en <i>A. stygium</i>); Duración de la secuencia \approx 150 ms	Genise y Straneck, 1991
Sphaerophthalminae	<i>Tallium</i> sp.	<i>Pars stridens</i> con estrías de similar profundidad, anchura y distribución en toda su longitud.	Frecuencias máximas \approx 1.25, 2.5, 3.75, u 5 kHz; sin picos por encima de 6.25 kHz; rozamiento bidireccional (el segundo movimiento es menos importante) con elevada velocidad y periodicidad	Genise y Straneck, 1991
Sphaerophthalminae	<i>Reedomutilla heraldica</i> (Smith, 1855)	<i>Pars stridens</i> con estrías de similar profundidad, anchura y distribución en toda su longitud.	Frecuencias máximas \approx 1.25, 2.5, 3.75, y 5 kHz; sin picos por encima de 6.25 kHz; rozamiento bidireccional (el segundo movimiento es menos importante) con elevada velocidad y periodicidad; Duración de la secuencia \approx 120 ms	Genise y Straneck, 1991

Órganos y patrones de estridulación de mutílicos.

Subfamilia	Especie	Morfología del órgano estridulador	Patrones de Estridulación	Ref.
Mutillinae	<i>Tropidotilla litoralis</i> (Petagna, 1787)*	FW/WL \approx 0.5-1 iRD = $3 \pm 0.3 \mu\text{m}$	-	Tschuch y Brothers, 2000
Mutillinae	<i>Pseudocephalotilla praedatrix</i> (Smith, 1879) ^a	iRD = $2.6 \pm 0.2 \mu\text{m}$ Nº total de estrías \approx 160 FL y FW \approx 0.5 mm	Espectro de frecuencias de 1 a 10 kHz Potencia del sonido \approx 30-40 dB	Tschuch y Brothers, 1999, 2000
Mutillinae	<i>Mutilla marginata</i> (Baer, 1848)	-	Frecuencia ascendente en los primeros 20 ms de 1.2 a 1.5 kHz y luego descendente en los siguientes 20 ms.	Tschuch, 1993
Mutillinae	<i>Mutilla europaea</i> (Linnaeus, 1758)	iRD \approx $3 \mu\text{m}$ RT \approx $1 \mu\text{m}$	-	Hinton et al., 1969
Mutillinae	<i>Nemka viduata</i> (Pallas, 1773)*, ^b	iRD \approx $4 \mu\text{m}$ RT \approx $1 \mu\text{m}$	-	Hinton et al., 1969
Mutillinae	<i>Smicromyrme rufipes</i> (Fabricius, 1787)	FW/FL \approx 0.5-1 iRD = $2.5 \pm 0.3 \mu\text{m}$	-	Tschuch y Brothers, 2000
Mutillinae	<i>Timulla</i> sp.	Parte anterior de la <i>pars stridens</i> con estrías gruesas intercaladas con finas y pequeñas estrías longitudinales, parte posterior con estrías semejantes distribuidas regularmente.	Frecuencias máximas \approx 1.25, 2.5, 3.75, y 5 kHz; sin picos por encima de 6.25 kHz	Genise y Straneck, 1991

Subfamilia	Especie	Morfología del órgano estridulador	Patrones de Estridulación	Ref.
Myrmosinae	<i>Krombeinella nigriceps</i> (S. Saunders, 1850)	<i>Pars stridens</i> no detectada	Sin estridulación	Tschuch y Brothers, 2000
Myrmosinae	<i>Myrmosa atra</i> (Panzer, 1801)	FW/FL \approx 0.3 iRD = 1.5 ± 0.07 μm	-	Tschuch y Brothers, 2000
Rhopalomutillinae	<i>Rhopalomutilla</i> sp.	<i>Pars stridens</i> no detectada	Sin estridulación	Tschuch y Brothers, 2000

Tabla VIII: Información disponible en la literatura sobre el órgano y los patrones de estridulación en los mutílidos (hembras). (La información fue obtenida a partir del texto, tablas y figuras).

Marcadas con (*) las especies también estudiadas en el presente trabajo (*M. capitata* fue también estudiada previamente (Polidori et al., en prensa), pero fue excluida de la tabla ya que muestras analizadas en el presente capítulo, provienen de ese estudio).

(a) denominada *Smicromyrme predatrix* en Tschuch y Brothers, 1999, 2000.

(b) denominada *Smicromyrme ridvata* en Hinton et al., 1969.

Dadas estas medidas de distancia entre estrías, la división preliminar de aculeados estriduladores sobre la base de dicha variable, lo que proponen Tschuch y Brothers (2000), resultaría ahora invalidado. De hecho, según estos autores, en un grupo se incluyen las especies con distancia entre estrías de 1,2-1,7 μm (Bradynobaenidae, Rhopalosomatidae, Myrmosinae), mientras que en otro se incluyen especies con distancia entre estrías de 2,2-5,4 μm (todas las demás subfamilias de mutílidos y Crabronidae). De hecho, se encontró que Myrmillinae y *D. maura* pertenecería al grupo primero. Nótese que los individuos de *D. maura* y *N. viduata* estudiados previamente (Hinton et al., 1969; Tschuch y Brothers, 2000) presentaron iRD bastante mayor que en nuestras muestras (Tablas

VII,VIII), tal vez por las grandes diferencias en el tamaño corporal entre las dos poblaciones, o tal vez debido a que los pocos individuos analizados en este estudio procedían de la “cola superior” de la distribución del tamaño del cuerpo.

De hecho, se ha descubierto recientemente en *M. capitata* que los individuos con mayor terguito III tienen mayor iRD (Polidori et al., en prensa), por lo que las poblaciones con diferente tamaño corporal pueden mostrar diferencias en las características morfológicas del órgano estridulador. Esto, a su vez, haría difícil cualquier intento de utilizar tales rasgos (como iRD) en subfamilias separadas o géneros.

Algunos casos excepcionales que se encontraron anteriormente parecen confirmarse como raros en mutílidos. La estructura de la *pars stridens* encontrada en *Timulla* sp. por Genise y Straneck (1991) parece única entre los mutílidos., ya que la parte anterior de la *pars stridens* tiene estrías gruesas intercaladas con delgadas y otras estrías cortas longitudinales, y en la parte posterior se distribuyen regularmente estrías con grosor similar (en contraste con lo que se encuentra en el resto de especies estudiadas, incluidas las aquí analizadas, en las que el espesor de las estrías es bastante constante a lo largo de la *pars stridens*) (Tabla VIII).

Además, en las hembras de *Krombeinella nigriceps* (S. Saunders, 1850) y *Rophalomutilla* sp parece confirmarse, hasta la fecha que carecen de órgano estridulador (y por tanto de estridulación) (Tabla VIII).

Curiosamente, las diferencias observadas en la morfología de la *pars stridens* parecen no depender del tamaño del cuerpo (tamaño del III terguito en el presente estudio), de modo que probablemente otros factores condicionan los rasgos de la *pars stridens* en los mutílidos. Sin embargo, esta conclusión debe tomarse con cautela, dado el pequeño tamaño de la muestra (seis especies).

Con los datos actuales, se puede sugerir, al menos preliminarmente, que la morfología de la *pars stridens* tiene alguna (aunque no muy acentuada) dependencia de las relaciones taxonómicas entre los taxones estudiados.

Por ejemplo, el análisis CART ha discriminado casi perfectamente Mutillinae de las otras dos subfamilias utilizando la distancia entre estrías, y las dos Myrmilla fueron discriminadas en la separación de la rama siguiente por densidad de estrías. Sin embargo, la segregación de Mutillinae a través del árbol de clasificación, por ejemplo, no da un resultado concordante con la taxonomía.

Patrones de estridulación

En general, la bibliografía sobre mutílidos sugiere que los patrones aproximados de estridulación son, en primera aproximación, muy semejantes a través de subfamilias, géneros, especies y sexos (Masters, 1980; Tschuch y Brothers, 1999, pero ver Genise y Straneck, 1991).

En todos los casos, la llamada de “alarma” contiene varias sílabas, cada una compuesta de dos pulsos de sonido, en relación asimétrica al eje del tiempo, generadas durante el movimiento de entrada y de salida del segmento abdominal (frotamiento bidireccional), frecuencias de sonido que llegan de aproximadamente 1,2-18 kHz (por lo tanto no incluyendo ultrasonidos), como ocurre para otros insectos estriduladores ante perturbación (por ejemplo, 0,15-0,21 kHz en la avispa *Sphexius peciosus* (Drury, 1773) (Coelho, 1998); 2 kHz en heterópteros reducidos (Schilman et al., 2001); 0,38 kHz en *Apis florea* (Fabricius, 1787) (Sarma et al., 2002)).

Sin embargo, la estridulación de los formícidos parece poseer un componente de ultrasonido (por ejemplo Pavan et al., 1997; Grasso et al., 2000). Al parecer, hay dos excepciones a los modelos bidireccionales de estridulación en los mutílidos: en *Atillum stygium* (Mickel, 1943) y *Tallium fraterculum* (Burmeister, 1875) (pero no

en otras especies de *Tallium*) se encuentra un roce unidireccional de baja frecuencia y velocidad (con roces más largos en *A. stygium*) (Tabla VIII y las referencias en ella), dicho patrón es curiosamente similar al encontrado en algunas hormigas *Pachycondyla* Smith, 1858 (Pavan et al., 1997).

La duración de la secuencia encontrada en la literatura, variaba de aproximadamente 70-80 ms en *Dasymutilla lepeletierii* (Fox, 1899) a aproximadamente 90-100 ms en *Dasymutilla occidentalis* (Linnaeus, 1758), hasta alrededor de 120-150 ms en *A. stygium*, *T. fraterculum* y *Reedomutilla heraldica* (Smith, 1855) (todos los Sphaerophthalminae) (Tabla VIII y las referencias en ella).

Tales valores se incluyen en el intervalo de las especies estudiadas en este trabajo (80-120 ms), con la excepción de *Myrmilla* spp. (Myrmillinae) y *T. litoralis* (Mutillina), que tenían secuencias bastante más largas (180-200 ms).

No obstante, esta variable no fue indicada en otras especies. Sin embargo, con los datos actuales, al menos se podría sugerir que Sphaerophthalminae y Smicromyrmina parecen tener secuencias más cortas que Myrmillinae y Mutillina.

El análisis estadístico de las llamadas de “alarma” proporcionó evidencia de una relación mucho más débil entre la variabilidad del sonido y las relaciones taxonómicas.

De hecho, aunque los Myrmillinae parecían estar separados del resto de subfamilias por la frecuencia del pulso en la sílaba hacia adelante, no todos los individuos (70%) fueron asignados correctamente a esta subfamilia en este nodo del análisis CART.

Asimismo, la separación de la “rama posterior izquierda” arrastró una mezcla de especies de subfamilias diferentes en los dos nodos nuevos, incluso con los individuos de una misma especie dispersos en ambos nodos.

No se encontraron evidencias de que el tamaño corporal afecte a los patrones de estridulación en los mutílicos, al menos entre las diferentes especies. En cuanto a morfología, sin embargo, se requiere un tamaño de muestra más extenso para confirmar esta sugerencia.

En conclusión, este estudio sugiere que algunas características de la morfología de los órganos y los patrones de estridulación pueden ser eficaces para la discriminación de las especies en los mutílicos.

Un conjunto de datos más amplio y un correcto establecimiento de la filogenia son necesarios para comprender mejor el alcance de tal variabilidad inter-específica y poner a prueba si depende más de las relaciones entre las especies que, por ejemplo, de factores ecológicos.

Conclusiones

Conclusiones

Primera

El último estado larvario del hospedador *Bembix bidentata* Vander Linden, así como los de sus cleptorasitoides: *Chrysidea disclusa* (Linsenmaier), *Chrysura hybrida* (Lepeletier) y *Smicromyrme rufipes* (Fabricius) se definen a partir de los siguientes estados de carácter:

- a) *B. bidentata* Vander Linden: tegumento provisto de setas cortas (<40 micras) y microespínulas.
- b) *C. disclusa* (Linsenmaier):
 - 1. Atrio sin asperezas o líneas débiles en la circunferencia.
 - 2. Papilas antenales más largas que anchas.
- c) *C. hybrida* (Lepeletier):
 - 1. Atrio sin asperezas.
 - 2. Papilas antenales más largas que anchas.
- d) *S. rufipes* (Fabricius): presencia de más de ocho setas apicales y carencia de ellas en el labio.

La relación entre la longitud de la papila antenal ($l = 32 \times 30 \mu\text{m}$) y la anchura de la órbita antenal ($d = 95 \mu\text{m}$) es un estado de carácter que podría ser utilizado en la discriminación de la larva madura de las especies europeas de *Bembix* Fabricius.

Segunda

Entre los enemigos naturales de las agregaciones de *Bembix rostrata* (Linnaeus), en España, destacan seis parasitoides (tres especies de crisídidos, dos de sarcófágidos y un mutílido) y tres depredadores (tres especies de formícidos).

Los parasitoides presentan diferentes patrones de actividad temporal, variando su actividad diaria.

Los crisídidos y sarcófágidos presentan una distribución de su actividad diaria cuadrática positiva, idéntica a la del hospedador.

Por el contrario, la especie de mutílido presenta una distribución cuadrática inversa especular a la del hospedador.

Los patrones de distribución temporal y espacial de todos los enemigos naturales, a excepción de la especie de mutílido y un depredador, presentan una gran similitud con la del hospedador.

Por tanto, la superposición de recursos de aprovisionamiento tiene un papel clave en la adaptación de los patrones de actividad dentro de los gremios de los enemigos naturales.

Tercera

El apareamiento en *Nemka viduata* (Pallas) tiene una duración de unas 2 horas, presentando varias fases comportamentales, entre las que destacan:

- a) Precópula: abarca el acoplamiento de las armaduras genitales de ambos congéneres a la vez que la hembra saca el aguijón y estridula.

- b) **Cópula:** con una duración de unos 2', que conduce a que el macho se vuelva agresivo hacia sus congéneres durante los primeros días posteriores a la misma.

El apareamiento *sensu lato* se lleva a cabo con el macho transportando a la hembra en vuelo, o marchando por el suelo, siendo, por tanto, seleccionados para este fin los de mayor tamaño.

Cuarta

La estrategia de apareamiento de los machos de *Nemka viduata* (Pallas) responde a un sistema de competencia por explotación típico.

Los machos presentan mayor actividad en el mismo momento en el que las hembras se muestran más activas, patrullando, los de mayor tamaño, un territorio más extenso y mostrando cierta filopatría, en cuanto al territorio donde efectúan patrullaje, aunque en este último caso independientemente de su tamaño.

Comportamentalmente, en esta especie de mutílido, la presencia de un gran número de machos debería conducir a una competencia por interferencia y, en ningún caso, a pesar de la distribución de las hembras en agregaciones, a un fenómeno de territorialidad.

Quinta

En los mutílidos, el sonido producido durante la estridulación, tal y como muestra el examen de distintas variables como la duración del “canto”, el intervalo de repetición y el número de “cantos” por segundo, presenta diferencias interespecíficas.

A este respecto, se constata que las particularidades del sonido producido por los Mutillini separa a los representantes de esta tribu de los Smicromyrmini. Adicionalmente, se observa que especies que atacan hospedadores con biología similar (especies solitarias vs. eusociales) parecen presentar modelos semejantes de sonido.

Es probable, por tanto, que factores de naturaleza ecológica hayan actuado en el modelado del fenómeno estridulador en este grupo de cleptoparasitoides.

Bibliografia

Referencias Bibliográficas

- ABEELLUCK D., WALTER G.H., 1997. Mating behaviour of an undescribed species of *Coccophagus*, near *C. gurneyi* (Hymenoptera: Aphelinidae). J. Hymenopt. Res. 6: 92-98.
- ALCOCK, J., 1974. The behaviour of *Philanthus crabroniformis* (Hymenoptera: Sphecidae). J. Zool., 173: 233-246.
- ALCOCK, J., 1975. The nesting behaviour of *Philanthus multimaculatus* Cameron (Hymenoptera: Sphecidae). Am. Midl. Nat., 93: 222-226.
- ALCOCK, J., 1979. The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in some bees and wasps. In Blum M.S. and Blum M.A. (eds), Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects. Academic Press, New York, pp. 381-402.
- ALCOCK, J., 1994. Postinsemination associations between male and female insects: the mate-guarding hypothesis. Annu Rev Entomol. 39: 1-21.
- ALCOCK, J., 1996. The relation between male body size, fighting, and mating success in Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni* (Apidae, Apinae, Anthophorini). J. Zool., 239: 663-674.
- ALCOCK, J., KEMP, D.J., 2005. The scramble competition mating system of the sphecid wasp, *Palmodes praestans* (Kohl). J. Nat. Hist. 39: 2809-2814.
- ALCOCK, J.; BUCHMANN, S., 2011. The Mating System of *Habropoda pallida* Timberlake (Anthophorinae: Apidae). Journal of insect behaviour, 24: 348-362.
- ALEXANDER, R.D., 1967. Acoustic communication in Arthropods. Annual Review of Entomology 12, 449-526.

- ALICATA, P., CARUSO, D., COSTA, G., MOTA, S., 1974. Ricerche eco-etologiche sulla fauna delle dune costiere di Porto Palo (Siracusa). – I. *Smicromyrme viduata* (Pall.) (Hymenoptera, Mutillidae): Ritmi di attività, migrazioni e accoppiamento. *Animalia* 1: 9-108.
- ASÍS, J.D., GAYUBO, S.F., TORMOS, J., 1989. Notes on the preimaginal states of Iberian Sphecidae (IV). Description of larvae of *Bembix flavescens bolivari* Handlirsch, 1893 and *Bembix sinuata* Panzer, 1804 (Hymenoptera, Sphecidae). *Nouv. Revue. Ent. (N.S.)*, 6: 313-319.
- ASÍS, J.D., GAYUBO, S.F., TORMOS, J., 1992. Data on the nesting behaviour of five European *Bembix* and description of the mature larvae of *B. merceti* and *B. rostrata* (Hymenoptera, Sphecidae). *Dtsch. Ent. Z., N. F.*, 39: 221-231.
- ASÍS, J.D., GAYUBO, S.F., TORMOS, J., 1997. Descripción de las larvas maduras de *Hoplisoides punctuosus* (Eversmann) y *Bembix zonata* Klug. *Doriana*, VI (299): 1-8.
- ASÍS, J.D., TORMOS, J., GAYUBO, S.F., 2006. Territorial dynamics and contest behaviour in the solitary wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Apoidea: Crabronidae). *Behaviour* 143: 83-104.
- ASÍS, J.D., TORMOS, J., JIMÉNEZ, R., 1988. Contribution to the study of the biology of *Stizus continuus* (Hymenoptera: Sphecidae). *Entomol News* 99:199–206.
- ASÍS, J.D.; GAYUBO, S.F., TORMOS, J., 1991. Notes on the natural history of *Stizus perrisii ibericus* Beaumont (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Nat. Hist.*, 25: 1331-1337.
- ASÍS, J.D.; GAYUBO, S.F., TORMOS, J., 1992. Data on the nesting behaviour of five European *Bembix* and description of the mature larvae of *B. merceti* and *B. rostrata* (Hymenoptera: Sphecidae). *Deut. Entomol. Z.*, 39: 221-231.
- ASÍS, J.D.; TORMOS, J., GAYUBO, S.F., 2004. Nesting behaviour and provisioning in *Bembix merceti* and *Bembix zonata* (Hymenoptera: Crabronidae). *J. Nat. Hist.*, 38: 1799-1809.

- ASÍS, J.D.; TORMOS, J., GAYUBO, S.F., 2006. Territorial dynamics and contest behaviour in the solitary wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Apoidea: Crabronidae). *Behaviour*, 143: 83-114.
- ASSEM, J., POVEL G.D.E., 1973. Courtship behaviour of some *Muscadifurax* species (Hym.: Pteromalidae): a possible example of a recently evolved ethological isolating mechanism. *Netherlands J. Zool.* 23: 465–487.
- ASSEM, J., WERREN, J.H., 1994. A comparison of the courtship and mating behavior of three species of *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae). *J. Insect Behav.* 7: 53–66.
- AYASSE. M., PAXTON, R., TENGÖ, J., 2001. Mating behavior and chemical communication in the hymenoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 46: 31-78.
- BAER, I., 1848. De mutillis nonnullis rossicis. *Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou* 21, 228-232.
- BAILEY, W.J., 1991. *Acoustic behaviour of insects*. Chapman and Hall, London.
- BARR, B.A., 1969. Sound production in Scolytidae (Coleoptera) with emphasis on the genus *Ips*. *Canadian Entomologist* 101, 636–637.
- BATRA, S.W.T., 1978. Aggression, territoriality, mating and nest aggregation of some solitary bees (Hymenoptera: Halictidae, Megachilidae, Colletidae, Anthophoridae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 51: 547-559.
- BAYLISS, P.S., BROTHERS, D.J., 1996. Biology of *Tricholabiodes radoszkowski* in southern Africa, with a new synonymy and review of recent biological literature (Hymenoptera: Mutillidae). *J. Hymenopt. Res.* 5: 249-258.
- BAYLISS, P.S., BROTHERS, D.J., 2001. Behaviour and host relationship of *Dolichomutilla sycorax* (Smith) (Hymenoptera: Mutillidae, Sphecidae). *J. Hym. Res.* 10: 1-9.

- BERGAMASCHI, A., CAMBRA, R., MELO G., 2010. Male description and host record for *Lophomutilla corupa* Casal, 1968 (Hymenoptera: Mutillidae), with behavioural notes on mating behaviour and host nest attacks. *Journal of Natural History* 44:43, 2597-2607
- BLAKE, C.A., 1871. Synopsis of the Mutillidae of North America. *Transactions of the American Entomological Society* III, 217-265.
- BOHART, R.M., MENKE, A.S., 1976. Sphecid wasps of the World. A generic revision. Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press, IX + 695 pp.
- BREIMAN, L., FRIEDMAN, J.H., OLSHEN, R.A., STONE, C.G., 1984. Classification and regression Trees. Wadsworth International Group, Belmont, California, USA.
- BROCKMANN, H.J., GRAFEN, A., 1989. Mate conflict and male behaviour in a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Anim. Behav.*, 37: 232-255.
- BROTHERS, D.J., 1972. Biology and immature stages of *Pseudomethoca frigida* F., with notes on other species (Hymenoptera: Mutillidae). *Univ. Kansas Science Bull.* 50: 1-38.
- BROTHERS, D.J., 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *Univ. Kansas Science Bull.* 50: 483-648.
- BROTHERS, D.J., 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28, 233-249.
- BROTHERS, D.J., TSCHUCH, G., BURGER, F., 2000. Associations of mutillid wasps (Hymenoptera, Mutillidae) with eusocial insects. *Insect. Soc.*, 47: 201-211.
- BURMEISTER, H., 1875. Mutillidae Argentinae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* I, 461-502.

- CLARIDGE, M.F., 1985. Acoustic signals in Homoptera: behaviour, taxonomy, and evolution. *Annual Review of Entomology* 30, 297–317.
- COCKERELL, T.D.A., 1894. Descriptions of new Hymenoptera. *Entomological News* 5, 199-201.
- COELHO, J.R., 1998. An acoustical and physiological analysis of buzzing in cicada killer wasps (*Sphecius speciosus*). *Journal of Comparative Physiology A* 183, 745–751.
- COELHO, J.R., C. W., 2001. Holliday. Effects of size and flight performance on intermale mate competition in the cicada killer, *Sphecius speciosus* Drury (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Insect. Behav.* 14:345–351.
- COELHO, J.R., HOAGLAND, J., 1995. Load-lifting capacity and foraging of three species of yellowjackets (*Vespula*) on honey-bee corpses. *Funct. Ecol.* 9: 171-174.
- COWAN, D.P., 1991. The solitary and presocial Vespidae. In Ross K.G. and Matthews R.W. (eds.), *The Social Biology of Wasps*, Ithaca, NY: Cornell University Press, pp. 33-73.
- CRÈVECOEUR, A., 1930. Recherches biologiques sur *Smicromyrme (Mutilla) rufipes* F. *Bull. Ann. Soc. R. Entomol. Belg. Entomol.* 70: 271-284.
- DEYRUP, M., MANLEY, D., 1986. Sex-biased size variation in velvet ants (Hymenoptera, Mutillidae). *Florida Entomologist* 69 (2) 327-335.
- DISNEY, R.H.L., 1994. *Scuttle Flies: The Phoridae*. Chapman and Hall, London. xii + 467 pp.
- DRURY, D., 1773. *Illustrations of natural history. Wherein are exhibited upwards of two hundred and twenty figures of exotic insects, according to their different genera. Vol. 2.* London: B. White.
- EDGAR, P.K., COELHO, JR., 2000. Load-lifting constraints on provisioning and nest building in the carpenter wasp, *Monobia quadridens* L. (Hymenoptera: Eumenidae). *J. Hymenopt. Res.* 9: 370-376.

- EDVARDSSON, M., AND ARNQVIST, G., 2000. Copulatory courtship and cryptic female choice in red flour beetles *Tribolium castaneum*. Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. B 267: 559-563.
- ENDO A., 1980. On the host-cleptoparasite relationship between the spider wasp *Episyron arrogans* (Smith) (Hymenoptera, Pompilidae) and the miltogrammine fly *Metopia sauteri* (Townsend) (Diptera, Sarcophagidae). Jap J Ecol 30:117-132
- EVANS, H.E. 1966a. The comparative ethology and evolution of the sand wasps. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- EVANS, H.E. Y O'NEILL, K.M., 1988. The natural history of North American beewolves. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- EVANS, H.E. Y O'NEILL, K.M., 2007. The sand wasps: behavior and natural history. Cambridge, MA: Harvard University Press, xvii + 340 pp.
- EVANS, H.E., 1959. Studies on the larvae of digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae). Part V: Conclusion. Trans. Amer. Ent. Soc., 85: 137-191.
- EVANS, H.E., 1964. Further studies on the larvae of digger wasps. Trans. Amer. Ent. Soc., 90: 235-299.
- EVANS, H.E., 1966a. The comparative ethology and evolution of the sand wasps. Harvard University Press, Cambridge.
- EVANS, H.E., 1966b. The accessory burrows of digger wasps. Science, 152: 465-471.
- EVANS, H.E., 1970. Ecological-behavioral studies of the wasps of Jackson Hole, Wyoming. Bull. Mus. Comp. Zool., 140: 451-511.
- EVANS, H.E., 1987. Order Hymenoptera. In F.W. Stehr, ed. Immature Insects. Vol. 2. Dubuque, Iowa: Kendall/Hunt, Publishing Company, pp. 597-710.
- EVANS, H.E., Kurczewski, F.E., Alcock, J., 1980. Observations on the nesting behaviour of seven species of Crabro (Hymenoptera, Sphecidae). J Nat Hist 14:865-882

- EVANS, H.E., LIN, C.S., 1956. Studies on the larvae of digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae). Part II: Nyssoninae. Trans. Amer. Entomol. Soc., 82: 32-65.
- EWING, A.W., 1989. Arthropod bioacoustics. Neurobiology and behaviour. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- FABRICIUS, J.CH., 1787. Mantissa insectorum sistens eorum species nuper detecta, adjectis characteribus genericis, differentiis specificis, emendationibus, observationibus. T. 1. -Hafniae.
- FABRICIUS, J.CH., 1793. Entomologia systematica emendata et aucta, secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. T. 2. - Hafniae.
- FELDHAAR, H., 2011. Predatory Hymenoptera as prey: Top-down effects on predatory Hymenoptera. In: Predation in the Hymenoptera: An evolutionary perspective. Ed.: C. Polidori, Research Signpost, Kerala, India, pp. 217-244.
- FERGURSON, W.E., 1962. Biological characteristics of the mutillid subgenus *Photopsis* Blake and their systematic values (Hymenoptera). University of California, Publications in Entomology 27: 1-92.
- FERTON, C., 1902. Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs (2 ser.). Ann. Soc. Entomol. Fr., 71: 499- 530.
- FERTON, C., 1908. Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs (4 ser.). Ann. Soc. Entomol. Fr., 77: 535-584.
- FERTON, C., 1910. Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs (6 ser.). Ann. Soc. Entomol. Fr., 79 : 145-178.
- FIELD, J., 1992. Patterns of nest provisioning and parental investment in the solitary wasp *Ammophila sabulosa*. Ecol. Entomol., 17: 43-51.
- FOX, W.J., 1899. The North American Mutillidae. Transactions of the American Entomological Society 25, 219-300.

- FREEMAN, B.E., 1981. Parental investment, maternal size, and population dynamics of a solitary wasp. *Amer. Nat.*, 117: 357-362.
- GARCIA, E.Q, CAMBRA, R., MELO, G.A.R., 2006. Sexual associations for two species of mutillid wasps (Hymenoptera, Mutillidae), with the description of a new species of *Anomophotopsis*. *Rev Brasil Entomol.* 50:379–384.
- GENISE, J.F., STRANECK, R., 1991. Preliminary studies on the taxonomic value of estridulación and the stridulatory organ in the Mutillidae. *Sphecos* 21, 7–11.
- GIOVANETTI, M.; ASÍS, J.D. Y TORMOS, J., 2006. Living in aggregations: theories and facts in the life of Hymenoptera. *Marie Curie Fellowship Association, Abstracts*, 4: 1- 5.
- GODFRAY, H.C.J., 1994 . *Parasitoids*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- GOH, M.Z., MORSE, D.H., 2010. Male mate search for female emergence sites by a parasitic wasp. *Anim. Behav* 80:391–398.
- GOTELLI, N.J., ELLISON, A.M., 2004. *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. 510 pp.
- GRANDI, G., 1926a. Contributi a la conoscenza della biologia e della morfologia degli imenotteri melliferi e predatori III. *Bol. Lab. Zool. Gen.*, 19: 269-327.
- GRANDI, G., 1926b. Contributi a la conoscenza della biologia e della morfologia degli imenotteri melliferi e predatori IV. *Mem. Soc. ent. Ital.*, 5: 187-213.
- GRANDI, G., 1928. Contributi a la conoscenza biologica e morfologica degli imenotteri melliferi e predatori VI. *Bol. Lab. Entom. R. Ist. sup. agr.*, 1: 8-31.
- GRANDI, G., 1951. *Entomologia*, voll. 1-2. Edagricole, Bologna.
- GRANDI, G., 1961. Studi di un entomologo sugli imenotteri superiori. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna*, 26: 1-659.

- GRANDI, G., 1961. Studi di un entomologo sugli Imenotteri Superiori. Boll. Ist. Entomol. Univ. Studi. Bologna 25: i-xvi, 397-400.
- GRASSO, D.A., MORI, A., LE MOLI, F., GIOVANNOTTI, M., FANFANI, A., 1998. The stridulatory organ of four Messor ant species (Hymenoptera, Formicidae). Italian Journal of Zoology 65, 167–174.
- GRASSO, D.A., PRIANO, M., PAVAN, G., MORI, A., LE MOLI, F., 2000. estridulación in four species of Messor ants (Hymenoptera, Formicidae). Italian Journal of Zoology 67, 281–285.
- GRODDECK, J., MAUSS, V., AND REINHOLD, K., 2004. The Resource-Based Mating System of the Mediterranean Pollen Wasp *Ceramius fonscolombei* Latreille 1810 (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae). J. Insect. Behav. 17: 397-418.
- GUISANDE, C., MANJARRÉS-HERNÁNDEZ, A.A., PELAYO-VILLAMIL, P., GRANADO-LORENCIO, C., RIVEIRO, I., ACUÑA, A., PRIETO-PIRAQUIVE, E., JANEIRO, E., MATÍAS, J.M., PATTI, C., 2010. IPez: an expert system for the taxonomic identification of fishes based on machine learning techniques. Fisheries Research 102, 240–247.
- HAGER, B.J., KURCZEWSKI, F.E., 1985. Cleptoparasitism of *Ammophila barti* (Fernald) (Hymenoptera: Sphecidae) by *Senotainia vigilans* Allen, with observations on *Phrosinella aurifacies* Downes (Diptera: Sarcophagidae). Psyche, 92: 451-462.
- HAGER, B.J., KURCZEWSKI, F.E., 1986. Nesting behavior of *Ammophila barti* (Fernald) (Hymenoptera: Sphecidae). Am. Midl. Natur., 116: 7-24.
- HAMILTON, W. D., 1971. Geometry for the Selfish Herd. Journal of Theoretical Biology 31(2): 295–311.
- HASSELL, M.P. Y MAY, R.M., 1974. Aggregation of predators and insect parasites and its effects on stability. J. Anim. Ecol., 43: 567-594.
- HASSELL, M.P. Y SOUTHWOOD, T.R.E., 1978. Foraging strategies on insects. Ann. Rev. Ecol. Syst., 9: 75-98.

- HEATWOLE, H., MUIR, R., 1989. Seasonal and daily activity of ants in the pre-Saharan steppe of Tunisia. *J Arid Env* 16:49–67
- HEAVERSEDGE, R.C., 1970. Developmental periods of insect parasites of *Glossina morsitans orientalis* Vanderplank (Diptera: Muscidae). *J. Entomol. Soc. Sth. Afr.*, 33: 352-354.
- HENNESSEY, R.D., 2002. Population-level characteristics of *Dasymutilla nigripes*, *D. vesta*, and *Timulla vagans* (Hymenoptera: Mutillidae). *Florida entomologist*, 85: 245-253.
- HERMANN, JR. H.R., MULLEN, M.A., 1974. Stridulatory structures in *Dasymutilla occidentalis* (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of the Georgia Entomological Society* 9, 204-205.
- HICKLING, R., BROWN, R.L., 2000. Analysis of acoustic communication by ants. *Journal of Acoustical Society of America* 108, 1920-1929.
- HICKS, C.H., 1934. Observations on a chrysidid parasite and its host. *Ent. News*, 44: 206-209.
- HILL, S.A., 2007. Sound generation in *Mantis religiosa* (Mantodea: Mantidae): stridulatory structures and acoustic signal. *Journal of Orthoptera Research* 16, 35–49.
- HINTON, H.E., GIBBS, D.F., SILBERGLIED, R., 1969. Stridulatory files as diffraction gratings in Mutillid wasps. *Journal of Insect Physiology* 15, 549–552.
- HOCH, H., DECKERT, J., WESSEL, A., 2006. Vibrational signalling in a Gondwanan relict insect (Hemiptera: Coleorrhyncha: Peloridiidae). *Biology Letters* 2, 222–224.
- HRUŠKOVÁ-MARTLÁOVÁ, M., PEKÁR, S., GROMOV, A., 2008. Analysis of the estridulación in solifuges (Arachnida: Solifugae). *Journal of Insect Behavior* 21, 440–449.
- IIDA T., 1979. Contributions to the knowledge on the sphecid larvae in Japan (Hymenoptera). Part II. *Kontyu*, 37: 280-289.

- INVREA, F., 1964. Fauna d'Italia. Mutillidae, Myrmosidae. Calderini Bologna, Bologna.
- ISIDORO, N., BIN, F., COLAZZA, S., AND VINSON, S.B., 1996. Antennal gustatory sensilla and glands in some parasitic Hymenoptera: A critical morpho-functional approach. *J. Hymenopt. Res.* 5: 206-239.
- JEFFRIES, M.J. Y LAWTON, J.H., 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biol.J.Linn.Soc.*, 23: 269-286.
- KASPER, J., HIRSCHBERGER, P., 2005. estridulación in *Aphodius* dung beetles: Songs and morphology of stridulatory organs in North American *Aphodius* species (Scarabaeidae). *Journal of Natural History* 39, 91–99.
- KIMSEY L.S., BOHART R., 1990. *The Chrysidid Wasps of the World*. New York: Oxford University Press.
- KROMBEIN, K.V., 1967. *Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates*. Smithsonian Press, Washington, DC.
- LARSSON, F.E., TENGÖ, J., 1989. It is not always good to be large: some female fitness components in a temperate digger wasp, *Bembix rostrata* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 62: 490-495.
- LARSSON, F.K., 1986. Increased nest density of the digger wasp *Bembix rostrata* as a response to parasites and predators (Hymenoptera: Sphecidae). *Entomol. Gener.*, 12: 71-75.
- LARSSON, F.K., 1989. Female body size relationships with fecundity and egg size in two solitary species of fossorial Hymenoptera (Colletidae and Sphecidae). *Entomol. Gener.*, 15: 167-171.
- LARSSON, F.K., TENGÖ, J., 1989. The effects of temperature and body size on the mating pattern of a gregariously nesting bee, *Colletes cunicularius* (Hymenoptera: Colletidae), *Ecol. Entomol.* 14, 279–286.
- LATREILLE, P.A., 1792. Mutilles, Decouvertes en France. *Actes de la Societé de Histoire Naturelle* 1, 5-12.

- LIN, N., MICHENER, C.D., 1972. Evolution of sociality in insects. Quarterly Review of Biology 47, 131-159.
- LINNAEUS, C., 1758. Tomus I. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Holmiae. (Laurentii Salvii) [1-4], 1-824.
- LONGAIR, R.W., J.H. CANE AND L. ELLIOT., 1987. Male competition and mating behavior within mating aggregations in *Glenostictia satan* Gillasp (Hymenoptera: Sphecidae). J. Kansas Entomol. Soc. 60(2): 264-272.
- LUCAS, P.H., 1849. Exploration scientifique de l'Algerie pendant les annees 1840, 1841 et 1842 publiee par ordre du gouvernement et avec le concours d'une commission academique, Sciences physiques, Zoologie, 3. Histoire naturelle des animaux articulés, 3. Insectes. - Imprimerie Nationale, Paris.
- MANLEY, D.G., 1977. Notes on the courtship and mating of *Dasymutilla* Ashmead (Hymenoptera: Mutillidae) in Calif. Southw. Nat. 21: 543-559.
- MARDEN, J.H., 1987. Maximum lift production during take off in flying animals. J Exp Biol 130: 235-258.
- MASTERS, W.M., 1979. Insect disturbance stridulation: its defensive role. Behav. Ecol. Sociobiol. 5: 187-200.
- MASTERS, W.M., 1980. Insect disturbance estridulación: characterization of airborne and vibrational components of the sound. Journal of Comparative Physiology A 135, 259-268.
- MATTHEWS, R.W., 1997. Unusual sex allocation in a solitary parasitoid wasp, *Sphaerophthalma pennsylvanica* (Hymenoptera: Mutillidae). Great Lakes Entomol., 30: 51-54.
- MAUSS, V., MÜLLER, A., YILDIRIM, E., 2005. First Contribution to the Bionomics of the Pollen Wasp *Ceramius caucasicus* André 1884 (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) in Turkey. J. Kans. Entomol. Soc. 78: 201-220.

- MCCORQUODALE, D.B., 1986. Digger wasp (Hymenoptera: Sphecidae) provisioning flights as a defence against a nest parasite, *Senotainia trilineata* (Diptera: Sarcophagidae). *Can. J. Zool.*, 64: 1620-1627.
- MELO, G.A.R., 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. *Scientific Papers, Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, 14: 1-55.
- MERCIER, J.L., LENOIR, J.C., EBERHARDT, A., FROHSCHAMMER, S., WILLIAMS, C., HEINZE, J., 2007. Hammering, mauling, and kissing: stereotyped courtship behavior in *Cardiocondyla* ants. *Insec. Soc.* DOI 10.1007/s00040-007-0960-7.
- MICHENER, C.D., 2000. *The Bees of the World*. J. Hopkins University Press, Baltimore and London.
- MICKEL, C.E., 1928. Biological and taxonomic investigations on the mutillid wasps. *Bull. U.S. Natl. Mus.* 143: 1-351.
- MICKEL, C.E., 1943. The South American genus *Atillum* André (Hymenoptera, Mutillidae). *Revista de Entomologia* 14, 174-254.
- MOLUMBY, A., 1995. Dynamics of parasitism in the organ-pipe wasp, *Trypoxylon politum*: effects of spatial scale on parasitoid functional response. *Ecol. Entomol.*, 20: 159-168.
- MOLUMBY, A., 1997. Why make daughters larger? Maternal sex-allocation and sex-dependent selection for body size in a mass-provisioning wasp, *Trypoxylon politum*. *Behav. Ecol.*, 8: 279-287.
- MOYA-LARANO, J., J. HALAJ, D. WISE., 2002. Climbing to reach females: Romeo should be small. *Evolution* 56:420-425.
- MUELLER, U.G.; WARNEKE, A.F.; GRAFE, T.U. Y ODE, P.R., 1992. Female size and nest defense in the digger wasp *Cerceris fumipennis* (Hymenoptera: Sphecidae: Philanthinae). *J. Kans. Entomol. Soc.*, 65: 44-92.

- NEEMS, R.M., DOOHER, K., BUTLIN, R., SHORROCKS, B., 1997. Differences in male courtship song among the species of the quinaria group of *Drosophila*. *Journal of Insect Behavior* 10, 237–246.
- NIELSEN, E.T., 1945. Moeurs des *Bembex*. Monographie biologique. Spolia Zool. Mus. Hauniensis, 7: 1-174.
- NONVELLIER G., 1963. Quelle est la cause de la rareté des Mutillides? Resultats de l'étude de certains de leur caractères biologiques et écologiques (Hym., Mutillidae) *Mem. Soc. Ent. Ital.*, 42 : 24-57.
- O'NEILL, K.M., 1983. The significance of body size in territorial interactions of male beeswolves (Hymenoptera: Sphecidae, *Philanthus*). *Anim. Behav.* 31: 404-411.
- O'NEILL, K.M., 1985. Egg size, prey size, and sexual size dimorphism in digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Can. J. Zool.*, 63: 2187-2193.
- O'NEILL, K.M., 2001. Solitary wasps. Behavior and natural history. Comstock Publishing Associates, Ithaca, NY.
- O'NEILL, K.M., EVANS, H.E., 1983a. Alternative male mating tactics in *Bembecinus quinque spinosus* (Hymenoptera: Sphecidae): correlations with size and color variation. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 14:39-46.
- O'NEILL, K.M., EVANS, H.E., 1983b. Body size and alternative mating tactics in the beewolf *Philanthus zebra* (Hymenoptera: Sphecidae). *Biological Journal of the Linnaean Society* 20: 175-184.
- OTTE, D., 1992. The evolution of cricket songs. *Journal of Orthoptera Research* 1, 25–48.
- PALLAS, P.S., 1773. Reisen durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs, in den Jahren' 1768-1774 - St. Petersburg, T. 2.
- PANZER, G.W.F., 1801. Favnae insectorvm Germanicae initia oder Deutschlands Insecten. Siebenter Jahrgang. LXXIII-LXXXIV. Heft. - pp. [1-5], III-XIII [= 3-13], [1-273], pl. [1-273]. Nürnberg. (Felsecker).

- PAVAN, G., PRIANO, M., DE CARLI, P., LACHAUD, J.-P., FANFANI, A., GIOVANNOTTI, M., 1997. Stridulatory organ and ultrasonic emission in certain species of Ponerine ants (genus *Ectatomma* and *Pachycondyla*, Hymenoptera, Formicidae). *Bioacoustics* 8, 209-221.
- PAXTON, R.J, TENGÖ, J., 1996 . Intranidal mating, emergence and sex ratio in a communal bee *Andrena jacobii* Perkins 1921 (Hymenoptera: Andrenidae). *J. Insect Behav.* 9: 421-440.
- PAXTON, R.J., 2005. Male mating behaviour and mating systems of bees: an overview , *Apidologie* 36, 145-156.
- PETAGNA, V., 1787. Specimen insectorum ulterioris Calabriae. Franofurti et Moguntiae.
- PITTS, J.P., D. TANNER, G. C. WALDREN, AND F. D. PARKER., 2010. Facultative size-dependant sex allocation in *Sphaerophthalma pensylvanica* Lepeletier (Hymenoptera: Mutillidae) with new host records. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 83: 68–75.
- PITTS, J.P., MATTHEWS R.W., 2000. Description of the larva of *Sphaerophthalma pensylvanica* (Lepeletier) (Hymenoptera: Mutillidae: Sphaerophthalminae). *J. Entomol. Sci.*, 35: 334-337.
- POLIDORI, C, BEVACQUA, S., ANDRIETTI, F, 2010a. Do digger wasps time their provisioning activity to avoid cuckoo wasps (Hymenoptera: Crabronidae and Chrysididae)? *acta ethologica* 13 (1), 11 - 21
- POLIDORI, C, BORRUSO, L., BOESI, R., ANDRIETTI, F., 2009a. Segregation of temporal and spatial distribution between kleptoparasites and parasitoids of the eusocial sweat bee, *Lasioglossum malachurum* (Hymenoptera: Halictidae). *Entomol Sci* 12: 27–41.
- POLIDORI, C, GIORDANI, I., MENDIOLA, P., ASÍS, J.D., TORMOS, J., SELFA, J., 2010b. Emergence and dispersal relative to natal nest in the digger wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae). *C R Biol* 333:255–264.

- POLIDORI, C, MENDIOLA, P., ASÍS, J.D., TORMOS, J., SELFA, J., 2010b. Temporal asynchrony and spatial co-occurrence with the host: the foraging patterns of *Nemka viduata*, a parasitoid of digger wasps (Hymenoptera: Mutillidae and Crabronidae). *J Ethol* 28: 353–361
- POLIDORI, C, MENDIOLA, P., ASÍS, J.D., TORMOS, J., SELFA, J., ANDRIETTI, F., 2008. Female-female attraction influences nest establishment in the digger wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae). *Anim Behav* 75:1651–1661
- POLIDORI, C, PAPADIA, C., DISNEY, R.H.L., ANDRIETTI, F., 2006a. Behaviour and activity patterns of the scuttle fly *Megaselia oxybelorum* (Diptera: Phoridae) at aggregations of two host digger wasps (Hymenoptera: Crabronidae). *J Nat Hist* 40: 1969–1982.
- POLIDORI, C, SCANNI, B., SCAMONI, E., GIOVANETTI, M., PAXTON, R.J., ANDRIETTI, F., 2005. Satellite flies (*Leucophora personata*, Diptera: Anthomyiidae) and other dipteran parasites of the communal bee *Andrena agilissima* (Hymenoptera: Andrenidae) on the island of Elba, Italy. *Journal of Natural History* 39, 2745-2758.
- POLIDORI, C., FEDERICI, M., MENDIOLA, P., SELFA, J., ANDRIETTI, F., 2011. Host detection and rate of parasitism by *Acroricnus seductor* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a natural enemy of mud-dauber wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Animal Biology*, 61, 57-73.
- POLIDORI, C., MENDIOLA, P., ASÍS, J.D., TORMOS, J., SELFA, J., 2010a. Temporal asynchrony and spatial co-occurrence with the host: the foraging patterns of *Nemka viduata*, a parasitoid of digger wasps (Hymenoptera: Mutillidae and Crabronidae). *J. Ethol.*, 28: 353-361.

- POLIDORI, C., OUADRAGOU, M., GADALLAH, N.S., ANDRIETTI, F., 2009b. Potential role of evasive flights and nest closures in an African sand wasp, *Bembix* sp. near *capensis* Lepelletier 1845 (Hymenoptera Crabronidae), against a parasitic satellite fly. *Tropical Zoology* 22 (1), 1-14.
- POLIDORI, C., RUFFATO, G., BORRUSO, L., SETTANNI, C., PAVAN, G., en prensa. Stridulatory organ and distress call in males and females of a small velvet ant (Hymenoptera: Mutillidae). *Bioacoustics* (in press)
- POLIDORI, C.; GIORDANI, I.; MENDIOLA, P.; ASÍS, J.D.; TORMOS, J., SELFA, J., 2010. Emergence and dispersal relative to natal nest in the digger wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae). *C. R. Biol.* 333: 255-264.
- POLIDORI, C.; MENDIOLA, P.; ASÍS, J.D.; TORMOS, J., SELFA, J. Y ANDRIETTI, F., 2008. Female-female attraction influences nest establishment in the digger wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae). *Anim. Behav.*, 75: 1651-1661.
- POLIDORI, C.; MENDIOLA, P.; ASÍS, J.D.; TORMOS, J.; GARCÍA, M.D., SELFA, J., 2009. Predatory habits of the grasshopper-hunting wasp *Stizus continuus* (Hymenoptera: Crabronidae): diet preference, predator-prey size relationships and foraging capacity. *J. Nat. Hist.*, 43: 2985-3000.
- PULAWSKI, WJ., 2012. Catalog of Sphecidae. http://www.calacademy.org/research/entomology/Entomology_Resources/Hymenoptera/sphecidae/Genera_and_species_PDF/introduction.htm.
- QUICKE, D., 1997. Parasitic wasps. Chapman y Hall, pp. 470.
- RINGO, J., 1996. Sexual receptivity in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 41: 473-494.
- ROMANI, R., ISIDORO, N., RIOLO P., BIN, F., FORTUNATO, A., AND BEANI, L., 2005. A new role for antennation in paper wasps (Hymenoptera, Vespidae): Antennal courtship and sex dimorphic glands in antennomeres. *Insect. Soc.* 52: 96-102.

- ROSENHEIM, J.A., 1987. Nesting behavior and bionomics of a solitary ground-nesting wasp, *Ammophila dysmica* (Hymenoptera: Sphecidae): influence of parasite pressure. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 80: 739-749.
- ROSENHEIM, J.A., 1988. Parasite presence acts as a proximate cue in the nest-site selection process of the solitary digger wasp, *Ammophila dysmica* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Insect Behav.*, 1: 333-342.
- ROSENHEIM, J.A., 1989. Behaviorally mediated spatial and temporal refuges from a cleptoparasite, *Argochrysis armilla* (Hymenoptera: Chrysididae), attacking a ground-nesting wasp, *Ammophila dysmica* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 335-348.
- ROSENHEIM, J.A., 1990. Density-dependent parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary hymenoptera. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 83: 277-286.
- ROSENHEIM, J.A., MEADE, T., POWCH, I.G., SHOENIG, S.E., 1989. Aggregation by foraging insect parasitoids in response to local variations in host density: determining the dimensions of a host patch. *Journal of Animal Ecology* 58, 101-117.
- ROSENHEIM, J.A., 1988. Behaviorally mediated spatial and temporal refuges from a kleptoparasite, *Argochrysis armilla* (Hymenoptera: Chrysididae), attacking ground nesting wasp, *Ammophila dysmica* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behav Ecol Sociobiol* 25:335–348
- SARMA, S.M., FUCHS, S., WERBER, C., TAUTZ, J., 2002. Worker piping triggers hissing for coordinated colony defence in the dwarf honeybee *Apis florea*. *Zoology* 105, 215–223.
- SAUNDERS, S.S., 1850. X. Descriptions of some new aculeate Hymenoptera from Epirus. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 6, 69-75.

- SAUTER, A., BROWN, AND M.J.F., 2001. To copulate or not? The importance of female status and behavioural variation in predicting copulation in a bumble bee. *Anim. Behav.* 62: 221-226.
- SCHILMAN, P.E., LAZARRI, C.R., MANRIQUE, G., 2001. Comparasion of disturbance stridulations in five species of triatominae bugs. *Acta Tropica* 79, 171–178.
- SCHMID-HEMPEL, P., 1998. Parasites of social insects. Princeton University Press, Princeton.
- SCHMIDT, J.O., 2006. Hot spots around the world -- Diversity, density, and longevity of mutillid wasps. The 2006 ESA Annual Meeting, December 10-13, 2006.
- SCHMIDT, J.O., BLUM, M.S., 1977. Adaptions and responses of *Dasymutilla occidentalis* (Hymenoptera, Mutillidae) to predators. *Entomol Exp Appl* 21:99–111
- SCHMITT, M., 1994. Stridulation in leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). In: Jolivet, P.H., Cox, M.L., Petitpierre, E. (Eds.), *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*, Kluwer Academia Publishers, The Netherlands, pp. 319-325.
- SCHMITT, M., TRAUE, D., 1990. Morphological and bioacoustic aspects of estridulación in Criocerinae (Coleoptera, Chrysomelidae). *Zoologischer Anzeiger* 225, 225–240.
- SCHÖNE, H. Y TENGÖ, J., 1981. Competition of males, courtship behaviour and chemical communication in the digger wasp *Bembix rostrata*. *Behaviour*, 77: 44-66.
- SIMON THOMAS, R.T., SIMON THOMAS A.M.J., 1972. Some observations on the behaviour of females of *Philanthus triangulum* (F.) (Hymenoptera: Sphecidae). *Tijdschr Entomol* 115:123–139

- SIVINSKY, J., AND WEBB, J.C., 1989. Acoustic signals produced during courtship in *Diachasmimorpha* (= *Biosteres*) *longicaudata* (Hymenoptera Braconidae) and other Braconidae. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 82: 117-120.
- SKORIKOV, A.S., 1935. Zur Mutilliden-Fauna Zentralasiens. *Trudy Tadzhijskoi Basy Akademii Nauk SSSR* 5, 257-439.
- SMITH, F., 1855. Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum. Part III. Mutillidae and Pompilidae. London.
- SMITH, F., 1879. Descriptions of new species of Hymenoptera in the collection of the British Museum. *British Museum (Natural History)*. London.
- SPANGLER, H.G., MANLEY, D.G., 1978. Sounds associated with the mating behavior of a mutillid wasp. *Annals of the Entomological Society of America* 71, 389–392.
- SPOFFORD, M.G.; KURCZEWSKI, F.E. Y PECKHAM, D.J., 1986. Cleptoparasitism of *Tachysphex terminatus* (Hymenoptera: Sphecidae) by three species of Miltogrammini (Diptera: Sarcophagidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 59: 82-88.
- STEHR, F.W. (ed.), 1987. *Immature Insects*. Kendall/Hunt Publishing. Company, Dubuque.
- STILING, P.D., 1987. The frequency of density dependence in insects host-parasitoid systems. *Ecology* 68:844–856
- STOKS, R., 2000. Components of lifetime mating success and body size in males of a scrambling damselfly. *Animal Behaviour* 59:339–348.
- STROHM, E., LAURIEN-KEHNEN, C., BORDON, S., 2001. Escape from parasitism: spatial and temporal strategies of a sphecid wasp against a specialised cuckoo wasp. *Oecologia* 129:50–57.
- STROHM, E., LINSENMAIR, E., 1997. Female size affects provisioning and sex allocation in a digger wasp. *Anim. Behav.*, 54: 23-34.

- STUBBLEFIELD, J. W. AND J. SEGER. 1994 Sexual dimorphism in the Hymenoptera. 71-103. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- TENGÖ, J.; SCHÖNE, H.; KÜHME, W.D.; SCHÖNE, H. Y KÜHME, L., 1996. Nesting cycle and homing in the digger wasp *Bembix rostrata* (Hymenoptera Sphecidae). Ethol., Ecol. y Evolut., 8: 207-211.
- THORNHILL, R. Y ALCOCK, J., 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge.
- TORMOS, J., ASÍS, J.D., BENÉITEZ, A., GAYUBO, S.F., 2009. Description of the mature larva of the sand wasp *Bembix bidentata* and its parasitoids (Hymenoptera: Crabronidae, Chrysididae, Mutillidae). Fla Entomol. 92: 43-53.
- TORMOS, J., ASÍS, J.D., GAYUBO, S.F., 2003. Description of the Mature Larva of *Nemka viduata* (Pallas) (Hymenoptera: Mutillidae: Mutillinae), a Parasitoid of *Stizus continuus* (Klug) (Hymenoptera: Crabronidae: Bembicinae). J. Entomol. Sci., 38(4): 502-510.
- TORMOS, J., ASÍS, J.D., POLIDORI, C., BENÉITEZ, A., STORINO, G., 2010. The mating behaviour of the velvet ant, *Nemka viduata* (Hymenoptera: Mutillidae). Journal of Insect Behavior 23, 117–127.
- TORMOS, J., ASÍS, J.D., POLIDORI, C., BOESI, R., 2007. Host association and description of the prepupa of *Chrysis fulgida* L. (Hymenoptera: Chrysididae). J Entomol Sci., 42 (1): 52-55.
- TORMOS, J., KROMBEIN, K.V., ASÍS, J.D., GAYUBO, S.F., 2001. A Systematic Study of Larvae of Chrysidini (Hymenoptera: Chrysididae). Ann. Entomol. Soc. Am., 94(6): 809-834.
- TORMOS, J., POLIDORI, C., ASÍS, J.D., GAYUBO, S.F., 2008. Description of mature larvae of *Allodynerus rossii* (Lepeletier), *Ancistrocerus auctus* (Fabricius), *Euodynerus dantici* (Rossi) and *Symmorphus murarius* (Linnaeus) (Hymenoptera, Vespidae). Zootaxa, 1946: 42–54.

- TORMOS, J., POLIDORI, C., ASÍS, J.D., FEDERICI, M., 2006. Description of the Postdefecating Larva of *Stilbum cyanura* (Forster) and Observations on Adult Behavior. *J. Entomol. Sci.*, 41 (1): 1-8.
- TORMOS, J.; ASÍS, J.D.; GAYUBO, S.F. Y MINGO, E., 1996. Description of the Mature Larvae of *Chrysis gracillima* and *Omalus biaccinctus* and New data on the Biology of *Trichrysis cyanea* (Hymenoptera: Chrysididae). *Fla. Entomol.*, 79: 56-63.
- TORMOS, J.; ASÍS, J.D.; POLIDORI, C.; BENÉITEZ, A. Y STORINO, G., 2009. The Mating Behaviour of the Velvet Ant, *Nemka viduata* (Hymenoptera: Mutillidae). *J Insect Behav.*, 23: 117-127.
- TORMOS, J.; KROMBEIN, K.V.; ASÍS, J.D. Y GAYUBO, S.F., 2001. A Systematic Study of Larvae of Chrysidini (Hymenoptera: Chrysididae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 94: 809-834.
- TORMOS, J.; POLIDORI, C. Y ASÍS, J.D., 2006. Description of the Prepupa of *Chalybion femoratum* (Hymenoptera: Sphecidae), with Comments on Larval Characters in the Genus. *Fla. Entomol.*, 89: 388- 390.
- TREXLER, J.C., 1984. Aggregation and homing in a chrysidid wasp. *Oikos*, 43: 133-137.
- TREXLER, J.C., 1985. Density-dependent parasitism by a eulophid parasitoid : tests of an intragenerational hypothesis. *Oikos*, 44: 415-422.
- TSCHUCH, G. 1993. Sound production in mutillid wasps. *Bioacoustics* 5, 123–129.
- TSCHUCH, G., BROTHERS, D.J., 1999. Modeling vibration and sound production in insects with nonresonant stridulatory organs. *Journal of the Acoustical Society of America* 106, 3706–3710.
- TSCHUCH, G., BROTHERS, D.J., 2000. Stridulatory organs in solitary aculeate Hymenoptera (Insecta). *Zoologischer Anzeiger* 239, 319–327.

- VAN ALPHEN J.J.M., NELL H.W., 1982. Superparasitism and host discrimination by *Asobara tabida* Nees (Braconidae: Alysiinae), a larval parasitoid of Drosophilidae. *Net. J. Zool.*, 32, 232-260.
- WCISLO, W.T., MINCKLEY, R.L., LESCHEN, R.A.B., REYES, S., 1994. Rates of parasitism by natural enemies of a solitary bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera, Coleoptera and Diptera) in relation to phenologies. *Sociobiology* 23, 265-273.
- WCISLO, W.T., 1984. Gregarious nesting of a digger wasp as a “self-herd” response to a parasitic fly (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Miltogramminae). *Journal of Kansas Entomological Society* 59, 82-88.
- WCISLO, W.T., 1986. Host nest discrimination by a cleptoparasitic fly, *Metopia campestris* (Fallén) (Diptera: Sarcophagidae: Miltogramminae). *J. Kans. Entomol. Soc.*, 59: 82-88.
- WCISLO, W.T., 1987. The roles of seasonality, host synchrony, and behaviour in the evolutions and distributions of nest parasites in the Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). *Biological Review* 62, 515-543.
- WCISLO, W.T., BUCHMANN, S.L., 1995. Mating behaviour in the bees, *Dieunomia heteropoda* and *Nomia tetrazonata*, with a review of courtship in Nomiinae (Hymenoptera: Halictidae) *J. Nat. Hist.* 29: 1015-1027.
- WCISLO, W.T., LOW, B.S., KARR, C.J., 1985. Parasite pressure and repeated burrow use by different individuals of *Crabro* (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sarcophagidae). *Sociobiology* 2: 115-125.
- ZHOU, B.T., BAEK, J.H., 2006. An Automatic Nematode Identification Method Based on Locomotion Patterns. In: Huang, D.-S., Li, K., Irwin, G.W. (Eds.), *ICIC 2006, LNBI 4115*, pp. 372 – 380.

Apéndices

Listado de especies citadas

Nombre científico	página
<i>Alabagrus texanus</i> (Cresson, 1872)	151
<i>Apis florea</i> (Fabricius, 1787)	189
<i>Aritranis Förster</i> , 1869	22
<i>Atillum stygium</i> (Mickel, 1943)	189
<i>Bembecinus tridens</i> (Fabricius, 1781)	26
<i>Bembix bidentata</i> Vander Linden, 1829	37
<i>Bembix</i> Fabricius, 1775	27
<i>Bembix flavescens bolivari</i> Handlirsch, 1893	67
<i>Bembix merceti</i> J.Parker, 1929	28
<i>Bembix oculata</i> Panzer, 1801	67
<i>Bembix olivacea</i> Fabricius, 1778	67
<i>Bembix rostrata</i> (Linnaeus, 1758)	28
<i>Bembix sinuata</i> Panzer, 1804	67
<i>Bembix tarsata</i> Latreille, 1809	67
<i>Bembix zonata</i> Klug, 1835	67
<i>Cataglyphis albicans</i> (Roger, 1859)	82
<i>Ceramius</i> Latreille, 1810	107
<i>Cerceris arenaria</i> (Linnaeus, 1758)	98

Nombre científico	página
<i>Chrysidea</i> Bischoff, 1913	48
<i>Chrysidea disclusa</i> (Linsenmaier, 1959)	47
<i>Chrysis fulgida</i> (Linnaeus, 1761)	19
<i>Chrysura</i> Dahlbom, 1845	48
<i>Chrysura hybrida</i> (Lepeletier, 1806)	48
<i>Craticulina fimbriata</i> Bezzi, 1911	98
<i>Crematogaster scutellaris</i> (Olivier, 1792)	82
<i>Dasylabris maura</i> (Linnaeus, 1758)	160
<i>Dasymutilla lepeletierii</i> (Fox, 1899)	190
<i>Dasymutilla nigripes</i> (Fabricius, 1787)	149
<i>Dasymutilla occidentalis</i> (Linnaeus, 1758)	190
<i>Diachasmimorpha longicaudata</i> (Shestakov, 1940)	126
<i>Dolichomutilla sycorax</i> (Smith, 1855)	125
<i>Glenostictia satan</i> Gillaspay, 1983	151
<i>Habropoda pallida</i> (Timberlake, 1937)	151
<i>Hedychrum nobile</i> (Scopoli, 1763)	98
<i>Hedychrum rutilans</i> Dahlbom, 1854	100
<i>Holopyga merceti</i> Kimsey, 1991	82
<i>Krombeinella nigriceps</i> (S. Saunders, 1850)	188
<i>Lasioglossum malachurum</i> (Kirby, 1802)	99
<i>Lophomutilla corupa</i> Casal, 1968	147

Nombre científico	página
<i>Megaselia oxybelorum</i> Schmitz, 1928	98
<i>Messor bouvieri</i> Bondroit, 1918	82
<i>Metopia grandii</i> Venturi, 1953	82
<i>Myrmilla capitata</i> (Lucas, 1849)	99
<i>Myrmilla erythrocephala</i> (Latreille, 1792)	160
<i>Myrmosa atra</i> (Panzer, 1801)	183
<i>Nemka viduata</i> (Pallas, 1773)	26
<i>Pachycondyla</i> Smith 1858	190
<i>Palmodes praestans</i> (Kohl, 1890)	147
<i>Philanthus triangulum</i> (Fabricius, 1775)	98
<i>Philanthus zebraatus</i> Cresson, 1879	152
<i>Prionyx kirbii</i> (Vander Linden, 1827)	20
<i>Pseudomethoca sanbornii</i> (Blake, 1871)	184
<i>Reedomutilla heraldica</i> (Smith, 1855)	190
<i>Sceliphron caementarium</i> (Drury, 1773)	21
<i>Senotainia albifrons</i> (Rondani, 1859)	82
<i>Smicromyrme ruficollis</i> (Fabricius, 1793)	160
<i>Smicromyrme rufipes</i> (Fabricius, 1787)	48
<i>Sphaerophthalma blakeii</i> (Fox, 1893)	125
<i>Sphecius peciosus</i> (Drury, 1773)	189
<i>Stilbum cyanura</i> (Förster, 1771)	21

Nombre científico	página
<i>Stizus continuus</i> (Klug, 1835)	24
<i>Tallium fraterculum</i> (Burmeister, 1875)	189
<i>Tricholabiodes thisbe</i> (Peringuey, 1898)	125
<i>Tropidotilla litoralis</i> (Petagna, 1787)	160

Índice de Figuras

Figura 1: Larva madura del parasitoide <i>Chrysis fulgida</i> (Linnaeus, 1761) (Hymenoptera, Chrysididae).....	19
Figura 2: Larva madura del depredador <i>Prionyx kirbii</i> (Vander Linden, 1827) (Hymenoptera: Sphecidae).....	20
Figura 3: Hembra (a) de <i>Stilbum cyanura</i> (Förster, 1771) introduciendo el ápice de su abdomen en un nido de <i>Sceliphron caementarium</i> (Drury, 1773). A la derecha se observa la prepupa de este cleptoparasitoide (b).....	21
Figura 4: Larva madura de <i>Aritranis</i> Förster, 1869 (Hymenoptera, Ichneumonidae: Cryptinae), especie ectoparasitoide que ataca la larva madura postdefecante de aculeados que nidifican en tallos huecos.....	22
Figura 5: Hembra de <i>Stizus continuus</i> (Klug, 1835) transportando una presa al nido.	24
Figura 6: Adultos en cópula (a) y larva madura de <i>Nemka viduata</i> (Pallas) (b).....	26
Figura 7: Hembra de <i>Bembix merceti</i> J.Parker, 1929 introduciendo una presa en el nido.....	28
Figura 8: Hembra de <i>Bembix rostrata</i> (Linnaeus) realizando el nido.....	30
Figura 9: Agregación de <i>Bembix rostrata</i> en el parque natural de la Dehesa del Saler (B = Hembra de <i>Bembix rostrata</i> (Linnaeus), M = <i>Nemka viduata</i> (Pallas), E1 = excavación de nido del hospedador, E2 =esquema de un nido de <i>Bembix</i>).....	39
Figura 10: Hembra de <i>Nemka viduata</i> (Pallas) con marcas en el tórax (=mesosoma).....	40
Figura 11: Toma de la medida de la anchura de la cabeza con un calibre digital.....	41
Figura 12: Marcaje de nidos con estaquillas.....	42

Figura 13: Marcaje de nidos con botones de plástico.....	42
Figura 14: Jaulones utilizados para el avivamiento de cleptoparasitoides.....	44
Figura 15.- Reconstrucción de un nido de <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden a partir de diversas fotografías tomadas durante la excavación del mismo.	52
Figura 16.- Capullo de <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden en la celda del nido.	53
Figura 17: Restos de presas, para estudio, recogidos en un nido de <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden. En el centro se observa el capullo que construye la larva madura de esta especie.	53
Figura 18.- Larva viva de <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden extraída del capullo....	54
Figura 19: Larva madura de <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden conservada en etanol 70%.....	54
Figuras 20-24 .- Larva madura de <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden: (20) aspecto general; (21) espiráculo protorácico (atrium, abertura al subatrium, y el tronco traqueal); (22) cráneo (vista frontal); (23a) labrum; (23b) epifaringe; (24a) labium; (24b) maxila.	56
Figuras 25-28.- larva madura de <i>Chrysidea disclusa</i> (Linsenmaier): (25) aspecto general: vista lateral, (26) 2° espiráculo izquierdo (atrium, subatrium, y tronco traqueal), (27) cráneo (vista frontal); (28a) diferenciaciones labrum y el tegumento del clipeo. En esta figura, las setas y las sensilas del clipeo se muestran rodeadas por un círculo, (28b) epifaringe.....	58
Figuras 29-32.- Larva madura de <i>Chrysidea disclusa</i> (Linsenmaier): (29) aspecto general en vista ventral; (30) 1° espiráculo izquierdo; (31) 2° espiráculo izquierdo (detalle); (32) vista frontal de la cabeza con detalle la papila antenal (a), labro emarginado (b), y orificio salival (c).....	59

Figuras 33-38.- larva madura de <i>Chrysurus hybrida</i> (Lepeletier): (33) aspecto general, (34) 2° espiráculo izquierdo (atrium, subatrium y tronco traqueal), (35) órbitas antenales; (36a) labrum; (36b) epifaringe; (37) mandíbula; (38a) maxila; (38b) labio.....	62
Figuras 39-41.- larva madura de <i>Chrysurus hybrida</i> (Lepeletier): (39) detalle de seta en el ápice de un lóbulo pleural;(40) setas del tegumento; (41) 1° espiráculo izquierdo (detalle).	63
Figuras 42-44: larva madura de <i>Chrysurus hybrida</i> (Lepeletier): (42) clípeo (a) setas (ver flecha), y detalle del labrum (b) orificio salival (c); palpos maxilares (43) y palpos labiales (44) que muestran la sensila en el ápice.....	65
Figura 45.- larva madura de <i>Smicromyrme rufipes</i> (Fabricius): espiráculo (atrium, subatrium y tronco traqueal).	66
Figura 46: <i>Bembix</i> inyectando veneno a una presa, capturada en vuelo, para paralizarla.....	79
Figura 47: <i>Bembix</i> retirando arena para entrar en el nido.....	80
Figura 48: <i>Bembix</i> (hembra marcada con colores amarillo, blanco y verde para su seguimiento) transportando un díptero hacia su nido.....	81
Figura 49: <i>Cataglyphis albicans</i> (Roger).....	86
Figura 50: <i>Crematogaster scutellaris</i> (Olivier).....	86
Figura 51: <i>Senotainia albifrons</i> (Rondani), acechando a una hembra de <i>Bembix</i> mientras entra en el nido con una presa.....	87
Figura 52: Detalle de un crisídido (<i>Chrysis pyrophana</i>).....	88
Figura 53: Hembra de mutílido (<i>Ronisia</i> sp).....	88
Figura 54: Actividad diaria de aprovisionamiento y excavación.....	89

Figura 55: Distribución horaria de la actividad de los enemigos naturales.....	90
Figura 56: Distribución espacial de la actividad de los enemigos naturales.....	92
Figura 57: Análisis de Componentes Principales.....	94
Figura 58: <i>Nemka viduata</i> (Pallas), hembra.....	109
Figura 59: Capullo (en su interior se encuentra la prepupa) de <i>Bembix bidentata</i> Vander Linden.....	112
Figura 60: Marcado de individuos con colores para su seguimiento.....	113
Figura 61: Medición de la cabeza con el calibre digital.....	114
Figura 62: Representación de la cópula de <i>Nemka viduata</i> (Pallas).....	117
Figura 63: Cópula, en el laboratorio, de <i>Nemka viduata</i> (Pallas).....	118
Figura 64: Macho de <i>Nemka viduata</i> (Pallas) sujetando a la hembra por el cuello con sus mandíbulas.....	120
Figura 65. Distribución del tamaño (ancho de la cabeza) de los machos de <i>Nemka</i> <i>viduata</i> observado en el campo durante el apareamiento.....	122
Figura 66: Dos machos de <i>Nemka viduata</i> “intentando copular”, con la misma hembra.	123
Figura 67: Área de estudio compuesta por 4 agrupaciones de nidos de hospedadores de <i>Nemka viduata</i> (Pallas).....	135
Figura 68: Hembra de <i>N. viduata</i> acosada por 2 machos en una agrupación típica.	141
Figura 69. Distribución de actividades de <i>N. viduata</i> , machos y hembras, durante los días de julio (a), durante las horas del día (b) y relación de las actividades entre los dos sexos en los 23 cuadrados del el sitio A.....	143

Figura 70. Mapa de la zona A, en el que se muestran las 23 cuadrados (a), y los cuatro sitios (b), con los datos de recaptura para los machos con más de 5 observaciones.....	145
Figura 71: Relaciones entre la masa corporal transformada de los machos y el número transformado de sitios (a) y cuadrados (b) patrullados.....	146
Figura 72: Filogenia de los géneros considerados en este estudio.....	161
Figura 73: Reconstrucción de la forma y el tamaño de la <i>pars stridens</i> del órgano estridulador basándose en Microscopía Electrónica de Barrido (SEM) y micrografías del detalle de las estrías, en las seis especies estudiadas.....	166
Figura 74: Árbol representado por el análisis CART basado en siete variables morfológicas medidas.....	175
Figura 75: Oscilogramas (izquierda) y sonogramas correspondientes (derecha) de 0,5 segundos de estridulación realizados por las seis especies estudiadas.....	178
Figura 76: Árbol representado por el análisis CART basado en diez variables acústicas medidas.....	181

Índice de Tablas

Tabla I: Caracteres utilizados en la tipificación de las larvas maduras de Chrysididae.....	69
Tabla II. Los caracteres de las larvas maduras o prepupas de Mutillidae.....	71
Tabla III: Información disponible en la literatura sobre el comportamiento y ecología de las especies enemigos naturales encontradas en la agregación de <i>Bembix rostrata</i>	83
Tabla IV: Coeficientes de correlación entre las variables y las primeras cuatro componentes principales, obtenidas por el Análisis de Componentes Principales (PCA).....	96
Tabla V: Apareamientos observados en la Dehesa del Saler (Valencia, España)	121
Tabla VI: Valores medios de las variables asociadas con el tamaño corporal y el órgano que lleva a cabo la estridulación para las seis especies estudiadas de mutílicos.....	165
Tabla VII: Valores medios de las variables acústicas asociadas a la estridulación para las seis especies estudiadas de mutílicos.....	171
Tabla VIII: Información disponible en la literatura sobre el órgano y los patrones de estridulación en los mutílicos (hembras).	187

