

## Artículo Científico

**Descripción de los estados inmaduros de *Colletes musculus* Friese (Hymenoptera: Colletidae), con notas ecológicas y biológicas**

Description of immature stages of *Colletes musculus* Friese (Hymenoptera: Colletidae), with ecological and biological notes

Elizabeth Chiappa<sup>1</sup>, Héctor Araya<sup>1</sup>, Víctor Mandujano<sup>1</sup> y Edoardo Tosti-Croce<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universidad de Playa Ancha, Facultad de Ciencias Exactas, Departamento de Biología, Avda. Leopoldo Carvallo 270, Playa Ancha, Valparaíso, Chile. E-mail: echiappa@vtr.net (ECHT), bio.hector.a@gmail.com (HAA), vmandujanobaeza@gmail.com (VMB).

<sup>2</sup> Universidad de La Frontera, Facultad de Medicina, Departamento de Ciencias Básicas, Avda. Francisco Salazar 01145, Temuco, Chile. E-mail: etosti@gmail.com (ETC).

ZooBank: urn:lsid:zoobank.org:pub:5939D312-AE28-417E-B6DC-CFF4E4C2D6CD

**Resumen.** Se describe el capullo, la larva y pupa de *Colletes musculus* Friese, 1910 (Hymenoptera: Colletidae). Adicionalmente, se reportan otros himenópteros simpátricos, así como la vegetación asociada al área de nidificación ubicada en la costa de la Región de La Araucanía, Chile. Se presentan comparaciones con datos publicados sobre las larvas y pupas de otras especies de Colletidae.

**Palabras clave:** Apoidea, Colletini, estados inmaduros, biología de abeja solitaria, Chile.

**Abstract.** The cocoon, the larva and pupa of *Colletes musculus* Friese, 1910 (Hymenoptera: Colletidae) are described. Additionally, other sympatric hymenopterous are reported, as well as the vegetation associated with the nesting area located on the coast of the Araucanía Region, Chile. Comparisons with published data on the larvae and pupae of other Colletidae species are presented.

**Key words:** Apoidea, Colletini, immature states, biology of solitary bee, Chile.

---

## Introducción

En la última lista publicada de abejas de Chile, Montalva y Ruz (2010) reconocieron 148 especies chilenas de Colletidae, familia muy diversificada que presenta gran endemismo en el país (83%). De las especies dadas para Chile, 43 de ellas pertenecen a la subfamilia Colletinae. Entre los géneros con mayor riqueza específica se encuentra *Colletes* Latreille, ampliamente distribuido en Sudamérica (Michener 2007) y estando presente en diversos ecosistemas y provincias biogeográficas a lo largo de Chile. De las 27 especies de *Colletes* registradas en Chile (Montalva y Ruz 2010), sólo se han publicado datos de estados inmaduros de tres especies: en forma muy general, las larvas de *C. araucariae* Friese, 1910 (Claude-Joseph 1926; Michener 1953; McGinley 1981), de forma superficial, la pupa de *C. cognatus* Spinola, 1851 en un contexto comparativo con otras pupas de Colletidae (Michener 1954; Torchio y Burwell 1987) y el huevo, larva y la arquitectura del nido de *C. atacamensis* Janvier, 1955 (Janvier 1955).

---

Recibido 15 Enero 2018 / Aceptado 16 Abril 2018 / Publicado online 11 Mayo 2018

Editor Responsable: Felipe Vivallo.

Según Almeida (2008), los collétidos pueden clasificarse en dos categorías de acuerdo al tipo de nidificación: los que lo hacen en el suelo y los que construyen nidos en sustratos de madera. Las especies de *Colletes* presentes en Chile cuyos nidos han sido estudiados indican que lo construyen en el suelo y de forma independiente, aunque algunas de ellas pueden nidificar en agregaciones (Claude-Joseph 1926).

El nido de *Colletes musculus* Friese, 1910, fue descrito por Claude-Joseph (1926) junto a los nidos de otras cinco especies de *Colletes* chilenas (*C. araucariae* Friese, 1910, *C. bicolor* Smith, 1879, *C. cyanescens* (Haliday, 1836), *C. seminitidus* Spinola, 1851 y *C. lucens* Vachal, 1909). Además del nido que Joseph (1926) identificó como perteneciente a *C. ciliatus*, de distribución y taxonomía muy controvertidas, una especie sudamericana no presente en nuestro país según Montalva y Ruz (2010), nominada como *C. biciliatus* por Cockerell (1918) por problema de homonimia.

Claude-Joseph (1926) dibujó el cuerpo de las larvas y la cabeza de *C. ciliatus*, *C. araucariae* y *C. laticeps*, sin embargo no hay descripción ni detalles de estos inmaduros, lo que demuestra la pobreza de las observaciones realizadas en Chile sobre los estados juveniles del género *Colletes*.

De acuerdo a lo anterior, no existe aún descripción de los estados inmaduros de *C. musculus*, especie que tampoco fue considerada en el estudio comparativo de las larvas de himenópteros de Michener (1953), ni en el estudio fenético de las larvas maduras de los apoideos realizado por McGinley (1989).

En este estudio se describen los estados inmaduros, la arquitectura del nido y del área de nidificación de *Colletes musculus*, proporcionando datos ecológicos y biológicos de esta especie. El conocimiento de este tipo de información es importante debido a que los estudios biológicos sobre las abejas nativas de Chile son escasos y pueden significar aportes necesarios para aclarar problemas taxonómicos y sistemáticos, complementando los datos morfológicos y/o de estudio molecular (McGinley 1989; Carpenter y Wheeler 1999).

## Materiales y Métodos

El estudio se realizó en un área de nidificación encontrada el 7 de noviembre de 2014 en el sector de Puaucho, al sur de Puerto Saavedra, en el borde costero del Lago Budi (38°56'S-73°20'O), Región de La Araucanía, Chile. El área de nidificación de aproximadamente 20 x 5 metros, se encontró en una terraza marina situada entre 10 y 12 msnm bordeando la playa, en suelo arenoso rodeado por escasa vegetación compuesta por plantas de baja altura, características del matorral costero del sur de Chile (Fig. 1).

Las visitas al área de nidificación se realizaron los días 7, 29 y 30 de noviembre del 2014 entre las 10:00 y 16:00 hrs., observando la conducta reproductiva de los adultos. Las excavaciones para la obtención de células fueron realizadas el 15 de enero del 2015 una vez que la actividad de los adultos ya había disminuido. En la oportunidad se midieron las galerías desde la entrada hasta donde se encontraban las celdas y se tomó la temperatura a la profundidad donde se ubicaban las celdas. El 2 de octubre del mismo año fue realizada otra visita al área de nidificación, encontrándose pocos individuos en la zona. Los días 18 y 28 de octubre fue observada gran actividad de adultos, mientras que en los días 8, 13 y 14 de noviembre, en el pico del período reproductivo, se realizaron filmaciones sobre la cópula. Finalmente, el 15 de febrero de 2016 se colectaron pupas.

La recolección de adultos se realizó con red entomológica, sacrificándolos en una cámara letal con gas de cianuro de potasio. Las larvas y pupas extraídas de los nidos fueron colocadas en frascos con solución de Kahle, líquido utilizado normalmente en la conservación de larvas (Michener 1953, 1954), para posteriormente ser trasladadas al laboratorio.

Fueron examinadas 28 larvas y 8 pupas. La descripción se realizó en base a larvas postdefecantes. La cabeza, piezas bucales y espiráculos de las larvas fueron disectados y aclarados con KOH en frío al 5%, durante 48 hrs.; posteriormente fueron transferidas a alcohol etílico al 70% para su conservación definitiva.

Los estados inmaduros fueron fotografiados con una cámara digital Tucsén y lupa estereoscópica Olympus SZ61. Las imágenes obtenidas fueron procesadas con el software TSVIEW7.

Las estructuras somáticas de las larvas fueron medidas en las fotografías tomadas por la cámara digital Tucsén. El largo de la cabeza fue considerado desde el vértex hasta el borde distal del clípeo y el ancho máximo a la altura de los ojos. Además se midieron las distancias intertegulares en las pupas y las dimensiones de 14 capullos.

Los espiráculos removidos fueron observados y fotografiados con un microscopio Nikon optiphot. Posteriormente fueron observados en portaobjetos cóncavos con glicerina. Para visualizar las suturas externas de las muestras, se agregó fucsina como tinción superficial. Los esquemas fueron elaborados a partir de las fotografías, utilizando Adobe Photoshop cs6® y herramientas de vectorizado.

Fueron comparadas las estructuras somáticas de las pupas, principalmente pelos, espinas y proyecciones cuticulares no presentes en el adulto de la especie en estudio, con las características descritas en los trabajos sobre inmaduros de Colletidae (Michener 1954; Torchio y Burwell 1987). La nomenclatura utilizada es la propuesta por Michener (1953, 1954), teniendo en cuenta la implementada posteriormente por Torchio y Torchio (1975), McGinley (1981) y Rozen (1984).

Los otros himenópteros encontrados en la zona fueron identificados por E. Chiappa y L. Ruz utilizando como referencia las colecciones de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso y el Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Chile. Los ejemplares adultos e inmaduros de *C. musculus* se encuentran depositados en el Laboratorio de Entomología de la Universidad de Playa Ancha, Valparaíso, Chile. Las especies vegetales fueron identificadas por R. Villaseñor, botánico de la Universidad de Playa Ancha.

## Resultados

**Flora y fauna asociada al área de nidificación.** El área de nidificación se encuentra próxima del borde de una terraza en proceso de derrumbe (costa en regresión). La vegetación del área no es muy diversa, encontrándose las especies listadas en la tabla 1.

**Tabla 1.** Especies vegetales con flores presentes en la zona de nidificación durante el período de actividad de *Colletes musculus*.

Orden/Especie	Familia	Orden/Especie	Familia
<b>FABALES</b>		<b>ERICALES</b>	
<i>Lupinus arboreus</i> Sims.	Fabaceae	<i>Gaultheria mucronata</i> (L.f.) Hook. & Arn.	Ericaceae
<i>Trifolium repens</i> L.	Fabaceae	<i>Empetrum rubrum</i> Vahl ex Willd.	Empetraceae
<b>LILIALES</b>		<b>MYRTALES</b>	
<i>Libertia chilensis</i> (Mol) Gunckel	Iridaceae	<i>Oenothera</i> spp.	Onagraceae
<b>ASTERALES</b>		<b>ROSALES</b>	
<i>Hypochaeris radicata</i> L. <i>Senecio</i> spp.	Asteraceae Asteraceae	<i>Rubus constrictus</i> Mueller et Lef	Rosaceae
<b>MALPIGHIALES</b>		<b>CARYOPHYLIALES</b>	
<i>Euphorbia</i> spp.	Euphorbaceae	<i>Chorizanthe paniculata</i> Benth.	Poligonaceae

A inicios de octubre se encontraron pocos machos volando en el área de nidificación, por lo que es posible que presenten una breve protandria como ocurre en otras abejas (Emlem y Oring 1977; Barrows 1978; Chiappa *et al.* 2005). En noviembre, durante el pico de cantidad de adultos, se pudieron registrar las conductas reproductivas. A fines de diciembre y durante la visita de enero se encontraron celdas, larvas y pupas al excavar los nidos, no registrándose actividad de adultos en el lugar.

De acuerdo a las fechas de recolección de los diferentes estados de desarrollo de la especie en estudio, se sugiere que la actividad reproductiva de *Colletes musculus* comienza en octubre. A principios de noviembre ocurren las cópulas, los huevos y larvas se desarrollan en sus celdas entre diciembre y enero, las pupas pasan el invierno en diapausa y los nuevos adultos emergen a mediados de octubre y en noviembre (tabla 2).

**Tabla 2.** Propuesta de ciclo biológico para *Colletes musculus* en relación a los estados de desarrollo encontrados en los muestreos realizados entre 2014 y 2016.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Huevos y larvas (desarrollo)												
Pupa (diapausa)												
Adultos (emergencia y reproducción)												

Los adultos activos se presentaban en el área de nidificación por cerca de cuatro horas durante el día, entre las 10:30 y 14:30 horas, momento en que aumentaba la velocidad del viento.

En la misma área se encontraron adultos de otras especies de Hymenoptera: cleptoparásitos, como *Isepeolus luctuosus* (Spinola, 1851), más abundantes en enero que en diciembre, además de un ejemplar de Chrysididae y uno de *Sphecodes chilensis* Spinola, 1851. Predadores de la familia Sphecidae, como *Cerceris cordillera* Pérez y Toro, 1973 y *Astata chilensis* de Saussure, 1854, así como también ejemplares de Pompilidae. Adicionalmente, también fue observado un ejemplar de *Spinoliella maculata* (Spinola, 1851) (Andrenidae) (tabla 3). Los cleptoparásitos se encontraron sólo en estado adulto y ninguno de los capullos de *Colletes musculus* recolectados tenía señales de haber sido atacado.

**Tabla 3.** Determinación y cantidad de especies de Hymenoptera en el área de nidificación con fecha de recolección.

	<i>Colletes musculus</i>	<i>Sphecodes chilensis</i>	<i>Isepeolus luctuosus</i>	Pompilidae sp.	<i>Cerceris cordillera</i>	<i>Astata chilensis</i>	Sphecidae sp. 1	Chrysididae sp.	larvas de <i>C. musculus</i>	<i>Spinoliella maculata</i>
29/11/2014	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0
30/11/2014	12	0	0	2	0	0	0	0	3	0
15/01/2015	0	1	9	0	10	3	1	1	25	1
TOTAL	14	1	10	4	10	3	1	1	28	1

**Nido.** El nido de *Colletes musculus* fue descrito por Claude-Joseph (1926), y coincidimos con este autor en que la especie construye los nidos en arena, suelo deleznable y de débil cohesión, motivo por el que fue imposible excavar un nido completo. Sin embargo, observamos que hay una sola celda por galería, cuya sección cilíndrica es variable. Esto difiere de lo que describe ese autor, quien al ilustrar el nido de esta especie, dibuja galerías diversificadas

a lo largo de la galería principal y una o dos celdas al final de cada galería secundaria o principal. Los nidos estudiados no presentan tumulus y se encuentran dispersos en el área de nidificación sin ninguna regularidad, aunque se pudo observar mayor densidad en ciertos lugares. La galería principal corre algo inclinada relativa a la superficie del suelo, con profundidad promedio: 12 cm (n = 9; rango = 4-17 cm), a diferencia de lo descrito para otras especies de *Colletes* con nidos más profundos y con túneles prácticamente verticales (Rozen y Favreau 1968; Batra 1980). La temperatura de las celdas presenta un promedio de 18°C (rango = 16-20° C).

**Capullos.** Se ha sugerido que la capa que tapiza la celda de las abejas está relacionada con los hábitos de alimentación con polen, ya que muy pocas especies no la construyen (Michener 1964, 2007). En el caso de *Colletes*, las abejas tapizan sólo las celdas y no las galerías (Batra 1980; Almeida 2008).

Las capas secretadas por las hembras de Colletidae y adheridas a los capullos son un carácter exclusivo que ha sido considerado una sinapomorfía de la familia (Almeida 2008). *Colletes musculus* no escapa a este modelo y también construye los capullos con este material semejante a celofán, secretado por las glándulas de Dufour y aplicándolo con su lengua bilobulada característica (Batra 1980; Almeida 2008). Varios autores han descifrado la composición química de esta secreción a la que se le ha llamado "laminester" por la presencia de poliésteres de alto peso molecular (Hefetz *et al.* 1979; Albans *et al.* 1980; Cane 1981). Incluso se ha descrito el proceso de aplicación de la secreción en la celda, pero todavía no se sabe cómo se realiza la polimerización de esta capa (Batra 1980).

En el caso de *C. musculus*, encontramos al menos dos capas: 1) la más externa en contacto con la celda, transparente, rugosa, delgada, en cierta medida reflectante e impermeable y que envuelve todo el capullo (n = 25), y bajo ella 2) una capa oscura más gruesa, de aspecto brillante y cerosa en su cara interna. Una única larva que ya había muerto antes de la recolección tenía esta capa interna muy delgada y ausente en algunas áreas.

Tanto el color como las medidas de los capullos fueron muy diversos, de forma ovalada, con base convexa, mayor diámetro en su parte media y un opérculo presente bastante inclinado (Fig. 3). La variación del color se debe probablemente a la acción química de la solución de Kahle, la cual pudo haber afectado los componentes químicos que producen el color. Por otro lado, el transporte al laboratorio pudo afectar las dimensiones estructurales de los capullos a través de procesos mecánicos. Sin embargo, el patrón ovalado es una constante (tabla 4; Figs. 4 a, b y c).

**Tabla 4.** Tamaños promedio de los capullos de *Colletes musculus*.

n =14	Largo mínimo	Largo máximo	Ancho basal	Ancho medio	Ancho apical
Promedio (mm)	9,7	12,56	4,9	6,5	6,57
Rango (mm)	8,07-10,55	11,0-14,36	4,03-5,85	6,13-8,0	5,17-8,03

**Estado larvales.** Se encontraron 28 larvas, 18 predefecantes y 10 postdefecantes. En ambos instares, la larva presenta una posición característica dentro de la celdilla, es decir, cuerpo curvado, con la cabeza dentro de la curva interna del cuerpo y en dirección cabeza/opérculo, ano/base (n = 27). Excepcionalmente, una larva se encontró en posición invertida y las características descritas para el opérculo, como se observa en la Fig. 2, se encontraban en la base de la celda, por lo que sugerimos una relación entre la forma y características del opérculo con la posición de la larva.

**Larva postdefecante.** Largo promedio: 11 mm (rango = 9,2-12,7; n = 9). Robusta, alargada, de color blanquecino, con tegumento liso y sin espículas. En varias de ellas se observa

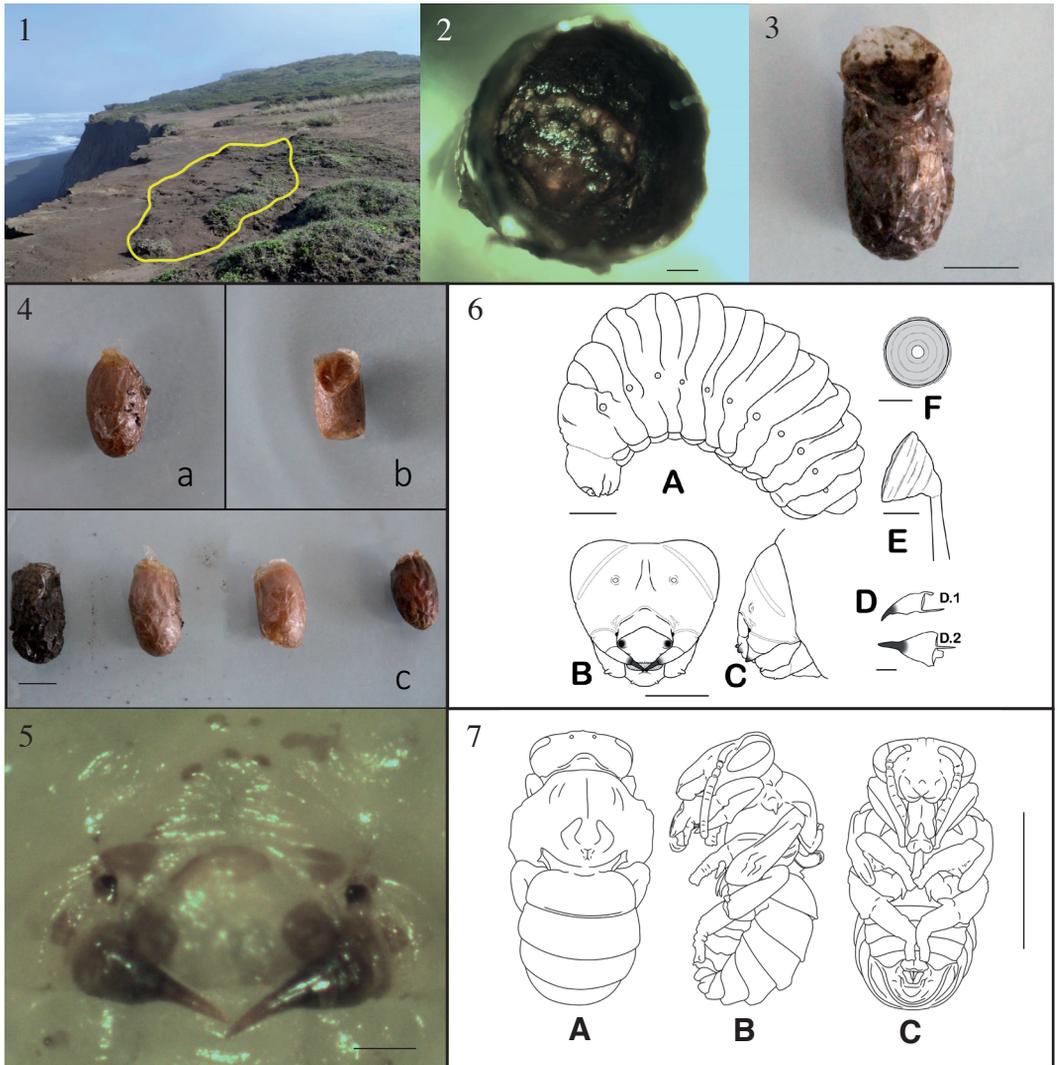
el dorso comprimido por el contacto con la celda ( $n = 10$ ). Dorsalmente, presentan una marcada bilobulación, los segmentos están divididos en dos anillos, uno cefálico poco prominente y un anillo anal más desarrollado (Fig. 6). Cabeza muy pequeña, sin pelos, aproximadamente triangular en vista frontal, más ancha que larga (relación 1,5: 1). Vértex redondeado, no proyectado en vista lateral, levemente hendido en la zona central. Bandas parietales largas, poco marcadas. Papila antenal débilmente desarrollada, circular, con 2 sensillas en el ápice. Área frontal no proyectada en vista lateral. Cabeza esclerosada en la zona de la sutura hipostomal. Tubérculos labrales y apodemas mandibulares. Mandíbulas con el patrón general de los Colletidae (Michener 1953), sin cúspide, y con el extremo apical muy esclerosadas y agudas, presentando pequeños dientes aserrados en el borde interno (Figs. 5, 6D). Es de notar que hay gran variabilidad en la esclerotización general de la cabeza, principalmente en el área del labro y el clípeo. Sobre el labro, que presenta forma triangular, se ven claramente los grandes tubérculos labrales (Fig. 6B). Clípeo liso, sin pilosidad, con una línea central y sutura epistomal completa en ángulo abierto. Impresiones tentoriales anteriores marcadas y esclerosadas, el tentorio cuenta con brazo transversal y dos brazos anteriores completamente unidos. Labro triangular, sin estrías, con pelos muy cortos en la mitad distal, no sobresaliente en vista lateral, con dos tubérculos ubicados submarginalmente, muy prominentes y esclerosados que presentan espículas en la superficie. El borde distal del labro aserrado con tres tubérculos: uno medio y uno en cada extremo. Maxilas no esclerosadas con palpo maxilar de extremo distal redondeado, muy prominente, sin espículas ni pilosidad. Labio suavemente proyectado hacia adelante en vista lateral, dividido en prementón y postmentón, con palpos muy prominentes, poco más largos que los maxilares. Hipofaringe redondeada, espiculada, con hendidura salival transversa, sin bordes (Fig. 6B). Espiráculos. Ubicados bajo la línea media, no sobresalientes, ligeramente esclerosados, con amplio peritrema. Atrio subtriangular, subatrio no claramente separado, con cuatro engrosamientos paralelos a la abertura que no presentan espículas. El más cercano a la abertura traqueal es más grueso y corresponde al collar de la tráquea (Figs. 6E-F). Ano. Se presenta como una hendidura transversal situada ligeramente hacia la mitad dorsal del segmento anal. Zona vecina con ligera puntuación y ligera esclerotización, por lo que se observa más oscura.

**Larva predefecante.** Cuerpo turgente, línea intersegmental y los anillos cefálico y caudal menos marcados que en estado prepupal. Caracteres de la cabeza, mandíbula y espiráculos semejantes a la larva postdefecante, pero en general menos esclerosados, aunque hay gran variabilidad en la esclerotización de la cabeza. Prominencia antenal escasamente desarrollada, sutura epistomal menos marcada que en la larva tardía.

**Pupas.** Las pupas en ápidos son raras y difíciles de encontrar (Torchio y Burwell 1987), debido a la corta duración de este estado. En el caso de *Colletes musculus*, las pupas se encontraron en el mismo momento en que había larvas en celdas de otros nidos. En febrero se encontraron 8 pupas, 5 de ellas muy pigmentadas, es decir, en avanzado estado de desarrollo (3♀, 2♂), y 3 sin pigmentación (2♂, 1♀), lo que hace inferir que la especie pasa el invierno en diapausa durante este estado (tabla 2).

Los estudios realizados por Michener (1954) y Torchio y Burwell (1987), son los únicos que aportan información sobre morfología pupal en Colletidae. Siguiendo a estos autores, comparativamente, la pupa de *C. musculus* presenta los siguientes caracteres (tabla 6): ausencia de tubérculos en el vértex, frente y escapo, semejante a lo que ocurre en otras especies de Colletidae estudiadas por Michener (1954). Tubérculos labrales presentes, protuberantes, con escasos pelos cortos en la superficie entre rugosidades de color oscuro. Ángulos laterales y posteriores del pronoto proyectados en forma de espina. Mesoescuto sin tubérculos, mesoescutelo con un par de tubérculos posteriores cortos, dirigidos hacia adelante terminando en una forma redondeada. Metanoto con tubérculo medio triangular terminado en espina posteriormente. Tégula con tubérculo, alas con pequeño

tubérculo medio, ambos terminados en espina. Sin pelos en el mesoescuto, mesoescutelo ni en los tergos. Primer tergo sin espículas. Coxas, trocánteres y fémures de los tres pares de patas con largas espinas terminales. Tibia posterior con espina basal y espina externa en el ápice (Figs. 7A, B, C).



**Figuras 1-7.** 1. Zona de nidificación de *Colletes musculus* en Puaucho, Región de La Araucanía, Chile. 2. Corte transversal del capullo de *Colletes musculus*, vista interna del opérculo con gran cantidad de rugosidades, depresiones casi circulares más finas y transparentes. Escala: 1 mm. 3. Capullo de *Colletes musculus* cubierto por una capa que se proyecta por sobre el opérculo con bordes irregulares. Escala: 5 mm. 4. Capullos de *Colletes musculus*: a) Lado más curvo del capullo refleja la zona de apoyo dorsal de la larva, b) Inclinación del opérculo, c) Variabilidad en tamaño y color de las celdas. Escala: 5 mm. 5. Vista frontal de las mandíbulas de *Colletes musculus* con sus extremos agudos y muy esclerosados, labro y los tubérculos labrales. Escala: 0,1 mm. 6. Larva postdefecante de *Colletes musculus*: A. Vista lateral del cuerpo, B. Vista frontal de la cabeza, C. Vista lateral de la cabeza, D. 1) Vista ventral de la mandíbula derecha, D. 2) Vista interna de la mandíbula derecha, E. Vista lateral de un espiráculo, F. Vista superior de un espiráculo, mostrando el peritrema. Escalas: A 1 mm, B-C 0,5 mm, D-E-F 0,1 mm. 7. Pupa macho de *Colletes musculus*. A. Vista dorsal, B. Vista lateral, C. Vista ventral. Escala: 5 mm.

## Discusión

*Colletes musculus* es una abeja univoltina con una breve protandría, fenómeno que puede ser de pocas horas o muy pocos días para la aparición de machos y hembras. Esta característica depende de la corta temporada reproductiva y de las condiciones ambientales estrictas en que se desarrollan algunas especies (Emlen y Oring 1977; Barrows 1978; Chiappa *et al.* 2005). Las fechas de colecta de los diferentes estados de desarrollo sugieren que la época reproductiva de la especie inicia a principios de noviembre, con apareamientos durante ese mes; las larvas se desarrollan en sus celdas durante enero; las pupas pasan el invierno en diapausa y los adultos emergen en noviembre de la temporada siguiente (tabla 2).

Respecto a la forma en la construcción de los nidos, se afirma que típicamente las especies de *Colletes* confeccionan nidos con conductos laterales y varias celdas seriadas, lo que es semejante a nidos construidos en madera por otros himenópteros (Claude-Joseph 1926; Michener 2007). Se puede agregar a esa afirmación, la observación de la reducción de las placas basitibial y pigidial de *Colletes*, estructuras que están muy desarrolladas en otros géneros de abejas que construyen nidos en el suelo (Batra 1980; Radchenko y Pesenko 1996), por lo que se ha sugerido que *Colletes* podría descender de un ancestro que construía los nidos en madera (Almeida 2008) y de allí la confección de celdas en serie en las especies que nidifican en el suelo.

Según Claude-Joseph (1926), el nido de *Colletes musculus* presenta una galería principal horizontal de 12 cm de largo, que luego describe un arco aproximadamente circular, abriéndose externamente en galerías cortas laterales que terminan en una celdilla única. Eventualmente, pueden encontrarse dos de estas galerías bifurcándose divergentemente con una entrada común. Además, indica haber observado un ciento de celdillas todas ocupadas por una larva. En nuestro caso, no coincidimos con lo indicado por este autor, ni con el esquema presentado en su publicación (Claude-Joseph 1926). En el presente estudio fue observada una única celda al final de cada conducto casi vertical de los nidos excavados de *C. musculus*, como ocurre habitualmente y en forma general en otras familias de abejas que nidifican en el suelo. Tampoco encontramos la cantidad de celdillas indicadas por Claude-Joseph (1926), lo que sugiere diversidad en los hábitos de nidificación en la familia.

De acuerdo a la especialización de las larvas, Michener (1953) las dividió en dos grandes grupos. Si los comparamos con *C. musculus*, esta especie presenta caracteres de ambos tipos, 5 primitivos y 6 especializados, destacando que no es distinto de lo que también se ha encontrado en otros Colletidae (Michener 1953) (tabla 5).

**Tabla 5.** Comparación de caracteres presentes en *Colletes musculus* con caracteres primitivos y especializados propuestos por Michener (1953) para larvas de abejas.

Caracteres primitivos	Caracteres especializados	<i>Colletes musculus</i>
1. Pelos o setas presentes sobre el cuerpo	ausentes	ausentes
2. Papilas antenales presentes	ausentes	presentes
3. Palpos maxilares y labiales presentes	ausentes	presentes
4. Labio y maxilas separados	fusionados	separados
5. Aberturas salivales presentes, con bordes	pequeñas, redondas sin bordes	aberturas salivales pequeñas sin bordes

6. Mentón y prementón separados	fusionados	fusionados
7. Mandíbulas con dientes apicales	agudas, redondeadas o truncadas	mandíbulas agudas con finos dientes aserrados
8. Mandíbulas con pequeños dientes formando una cúspide	sin cúspide	sin cúspide
9. Mandíbula sin cavidad interna definida	con cavidad interna definida	sin cavidad interna definida
10. Ápice de la mandíbula ancho	atenuado, cúspide ausente	agudo
11. Peritrema presente	ausente	presente

Por otra parte, los caracteres usados para definir las pupas son principalmente la presencia de pelos, tubérculos, espinas y otras proyecciones cuticulares que sólo se presentan en este estado y no en el adulto (Michener 1954; Torchio y Burwell 1987). Se han propuesto explicaciones funcionales para ellos, como alojamiento de pelos (Michener 1954), reducción del contacto de la pupa con el sustrato permitiendo reducir la pérdida de humedad, o bien facilitar movimientos dentro de la celda (Torchio y Trostle 1986). Lo cierto es que por el momento se desconoce la función de gran parte de estas estructuras pupales (Torchio y Burwell 1987).

Comparando las estructuras de las pupas del trabajo de Torchio y Burwell (1987) con el de Michener (1954), en *Colletes musculus* hay 9 caracteres distintos que se presentan en forma de protuberancias más marcadas y espinas más desarrolladas (Michener 1954) (tabla 6).

**Tabla 6.** Comparación morfológica de caracteres en pupas de *Colletes musculus* con los trabajos de Michener (1954) y Torchio y Burwell (1987) sobre pupas de Colletidae. 0 indica que no se ha observado el carácter en estos trabajos.

Tabla 6. Caracteres de pupas de Colletidae conocidas	Michener (1954) Colletidae	Torchio y Burwell (1987) <i>Colletes</i> spp.	<i>C. musculus</i>
1. Escapo con un pequeño tubérculo medio	0	0	sí
2. Vértex con 1 par de tubérculos sobre ocelos laterales	0	0	0
3. Frente con 1 par de tubérculos	0	0	0
4. Ángulos laterales del pronoto en espina	sí	sí	sí
5. Ángulos posteriores del pronoto proyectados o ligeramente expandidos	sí	sí	espina
6. Mesoescuto con un par de tubérculos	0	0	sí
7. Mesoescutelo con par de grandes protuberancias rectas/ pequeñas dirigidas hacia adelante	rectas	rectas	curvas

8. Metanoto con protuberancia media	sí	sí	muy protuberantes
9. Tégulas con protuberancia dorsal	no	sí	sí
10. Alas anteriores con tubérculos	no	no	no
11. Coxa anterior con espina apical interna presente/ alargada	alargada	alargada	corta
12. Coxa media con espina presente y alargada	alargada	alargada	alargada
13. Coxa posterior con espina presente y alargada	alargada	alargada	alargada
14. Trocánter anterior c/ espina apical posterior presente/ muy larga	muy larga	muy larga	alargada
15. Trocánter medio c/ espina apical posterior presente/ muy larga	muy larga	muy larga	alargada
16. Trocánter posterior c/ espina apical posterior presente/ muy larga	muy larga	muy larga	alargada
17. Fémur anterior (base) c/ protuberancia o c/ espina	espina	espina	pequeña
18. Fémur medio (base) c/ protuberancia o c/ espina	espina	espina	alargada
19. Tibia posterior (base) c/ tubérculo	0	0	0
20. Tibia posterior (ápice) c/ tubérculo	0	0	tubérculo y espina distales
21. Tergo del metasoma espiculado	0	2 y 3	0
22. Espículas tergaes diminutas, largas / muy largas	0	diminutas	0
23. Setas largas presentes	0	0	0
24. Pedicelo tuberculado	no en lista	0	sí
25. Gena con tubérculo final bajo la mandíbula	no en lista	sí	sí
26. Mandíbula con tubérculo ventrolateral	no en lista	0	0
27. Ápice del fémur c/ tubérculo	no en lista	0	sí
28. Espina terminal presente	no en lista	0	sí
29. Tibia anterior con protuberancia distal	no en lista	no en lista	sí
30. Tibia media con protuberancia distal	no en lista	no en lista	sí

Poco se sabe sobre himenópteros cleptoparásitos de *Colletes*. Se han citado *Solenopsis molesta* Say, 1836 (Formicidae) asociada a *C. thoracicus* Smith, 1853 (Batra 1980), *Epeolus pusillus* Cresson, 1854 (Apidae) para *C. compactus* Cresson, 1854 (Rozen y Favreau 1968), *E. compactus* Cresson, 1854 para *C. kincaidii* Cockerell, 1898 (Torchio y Burdick 1988) y, por último, *Isepeolus luctuosus* (Spinola, 1851) (Apidae) es citado como cleptoparásito de *C. cyanescens* (Haliday, 1836), *C. araucariae* Friese, 1910 y *C. laticeps* Friese, 1910 (Janvier 1933). Por nuestra parte, a pesar de haber encontrado potenciales cleptoparásitos en las inmediaciones de los nidos de *C. musculus*, no encontramos señales de ataque en las celdas.

La nidificación está apenas a unos 2 metros del borde de una terraza en franco y evidente proceso de derrumbe (costa en regresión), como toda la zona y por varios kilómetros. No se encontraron ejemplares de *Colletes musculus* más hacia el norte, donde las terrazas son de mayor altura, ni más hacia el sur, donde las terrazas van desapareciendo y el nivel de playa se continúa hacia tierra adentro en una suave y continua elevación, sin saltos de nivel, como la zona donde se encontró la nidificación estudiada.

Finalmente, lo más probable es que esta nidificación haya sido de mayor extensión y con el proceso de derrumbe ésta se haya ido reduciendo. De hecho, se observó que en el borde mismo de la terraza había orificios de entrada de nidos que eran sitiados por machos. Asimismo, alejándose del borde, más hacia arriba de la nidificación también se vieron machos aislados sitiando otros orificios más dispersos lo que podría indicar que esta población de *C. musculus*, de algún modo, estaría en peligro de desaparecer.

### Agradecimientos

Agradecemos a la Dra. Luisa Ruz de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso quien determinó la especie *Spinoliella maculata* encontrada en el área de nidificación estudiada, y a Rodrigo Villaseñor botánico de la Universidad de Playa Ancha por la identificación de las especies vegetales. Agradecemos también a los correctores anónimos que con sus sugerencias y observaciones han contribuido a mejorar este artículo.

### Literatura Citada

- Albans, K.R., Alpin, R.T., Brehcist, J., Moore, J.F. y O'Toole, C. (1980)** Dufour's gland and its role in secretion of cell lining in bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera; Colletidae). *Journal of Chemical Ecology*, 6: 549-564.
- Almeida, E.A.B. (2008)** Colletidae nesting biology (Hymenoptera: Apoidea). *Apidologie*, 39: 16-29.
- Barrows, E.M. (1978)** Male behavior in *Andrena erigeniae* (Hymenoptera: Andrenidae) with comparative notes. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51(4): 798-806.
- Batra, S.W.T. (1980)** Ecology, Behavior, Pheromones, Parasites and management of the sympatric vernal bees *Colletes inaequalis*, *C. thoracicus* and *C. validus*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 53(3): 509-538.
- Cane, J.H. (1981)** Dufour's gland secretion in the cell linings of bees (Hymenoptera; Apoidea). *Journal of Chemical Ecology*, 7: 403-410.
- Carpenter, J.M. y Wheeler, W.C. (1999)** Towards a simultaneous analysis of morphological and molecular data in Hymenoptera. *Zoologica Scripta*, 28: 251-260.
- Chiappa, E., Ruz, L. y García, V. (2005)** Biología de machos de *Protandrena evansi* Ruz y Chiappa (Hymenoptera, Andrenidae) (Farellones, Región Metropolitana, Chile). *Acta Entomológica Chilena*, 29(2): 15-22.
- Claude-Joseph, F. (1926)** Recherches biologiques sur les hyménoptères du Chili (Mellifères). *Annals des Sciences Naturelles, Zoologie*, 10(9): 113-268.

- Hefetz, A., Fales, H.M. y Batra, S.W.T. (1979) Natural polyesters: Dufour's glands macrocyclic lactones form brood cell laminesters in *Colletes* bees. *Science*, 201: 415-417.
- Janvier, H. (1933) Étude biologique de quelques hyménoptères du Chili. *Annales des Sciences naturelles Zoologie 10<sup>e</sup> serie*, 209-356, 63 fig.
- Janvier, H. (1955) Le nid et la nidification chez quelques abeilles des Andes tropicales. *Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale*, 11(17): 311-349.
- Emlem, S.T. y Oring, L.W. (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300): 215-223.
- Mc Ginley, R.J. (1981) Systematics of the Colletidae based on mature larvae with phenetic analysis of Apooid Larvae (Hymenoptera: Apoidea). *University of California Publications*, 91: 307.
- Mc Ginley, R.J. (1989) A catalog and review of immature Apoidea (Hymenoptera). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 494: 1-24.
- Michener, C.D. (1953) Comparative morphological and systematic studies of bee larvae with a key to the families of hymenopterous larvae. *University of Kansas Science Bulletin*, 35: 987-1102.
- Michener, C.D. (1954) Observations on the pupae of bees. *Pan Pacific Entomologist*, 30(1): 63-70.
- Michener, C.D. (1964) Evolution of the nests of bees. *American Zoologistes*, 4: 227-239.
- Michener, C.D. (2007) The bees of the world. 2<sup>nd</sup> edition. John Hopkins University Press, Baltimore. 992pp.
- Montalva, J. y Ruz, L. (2010) Actualización de la lista sistemática de las abejas chilenas (Hymenoptera: Apoidea). *Revista Chilena de Entomología*, 35: 15-52.
- Radchenko, V.G. y Pesenko, Y.A. (1996) "Protobee" and its nests: a new hypothesis concerning the early evolution of Apoidea (Hymenoptera). *Entomological Review*, 75: 140-162.
- Rozen, J.G., Jr. (1984) Nesting biology of Diphaglossinae bees (Hymenoptera: Colletidae). *American Museum Novitates*, 2786: 11-33.
- Rozen, J.G., Jr. y Favreau, M.S. (1968) Biological notes on *Colletes compactus compactus* and its cuckoo bee, *Epeolus pusillus* (Hymenoptera: Colletidae: Anthophoridae). *Journal of the New York Entomological Society*, 76: 106-111.
- Torchio, P.F. y Burdick, D.J. (1988) Comparative notes on the biology and development of *Epeolus compactus* Cresson, a cleptoparasite of *Colletes kincaidii* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae, Colletidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 81(4): 626-636.
- Torchio, P.F. y Burwell, B. (1987) Notes on the biology of *Cadeguala occidentalis* (Hymenoptera: Colletidae) and a review of colletid pupae. *Annual Entomological Society of America*, 80: 781-789.
- Torchio, P.F. y Torchio, D.M. (1975) Larvae of the Apidae (Hymenoptera, Apoidea). Part I. Apini, *Apis*. Agricultural Experiment Station, Utah State University. *Research Report*, 20: 1-35.
- Torchio, P.F. y Trostle, G.E. (1986) Biological notes on *Anthophora urbana urbana*: its parasite *Xeromelecta californica* (Hymenoptera: Anthophoridae), including descriptions of late embryogenesis and hatching. *Annals Entomological Society of America*, 79: 434-447.