

COMPORTAMIENTO DE CÓPULA DE *CENTRIS MIXTA TAMARUGALIS* (HYMENOPTERA: ANTHOPHORIDAE)¹

HAROLDO TORO¹ Y GUILLERMO RIVEROS²

RESUMEN

Se estudia el comportamiento de *Centris mixta* durante la cópula. Luego de la emergencia, las hembras son tomadas por un grupo de machos que esperan su salida; uno de ellos la toma y se aleja del grupo. El contacto genital se realiza posteriormente, sobre el suelo o sobre un árbol. Durante el apareamiento el macho emite pulsos de sonido que se corresponden con eyaculaciones. Estos sonidos fueron comparados con sonidos producidos por las hembras dentro del nido o por los individuos en proceso de calentamiento muscular. Palabras claves: Comportamiento reproductivo, producción de sonidos, Anthophoridae, *Centris*.

ABSTRACT

The sexual behavior of *Centris mixta*, during copulation, is considered in this paper. After emergence, the female is taken by a group of waiting males, one of which takes her and flies away from the group. Then, genital contact occurs on the ground or on a tree. During copulation the male emits sound pulses that correspond with ejaculations. These sounds were compared with those produced by females inside the nests and by individuals when heating up in the morning.

Key words: Reproductive behavior, sound production, Anthophoridae, *Centris*

INTRODUCCION

Este trabajo es parte de una serie sobre el comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Toro *et al.*, 1991; Chiappa y Toro, 1994; Toro *et al.*, 1996). El acercamiento de sexos se realiza en extensas áreas de nidificación en el desierto del norte de Chile. Las áreas ocupan terrenos arenosos ubicados cerca de bosques de *Prosopis*, que constituyen prácticamente la única

vegetación presente. Los machos patrullan el terreno a muy baja altura, en enormes cantidades, tratando tratando de localizar puntos de emergencia de nuevos individuos, donde eventualmente aparecerá una hembra virgen con la cual aparearse (Toro *et al.* 1991).

En general el comportamiento reproductivo tiene bastante semejanza con lo descrito por Alcock (1976, 1979, 1989) para *C. pallida* del desierto de Arizona, sin embargo difiere de manera interesante en algunos aspectos particulares del apareamiento.

Debido al recalentamiento del terreno, desde medio día hasta avanzada la tarde, la mayor parte de la actividad de acercamiento de sexos y apareamientos se realizan en la mañana, con temperaturas del suelo inferiores a 40°. La actividad cesa posteriormente y al atardecer sólo se encuentran hembras que preparan nuevos nidos. Algunas características de la conducta de apareamiento y en especial los sonidos producidos por los machos son

¹ Financiado por Proyecto Fondecyt 0644-98 y Universidad Católica de Valparaíso.

² Zoología, Univ. Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile. e-mail: htoro@ucv.cl

³ Depto. Biología, Univ. P. Ancha. Casilla 34-V; Valparaíso; e-mail: griverg@upaced.upa.cl

(Recibido: 28 de agosto de 1998. Aceptado: 7 de octubre de 1998).

estudiados en el presente trabajo y comparados con la información disponible para *C. pallida*.

MATERIALES Y METODOS

Las observaciones se realizaron en un área de nidificación, 6 km al Este de la localidad de La Tirana, Iera. Región, con vegetación abundante de *Prosopis* "tamarugos" y "algarrobos" (una descripción mas detallada de la zona se encuentra en Toro *et al.*, 1991).

El registro de sonidos se hizo con una grabadora portátil Sony, utilizando un pequeño micrófono, independiente de la grabadora. La observación directa de parejas en cópula, se realizó con ayuda de una lupa de bolsillo 10x, cuando lo permitía la proximidad de los ejemplares. En la medición del tiempo se utilizó un cronómetro Seiko.

Se analizaron y describieron físicamente las vocalizaciones mediante el software Spectra plus 4.0 a través de los espectros melódicos en los respectivos sonogramas, lo que permite mantener un registro gráfico de los parámetros físicos de los componentes de cada emisión sonora. Para las comparaciones de los repertorios sonoros se consideraran las características melódicas de los sonogramas en relación con números de notas de las distintas emisiones determinadas; tipos de notas en cuanto a su forma, modulaciones de éstas, la frecuencia de emisión (Hz) el tiempo de emisión de las notas (ms) intervalos de tiempo entre notas o grupos de notas, establecer patrones de notas característicos de la especie estudiada, la presencia de armónicos, el contexto comportamental en que se emitieron las emisiones sonoras (Riveros y Villegas, 1994).

RESULTADOS Y DISCUSION

En *C. mixta* el grupo de machos espera sobre el substrato la salida de una hembra; ellos permanecen inmóviles, con las antenas dirigidas hacia el terreno, o cambian de posición y se agreden activamente durante el cambio. A diferencia de lo observado por Alcock para *C. pallida*, los ejemplares no excavan el terreno al encuentro de la hembra. En el momento de la emergencia, a ellos se les suman otros ejemplares que patrullan el área, produciendo un aglomerado de individuos adrededor de la hembra. Desde el aglomerado se libera una pareja,

que es la que tiene éxito y logra aparearse en algún lugar alejado del grupo de machos.

En más de 100 casos registrados, nunca se observó contacto genital mientras los individuos permanecían incluidos en el aglomerado; ni siquiera entre ejemplares que habían logrado una adecuada posición relativa durante esta etapa. En este tiempo se observa que las hembras exponen el aguijón con cierta frecuencia pero no fué posible determinar algún significado de rechazo para tal comportamiento. En los machos, por lo demás, se advierte eversión de los genitales, pero no hay intentos de contacto genital, sólo se observa una fuerte competencia por ocupar una situación más ventajosa con respecto a la hembra, desplazando a otros a una ubicación más desfavorable, a través de constantes agresiones a los ejemplares vecinos, mordiéndolos o simplemente empujándolos.

La cópula se realiza alejada del aglomerado y generalmente también a distancia del sitio de emergencia. La pareja vuela con lentitud apartándose de la masa activa de machos; llegando hasta las ramas bajas de los árboles cuando estos existen en la vecindad, o simplemente sobre el substrato, en las áreas abiertas. En horas más bien tempranas, cuando hay escasos ejemplares incorporados al patrullaje, el apareamiento suele ocurrir en la misma zona de emergencia o en lugar muy próximo.

El agarre de las mandíbulas del macho sobre el protórax de la hembra parece ser factor importante para escapar del aglomerado; la pareja constituye así una unidad formando una especie de cuña, que facilita el deslizamiento entre los demás machos; éstos, por su parte, para lograr una mejor posición con respecto a la hembra, se desplazan constantemente, lo que también facilita la salida de la pareja. Los machos que no tienen una posición adecuada son más fácilmente desalojados, por presentar más resistencia al desplazamiento o por tratar de cambiarse a otra ubicación.

Las relaciones de temperatura, hora del día y número de parejas en cópula observadas en los árboles se aprecian en la figura 1.

Se observa que la actividad de apareamiento comienza después de las 9:00 hrs, con una temperatura cercana a los 18°; excepcionalmente se registraron apareamientos más tempranos, Estos por lo general no son exitosos, ya que las parejas se encuentran muy expuestas a la depredación por

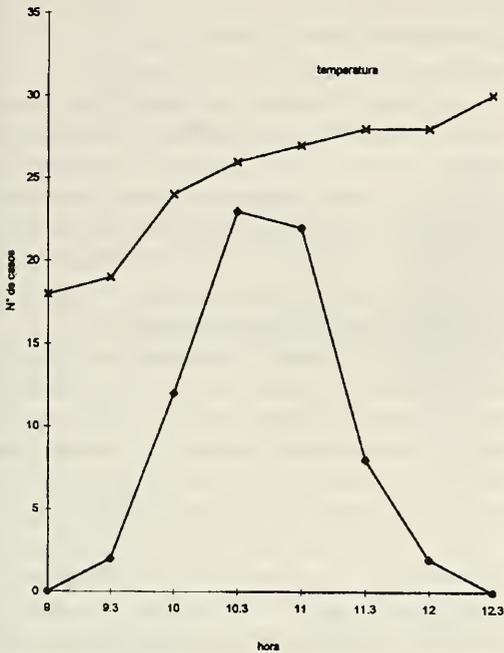


Figura 1. Relación entre el número de ejemplares en cópula observados y la temperatura tomada a la sombra.

aves. La falta de machos patrullando y de aglomerados disponibles en el área, obligan a las aves insectívoras a practicar una muy cuidadosa búsqueda por alimento, lo que reduce las posibilidades de sobrevivencia de parejas.

La curva de frecuencia de apareamientos coincide con la curva de frecuencias de emergencia de hembras, con un acentuado peak entre las 10 a 11:30 hrs., que acumula en ambos casos más de 90% del total de casos observados. La concordancia se ajusta en un sistema de cópula única, como comportamiento normal para las hembras, realizada en el momento de su emergencia y, a una notable eficiencia de los machos para detectarlas en ese mismo momento.

El apareamiento único puede tener varias ventajas en un medio tan selectivo como es el desierto en cuanto a, dejar más tiempo libre a las hembras para forrajeo, construcción y abastecimiento del nido; para los machos existen ventajas en la ubicación de hembras receptoras dentro de un espacio reducido, como es el área de nidos.

El vuelo en punto fijo realizado por algunos machos, citado para *C. pallida*, como una estrategia alternativa de espera de hembras (Alcock, 1976, 1979), aunque fué también observado en *C. mixta*, no pudo ser confirmado en cuanto a estrategia con objetivo de apareamiento; en experiencias realizadas con liberación de hembras vírgenes o presentación de ejemplares atados con un fino hilo de manera que pudieran volar, no hubo vuelos indicadoras de una estrategia sino de persecución accidental (Toro *et al.*, 1991).

Para las hembras en vuelo, que no hayan sido fecundadas en su emergencia, lo que es una situación muy poco probable dada la enorme cantidad de machos en el área, se plantean las siguientes posibilidades de apareamiento: -durante el forrajeo, -por machos volando en puntos fijos o -durante la excavación de nidos; las dos primeras no fueron observadas por nosotros, en cambio se registró, en una oportunidad, apareamiento a la llegada al nido y, numerosos intentos no exitosos de los machos por aparearse en esas mismas circunstancias. Ninguna de las hembras participantes fueron marcadas, por lo que no tenemos información de su condición de virgen o de hembra fecundada. Cópulas múltiples, con hembras viejas o dañadas, son relativamente frecuentes y terminan, por lo general, con muerte de la hembra involucrada. Es interesante también observar que los apareamientos se realizan dentro de un margen de temperatura más bien estrecho, considerando las fluctuaciones diarias en la zona; el 95% de los casos ocurre entre 24° a 28°C, temperatura medida en el aire y a la sombra. El factor más limitante tanto para la emergencia de hembras vírgenes como para el encuentro de ejemplares, parece corresponder a las elevadas temperaturas del suelo, que suben desde los 38°C al sol a las 10.00 hrs. hasta llegar a los 60°C a las 13:00 hrs.

La mayor parte de las cópulas, esto es alrededor del 70% de los casos dura alrededor de 40 seg ($X=38,6 \pm 19,3$ seg) (Figura 2); el periodo es notablemente más corto que lo registrado para *C. pallida*, para la que se ha indicado una media de 218,8 seg.; la duración parece independiente de los factores temperatura del aire y hora.

Los tiempos muy reducidos que se observan en el gráfico, inferiores a 10 seg., corresponden a uniones homosexuales o apareamientos interrumpidos por acción mecánica del medio, por

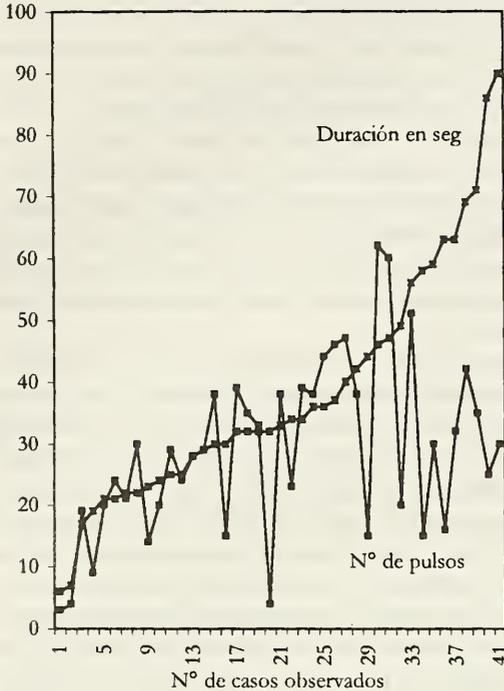


Figura 2. Relación entre la duración del apareamiento y el número de pulsos de sonidos en distintos ejemplares.

ejemplo una rama que presiona a la pareja al ser movida por el viento, o a la presencia del observador.

Apareamientos entre individuos del mismo sexo también han sido señalados para *C. pallida* por Alcock (Alcock y Buchmann, 1985). Su ocurrencia en *C. mixta* es más frecuente cercano a medio día y se produce por lo general, en una de las siguientes circunstancias: -cuando el emergente es un macho, lo que corresponde a una situación poco frecuente, teniendo en cuenta que la emergencia de los machos tiene su máximo peak alrededor de las 9:30 hrs., pero existe algún solapamiento entre 10 a 11 hrs. (Toro *et al.*, 1991) que es el que provoca el problema o, -cuando se han formado grandes aglomerados alrededor de alguna de las escasas hembras de emergencia tardía, próximo de las 12 hrs.; en esta situación no es raro que el aglomerado se divida quedando una parte formado sólo por machos y es esta última la puede originar una pareja homosexual.

En la cópula de ejemplares del mismo sexo, se ha observado inserción del aedeagus, como en las

heterosexuales, pero el período de unión es breve, el número de pulsos de sonido escaso y, pronto el macho que monta libera al otro ejemplar.

Los pulsos de sonido, producidos por *Centris mixta*, constituyen un carácter interesante para el grupo. El sonido fue grabado y analizado en relación a 3 comportamientos distintos: -durante la vibración de calentamiento muscular antes de iniciar el vuelo, -durante el trabajo de excavación y limpieza de celdillas realizado por las hembras y -por los machos durante el apareamiento.

El sonido en relación a calentamiento muscular, se registró en la mañana, en ejemplares durmiendo en los túneles de nidificación; al ser expuestos durante la excavación, iluminados y estimulados mueven el abdomen y hacen una vibración alar claramente audible (fig. 3), antes de emprender el vuelo. Esta emisión sonora se caracteriza físicamente por ser un sonido continuo con pequeñas modulaciones con un número de 20 armónicos dentro de los cuales el armónico fundamental (250 Hz) se encuentra ausente concentrándose la energía entre los armónicos H12 y H17 coincidiendo con la franja de frecuencia que oscila entre los 3000 Hz y 4250 Hz. La duración de este sonido es irregular dependiendo de cuanto dura el movimiento alar.

El sonido producido por las hembras, dentro de los túneles, se advierte claramente en la tarde, cuando las hembras excavan y limpian los túneles y celdillas que serán abastecidas en el día siguiente. El sonido no es constante sino ocasional y responde aparentemente a algún problema o dificultad que ella encuentra en la excavación. No fue posible determinar la naturaleza exacta del problema por estar bajo el substrato. Desde el punto de vista del análisis físico podemos caracterizarlo como una emisión sonora estereotipada por presentar notas bien definidas con una duración de 1,3 a 2,1 segundos que se repiten a intervalos de 300 ms, presentan armónicos, teniendo el fundamental una frecuencia de 480 Hz, concentrándose la energía de emisión dentro del rango de frecuencia desde los 3000 a 4500 Hz, correspondiendo a los armónicos H3 al H7 (Fig. 4).

Los sonidos producidos por los machos durante la cópula, corresponden a emisiones discretas, con una media de 29.9 (14.1 por cópula dentro de un rango de 3 a 60 en 41 casos observados). A nivel poblacional la correlación entre tiempo de duración de la cópula y nº de pulsos es baja = 0.34 (Fig. 2).

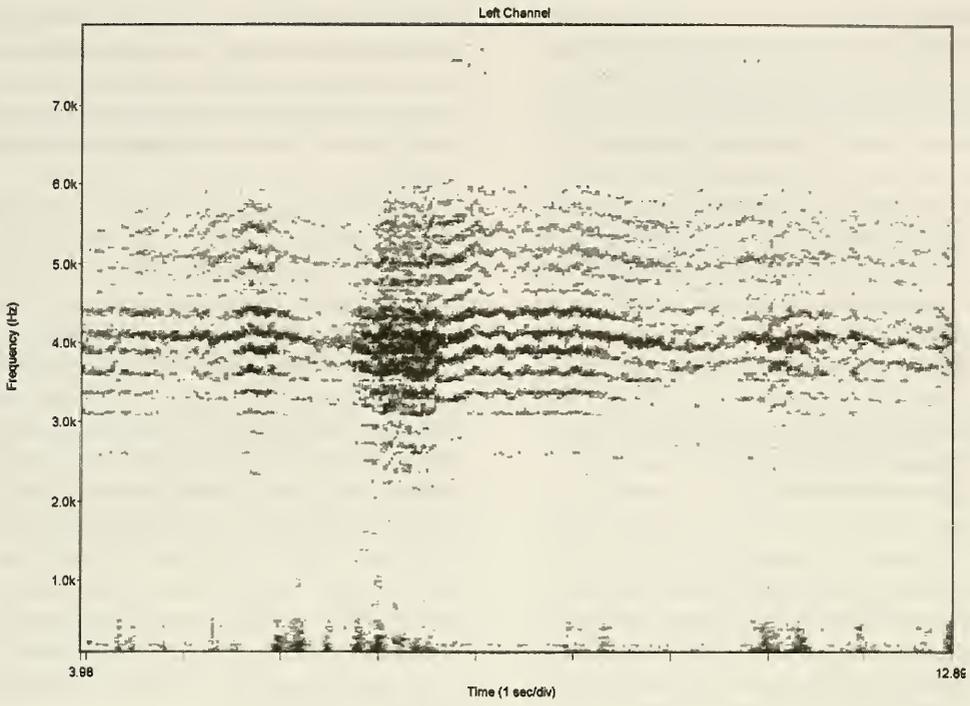


Figura 3. Sonido emitido por machos en relación a elevación de temperatura corporal.

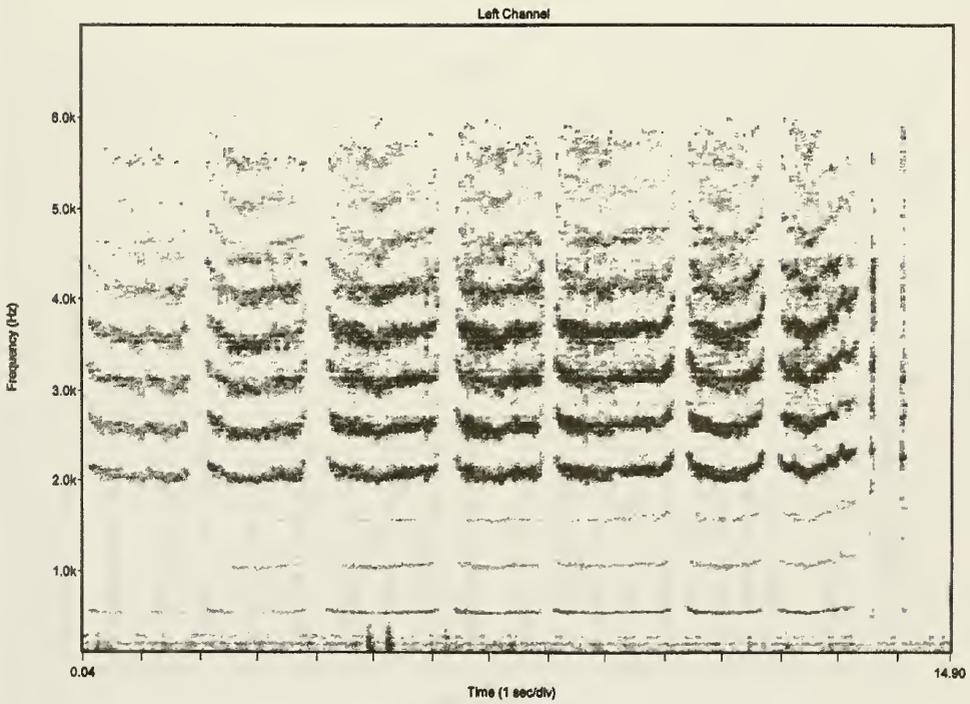


Figura 4. Sonido emitido por las hembras durante la excavación o limpieza del nido.

Durante la emisión de estos sonidos hay un aumento de los intervalos de tiempo entre las notas emitidas a medida de avanza la cópula, haciéndose mas distanciados hacia el final del apareamiento. Si observamos la Fig. 5 podemos evidenciar que esta emisión esta conformada por notas que presentan características similares de frecuencia con un fundamental modulado descendentemente entre los 280 y 170 Hz en un tiempo que varía entre 160 y 230 milisegundos (ms), además presentan dos armónicos H2 y H3 concentrándose la energía de emisión entre el fundamental y H1, estas notas se emiten a intervalos de tiempo entre 160 ms y 740 ms, siendo mas estrechos entre los primeros pulsos y mas separados en los últimos.

En dos observaciones realizadas, contra el sol y con lupa de bolsillo 10x, se tuvo oportunidad de conocer la relacion del sonido con el mecanismo de cópula. Gracias a una delgada rama interpuesta entre el abdomen del macho y la hembra, de manera que nó fué posible la penetración del aedeagus, se pudo registrar la salida de una pequena gota de líquido seminal desde el macho, concordante con cada pulso de sonido. La posición contra el sol,

fué factor importante en el registro de las gotas, ya que debido a su escaso volumen habrían pasado desapercibidas contra un fondo obscuro. Las observaciones fueron de corta duración, equivalente a 4 y 6 pulsos, y las parejas se separaron posteriormente.

La relación de pulsos de sonido - eyaculación permite entender mejor: - la disminución de frecuencia de pulsos hacia el término de la cópula, a nivel individual, pensando en que hay reducción del líquido seminal disponible en esa oportunidad. - el escaso número de pulsos en apareamientos no exitosos como el que ocurre entre dos machos, posiblemente por falta de un ajuste mecánico adecuado que evita mayor pérdida de gametos. - un número variable de pulsos dentro de un mismo tiempo de apareamiento o en períodos básicamente semejantes a nivel poblacional. En este último caso pensamos que un bajo número de pulsos puede corresponder a un macho viejo o a uno que ha tenido un apareamiento previo poco tiempo antes; lo anterior también explica la baja correlación con duración de la cópula.

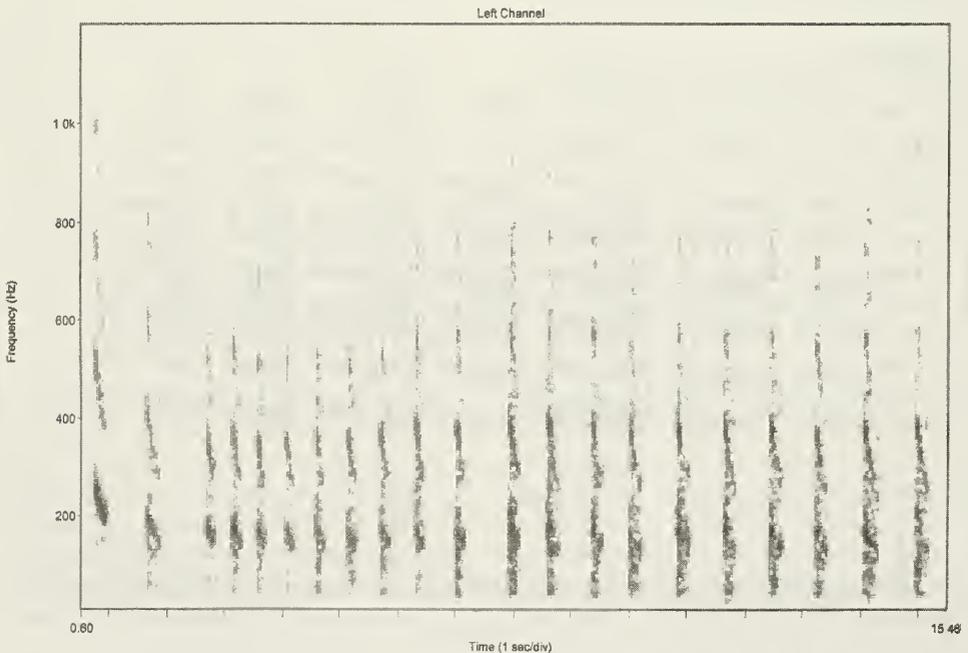


Figura 5. Sonido emitido por los machos durante la cópula.

Los sonidos de cópula han sido descritos también para *C. pallida* (Alcock, 1985) e interpretados como una clase de impronta, que produciría una especie de inhibición en las hembras para aceptar nuevas cópulas. Esta hipótesis no parece justificarse en *C. mixta*, donde los pulsos están claramente relacionados con esfuerzo reproductivo.

LITERATURA CITADA

- ALCOCK, J. 1976. The social organization of male populations of *Centris pallida* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Psyche*, 83(2): 121-131.
- ALCOCK, J. 1979. The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in same bees and wasps. En: *Sexual Selection and reproductive competition in Insects*. pp. 381-402. Blum y Blum Eds., Acad. Press, New York.
- ALCOCK, J. 1989. Freedom fighters. *Natural History*, 3: 68-74.
- ALCOCK, J. Y S. BUCHMANN. 1985. The significance of post-insemination display by male *Centris pallida* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Z. Tierpsychol.*, 68: 231-243.
- CHIAPPA, E. Y H. TORO. 1994. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). II Parte, Nidificación y estados inmaduros. *Rev. Chilena Ent.* 21: 99-115.
- RIVEROS G. Y N. VILLEGAS. 1994. Análisis taxómico de las subespecies chilenas de *Scytalopus magellanicus* (Fam. Rhinocryptidae, Aves) a través de sus cantos. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso*, 22: 91-101.
- TORO, H., E. CHIAPPA, L. RUZ Y V. CABEZAS. 1991. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). I Parte. *Acta Ent. Chilena*, 16: 97-112.
- TORO, H., S. ELÓRTEGUI Y E. CHIAPPA. 1996. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). III Parte. Depredación por lagartos (Iguanidae). *Acta Ent. Chilena*, 20: 7-11