

Comportamiento territorial asociado a la poliginia de defensa del recurso en *Anthidium florentinum* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Megachilidae)*

García-González, F. & Ornos, C.

RESUMEN

Durante los años 1994, 1995 y 1997 se ha observado y verificado la existencia en *Anthidium florentinum* Fabricius (1775) de un sistema de apareamiento del tipo poligínico de defensa del recurso, sobre *Rubus ulmifolius* Schott, 1818 (Rosaceae). Esta especie muestra interesantes patrones en el comportamiento territorial derivado de este sistema de apareamiento. Se describen detalladamente estos patrones, en especial la relación entre el tamaño de los machos, el comportamiento que siguen y el éxito en el apareamiento, así como la defensa intraespecífica e interespecífica del recurso, y el comportamiento reproductor.

Por último, se revisan las similitudes y diferencias en las pautas de comportamiento de esta y otras especies de *Anthidium* y se discuten algunos de los puntos más controvertidos derivados de la territorialidad, en relación a la visión general del comportamiento de otras abejas territoriales.

Palabras clave: *Anthidium*, poliginia de defensa del recurso, comportamiento territorial.

ABSTRACT

Territorial behaviour associate with the resource defense polygyny of *Anthidium florentinum* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Megachilidae).

The resource-based mating system of *Anthidium florentinum* (Fabricius, 1775) has been studied in Central Spain at patches of flowering *Rubus ulmifolius* Schott, 1818 (Rosaceae). This solitary bee displays a resource defense polygyny, like other congeneric species, with interesting behaviour patterns. In this paper, these patterns are showed and described, and specially, the relation among male's body size, behaviour exhibited and reproductive success, as well as the aggressive and reproductive behaviour.

* Trabajo parcialmente subvencionado por el proyecto Fauna Ibérica IV: DGICYT. PB95-0235

On the other hand, behavioural similarities and differences among this species and others of the genus *Anthidium* Fabricius, 1804, are revised and discussed.

Key Words: *Anthidium*, resource defense polygyny, territoriality.

INTRODUCCIÓN

El comportamiento territorial en sus diferentes modalidades, y como consecuencia del sistema de apareamiento, se manifiesta en muchos grupos de insectos y ha sido descrito y estudiado en varias especies de abejas solitarias (ver para una revisión general ALCOCK, 1978; EICKWORT & GINSBERG, 1980; BAKER, 1983; THORNHILL & ALCOCK, 1983). Durante los años 1994, 1995 y 1997 se estudió el sistema de apareamiento del tipo poligínico de defensa del recurso (EMLEN & ORING, 1977; THORNHILL & ALCOCK, 1983), en *Anthidium florentinum* (Fabricius, 1775), abeja solitaria de distribución eurocentroasiático-mediterránea (FRIESE, 1897; DUSMET, 1908; COMBA & COMBA, 1991), sobre *Rubus ulmifolius* Schott, 1818 (Rosaceae).

Este comportamiento ha sido documentado en varias especies del género *Anthidium*: *Anthidium bannigense* Cockerell, 1904 (JAYCOX, 1967), *Anthidium manicatum* (Linnaeus, 1758) (PECHUMAN, 1967; SEVERINGHAUS *et al.*, 1981; WIRTZ *et al.*, 1988), *Anthidium maculosum* Cresson, 1878 (ALCOCK *et al.*, 1977a), *Anthidium septemspinosum* Lapeletier, 1841 (SUGIURA, 1991), y *Anthidium porterae* Cockerell, 1900 y *Anthidium palliventre* Cresson, 1878 (VILLALOBOS & SHELLY, 1991). Se caracteriza por la defensa activa, por parte de determinados machos, de parches constituidos por la planta alimenticia. Estos machos permiten pecorear en las flores del territorio a las hembras de su misma especie, mientras que expulsan a los otros machos que acuden e incluso a otros visitantes florales. Los machos territoriales utilizan esta estrategia para realizar la cópula con las hembras que visitan el territorio. Por otro lado, otros machos desarrollan una estrategia no territorial, alternativa a la defensa de un territorio, adoptando un comportamiento de tipo "satélite" o "errante" (terminología según ALCOCK *et al.*, 1977a), es decir, el macho no territorial permanece cercano a un territorio para entrar en él ocasionalmente y alimentarse e intentar aparearse dentro de ese área defendida, o el macho no territorial deambula de unos territorios a otros, respectivamente.

El comportamiento territorial de *Anthidium florentinum* fue descrito, someramente, por BATRA (1978) (no obstante, posiblemente exista un error de determinación o transcripción, ya que se refiere a "*Anthidium florentinum* Latreille", "abeja del Irán"). WIRTZ *et al.* (1992) llevaron a cabo un estudio más concreto sobre fenología y sex-ratio de la especie. Sin embargo, mientras que en otras especies se ha avanzado en gran medida, en *Anthidium florentinum* hasta el momento, no se ha descrito con detalle su comportamiento territorial y las variables ecológicas que lo determinan.

El género *Anthidium* posee dos características inusuales entre los demás géneros de abejas. En primer lugar, los machos emergen después que las hembras, de acuerdo con los trabajos en que se ha verificado el orden de emergencia (THORNHILL & ALCOCK, 1983; SUGIURA, 1991; WIRTZ *et al.*, 1992), y en segundo lugar, y posiblemente asociado a lo anterior, los machos son mayores en tamaño que las hembras (EICKWORT & GINSBERG, 1980), hecho que ya llamó la atención a DARWIN (1871). La postrera emergencia de los machos, a su vez, se explica fácilmente debido a la continuada receptividad de las hembras y a la aparente disposición que tienen a realizar cópulas múltiples. Por lo tanto, no es necesario

para los machos, desde un punto de vista de eficacia biológica, competir por ser el primero que se aparee con una hembra, sino más bien lo contrario. Estos factores son característicos y determinantes del sistema de apareamiento y, por extensión, del comportamiento territorial de *Anthidium*, cuya existencia en un área y momento dados, al igual que en cualquier grupo animal en general, responde, además, a otros diversos factores tales como la densidad de machos en la población, cantidad, calidad y distribución espacial del recurso defendido, etc. (EMLEN & ORING, 1977; ALCOCK *et al.*, 1978; CARPENTER, 1987).

En estudios sobre el comportamiento territorial de estas especies es decisivo considerar el tamaño de los individuos. En abejas territoriales, al igual que en muchos otros animales territoriales, la diferencia de estatus, y, por lo tanto, las diferentes pautas de comportamiento entre los machos que componen una población, viene determinada por el tamaño de los individuos. Así, los machos mayores muestran un comportamiento territorial, frente a los de menor tamaño, que optan por una estrategia alternativa (ALCOCK *et al.*, 1977a; SEVERINGHAUS *et al.*, 1981; ALCOCK & HOUSTON, 1987; SUGIURA, 1991; VILLALOBOS & SHELLY, 1991; ALCOCK, 1995a). En algunos de estos casos se ha demostrado que los machos mayores obtienen un mayor éxito reproductivo. En relación a esto, SEVERINGHAUS *et al.* (1981) sugerían que, en *Anthidium manicatum*, las hembras hacen la elección de pareja indirectamente, al basarse en la calidad del recurso alimenticio defendido por el macho, en consonancia con lo propuesto por EMLÉN & ORING (1977). En el mismo sentido, VILLALOBOS & SHELLY (1991), sugerían que el tamaño de los machos puede indicar la calidad genética para controlar las fuentes de alimento.

En este trabajo se presentan los resultados mayoritariamente descriptivos acerca de las pautas de territorialidad de *Anthidium florentinum*. El conocimiento y descripción del comportamiento de este megaquilido puede ser importante no sólo desde un punto de vista estrictamente etológico, sino que también tiene implicaciones filogenéticas y ecológicas considerables, ya que a pesar de que las pautas generales del comportamiento territorial de esta especie coinciden con las de otras especies territoriales del género, posee pautas concretas que sólo comparten algunas de las especies, como, por ejemplo, la ausencia de asociación postinseminatoria entre machos y hembras. El estudio detallado de las pautas específicas de comportamiento de esta abeja, en relación con las variables ecológicas subyacentes y/o presiones selectivas interesadas, permitirá en un futuro realizar estudios comparativos de mayor rango filogenético.

MATERIAL Y MÉTODOS

Durante los años 1994, 1995 y 1997, se ha observado el comportamiento territorial de *Anthidium florentinum* sobre parches de *Rubus ulmifolius*, en dos localidades de la Comunidad de Madrid: Casa de Campo (parque periurbano de la ciudad de Madrid) y Torremocha del Jarama (localidad situada en el Noreste de la Comunidad).

En 1995, en una de las localidades (Casa de Campo), se recogieron y marcaron, en diferentes días, 17 machos y 3 hembras. A estos individuos se les midió el ancho máximo de la cabeza, de ojo a ojo (precisión = 0.025 mm), y se les marcó el tórax con pintura de esmalte de diferentes colores, para, posteriormente, dejarlos en libertad. Un estudio preliminar, permitió establecer relaciones métricas significativas que facilitan la estima del tamaño en individuos vivos en el campo, a partir de variables tales como el ancho máximo de la cabeza de ojo a ojo, y del peso seco de los individuos (GARCÍA-GONZÁLEZ & ORNOSA, 1998). Estas relaciones han sido utilizadas en el presente estudio.

Los machos marcados, territoriales y no territoriales, fueron seguidos intermitentemente, y se registraron sus pautas de comportamiento en un dictáfono (tiempos de cópula, intentos de cópula, interacciones con otros machos, interacciones con otros insectos, etc.). En 1997, en la misma localidad, se realizó un trabajo paralelo sobre el efecto del comportamiento territorial de *Anthidium florentinum* en el sistema de polinización formado por la planta recurso defendida, del que se han obtenido datos complementarios relativos al comportamiento de defensa y expulsión de intrusos, y al de cópula.

En ambos años se han realizado un total de 117 periodos de observación de 5 minutos cada uno de ellos, repartidos entre observación directa de individuos marcados y observación de inflorescencias de la planta incluidas en territorios, abarcándose el rango horario donde los individuos manifestaban el máximo de actividad (desde las 8:00 a las 16:00 horas solares). Se han observado un total de 11 territorios constituidos sobre *Rubus ulmifolius* en el periodo de máxima floración de la planta (Junio-Julio), de los que 6 se mantuvieron durante todo el periodo de estudio (11 de Junio al 10 de Julio de 1995, y 27 de Junio al 8 de Julio de 1997) y los otros 5 fueron abandonados por el macho que los defendía antes de concluir éste.

RESULTADOS

Diferencias de tamaño entre sexos y entre machos, y relación con la territorialidad

Tal como se obtuvo en un estudio anterior (GARCÍA-GONZÁLEZ & ORNOSA, 1998) en los machos de *Anthidium florentinum* existe una muy alta correlación positiva entre el ancho máximo de la cabeza y el peso seco. En las hembras también existe correlación positiva, aunque menor entre las dos variables consideradas.

La relación entre el ancho de la cabeza y el peso seco es de gran utilidad en la estimación del tamaño de los individuos vivos en el campo. Así, haciendo uso de esta relación, se determina que en *Anthidium florentinum* se diferencian dos tipos de machos según su tamaño y comportamiento: machos de gran tamaño, que exhiben un comportamiento territorial y machos de pequeño tamaño, que muestran un comportamiento no territorial, predominantemente de tipo "errante". A partir de los datos obtenidos en el marcaje y seguimiento de individuos se han obtenido diferencias significativas en el tamaño de ambos tipos de machos: $U = 0.0$, $p = 0.002$, $n = 14$ (Figura 1). Los machos de

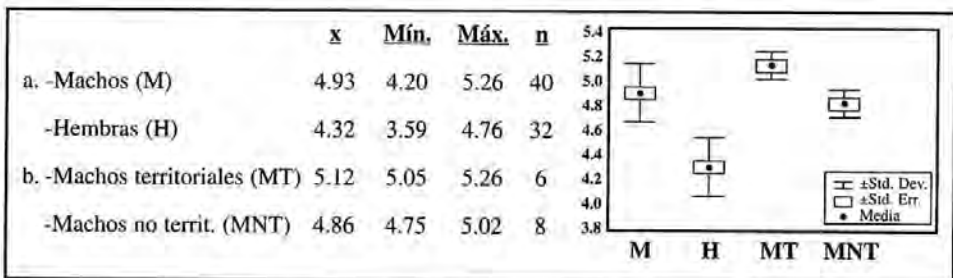


Figura 1: Anchura máxima de cabeza (mm) en machos y hembras (a, según GARCÍA-GONZÁLEZ & ORNOSA, 1998) y en machos territoriales y no territoriales (b, datos de marcaje y seguimiento).

Figure 1: Head-width (mm) of males and females (a, according to GARCÍA-GONZÁLEZ & ORNOSA, 1998), and head-width of territorial and no territorial males (b, marked bees, present study).

mayor tamaño se comportaban como netamente territoriales: 6 individuos con una anchura máxima de cabeza igual o superior a 5.05 mm., mientras que los de menor tamaño no seguían un comportamiento territorial.

Asimismo, también existen diferencias significativas en el tamaño entre sexos. El peso medio de los machos es 1.8 veces mayor que el de las hembras (GARCÍA-GONZÁLEZ & ORNOSA, 1998), valor muy similar al de 1.7 dado por WIRTZ *et al.* (1992) para el sur de Francia. En la Figura 1 se recogen los datos medios del ancho máximo de la cabeza para machos y hembras.

Defensa del territorio

Los machos territoriales emplean la mayoría del tiempo en sobrevolar patrullando el territorio, que varía entre 1.5-5.5 m² (n = 11), frecuentemente con patrones de movimientos repetitivos. Se alimentan intermitentemente y de manera breve en cada flor mientras patrullan, y, ocasionalmente, descansan en una "percha", generalmente una hoja de la planta. Muestran un comportamiento agresivo hacia la mayoría de insectos que visitan su territorio, excepto hacia las hembras de su misma especie. Por lo tanto, se puede hablar de dos tipos de interacciones de defensa del territorio: una defensa intraespecífica, contra machos de su misma especie que intentan o bien libar en las flores incluidas en el área defendida o bien, más raramente, usurpar el territorio, y una defensa interespecífica hacia otras especies de insectos visitantes florales.

No se ha observado ninguna pauta de marcaje del territorio. En algunas ocasiones, cuando el macho está en una "percha", tiene movimientos gastrales, sin tocar tallo u hojas de la planta, lo que parece indicar que se trata de simples movimientos ventilatorios.

Cuando un macho territorial descubre la presencia de otro macho en su territorio, se dirige hacia el intruso directamente. Si éste se apercibe de la llegada del dueño del territorio, normalmente lo abandona, instado por la persecución del macho territorial. Si el macho intruso no repara en la llegada del dueño, caso inusual debido a la situación de alerta constante en la que estos machos están cuando se alimentan dentro de un territorio, el macho territorial puede llegar a impactar con el intruso. En determinadas ocasiones el macho intruso se enfrenta al dueño del territorio, lo que podría ser interpretado como un intento de usurpación del territorio. En estos casos no se aprecia una diferencia notable en el tamaño de ambos y se confrontan en una lucha continuada: los machos se sitúan frente a frente, cerniéndose en el aire, a unos 15 y 30 cm el uno del otro, para contactar rápidamente y volver a situarse uno enfrente del otro, y así repetidamente, hasta que uno de los dos abandona la lucha.

El 100% de las interacciones intraespecíficas observadas han ofrecido un resultado positivo para el macho territorial, tanto en las que se tenía constancia del mayor tamaño de los dueños del territorio, debido al marcaje de individuos, como en las que no, si bien en estas últimas, a simple vista no existía diferencia de tamaños, o existía una desviación en el mismo sentido, es decir, hacia un mayor tamaño del macho territorial. A pesar de ello, existe constancia de usurpaciones de territorio, basadas en la diferencia de tamaño, en otras especies de *Anthidium* (ALCOCK *et al.*, 1977a; SEVERINGHAUS *et al.*, 1981) lo que hace suponer que pueda ocurrir igual en *Anthidium florentinum*, aunque no hayan sido observadas en el presente estudio.

Los machos territoriales expulsan a las demás especies de insectos que visitan las flores contenidas en el territorio. Principalmente, expulsan a las especies de otros Apoideos, que constituyen los polinizadores más abundantes de la planta, aunque también

expulsan a otros visitantes florales, como dípteros y lepidópteros. Se muestran especialmente agresivos hacia abejas de tamaño grande como *Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758), *Andrena thoracica* (Fabricius, 1775), *Andrena carbonaria* (Linnaeus, 1767), y *Xylocopa cantabrita* Lepeletier, 1841, e incluso llegan a expulsar a insectos que les sobrepasan ampliamente en tamaño como *Xylocopa violacea* (Linnaeus, 1758). En algunos casos, el macho territorial puede llegar a contactar con el otro insecto y, en el caso de la expulsión de *Bombus terrestris* y *Xylocopa violacea*, se ha visto que sigue una pauta repetidas veces: cuando detecta que un abejorro está libando en una flor, va directamente hacia él y se coloca encima de su cuerpo, contactando con su dorso, de manera que el abejorro abandona la flor sin enfrentarse al agresor. Solamente se ha observado un caso de enfrentamiento en las interacciones interespecíficas, llevado a cabo por un individuo de *Xylocopa cantabrita*.

En la expulsión de otros insectos de tamaño mediano, es más raro el contacto físico y, frecuentemente, su presencia les hace abandonar la flor, y el territorio, si el macho insiste en la persecución. Igualmente, cuando se trata de visitantes florícolas de tamaño sensiblemente menor al del macho territorial, como son la mayoría de las especies de *Halictidae* y algunas de *Megachilidae*, generalmente no hay expulsión activa, sino que la simple cercanía del macho provoca el abandono de la flor. Sin embargo, en algunos de estos casos el visitante permanece pecoreando en la flor.

Comportamiento reproductor y éxito en la culminación de la copula

No existe ninguna señal de cortejo. En el momento en que un macho detecta a una hembra en el territorio, la sigue hasta que ella se posa en una flor para alimentarse y, en el momento en que ella está libando, el macho que se sitúa cerniéndose a unos 15-20 cm por encima de ella, se lanza rápidamente sobre su dorso. El macho, entonces, la sujeta con las patas e intenta el acoplamiento. A pesar de la poliandria y receptividad continuada de la hembra, ésta se resiste brevemente con mayor o menor intensidad, pero si no consigue librarse del macho de esta manera, tolera la cópula y sigue pecoreando en la flor mientras dura el acoplamiento.

Debido a la inicial y ligera resistencia de la hembra, no todos los intentos de acoplamiento acaban en cópula, por lo que, sin duda, el tamaño del macho es decisivo en la culminación de la misma. El porcentaje de éxito en dicha culminación en los machos territoriales fue del 76.5% (20 acoplamientos exitosos) de los intentos de cópula, mientras que de los 5 únicos intentos que se observaron por parte de los machos satélites, sólo 1 resultó en cópula. La duración media de la cópula en machos territoriales fue de 19.9 s. (E.S. = 0.72; n = 20).

Los machos son altamente poligínicos, en especial los machos territoriales, que tienen un número mayor de contactos con hembras. El intervalo mínimo observado entre dos cópulas de un mismo macho con hembras diferentes fue de 7 s. En general, en el caso de contactos posteriores con una hembra previamente apareada, el macho parece reconocerla durante un periodo de tiempo relativamente corto y no intenta el acoplamiento, sin embargo, se vio a un macho copular con la misma hembra en un intervalo de 25 s.

En *Anthidium florentinum* el macho que se ha apareado con una hembra no establece contacto postinseminatorio alguno, como es el caso de otras especies de *Anthidium* en las que los machos realizan un seguimiento de la hembra con la que han copulado durante un periodo de tiempo (comportamiento de "escolta", seguimiento de la hembra sin contacto físico o "noncontact guarding") (Tabla 1).

Especie	Comportamiento de "escolta" ("noncontact guarding")	Fuente
<i>A. maculosum</i>	SI	ALCOCK <i>et al.</i> , 1977a
<i>A. porterae</i>	SI	VILLALOBOS & SHELLY, 1991
<i>A. manicatum</i>	NO	SEVERINGHAUS <i>et al.</i> , 1981
<i>A. septemspinosum</i>	NO	SUGIURA, 1991
<i>A. palliventre</i>	NO	VILLALOBOS & SHELLY, 1991
<i>A. florentinum</i>	NO	Estudio actual

Tabla 1: Especies de *Anthidium* en las que los machos muestran seguimiento de la hembra recién apareada, y especies que no muestran tal asociación postinseminatoria.

Table 1: Species of *Anthidium* with or without noncontact guarding.

Por otro lado, los machos no territoriales deambulan entre varios territorios y zonas en las que no se efectúa territorialidad, alimentándose e intentando aparearse con las hembras y, en algunos de ellos, se observó una pauta repetitiva en los patrones de visita de los territorios, por lo tanto, se corresponden con la denominación de machos "errantes" de ALCOCK *et al.* (1977a), o "furtivos" de VILLALOBOS & SHELLY (1991). En apariencia, estos machos no buscan a las hembras activamente, sino que se internan en el territorio para alimentarse y, cuando localizan una hembra, intentan la cópula con ella. Estos machos tienen menos éxito tanto en conseguir intentos de cópula, como en finalizarlas. Primero, porque tienen acceso a menos hembras que los machos territoriales, y, segundo, porque debido a su tamaño, una vez que localizan a una hembra, no son capaces de retenerla.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Éxito de los machos territoriales en relación al tamaño, y defensa del territorio

En *Anthidium florentinum*, al igual que en otras especies del género, existen dos tipos de machos diferenciados por el tamaño que muestran distintas estrategias de acceso a las hembras. Todo parece indicar que los machos territoriales, significativamente mayores en tamaño, optimizan su potencial reproductivo por medio de la defensa de un territorio, como se ha visto en otras especies con el mismo sistema de apareamiento (ALCOCK *et al.*, 1977a; SEVERINGHAUS *et al.*, 1981; VILLALOBOS & SHELLY, 1991; SUGIURA, 1991, 1994). En todo caso, en el presente trabajo, el porcentaje de éxito en la culminación de la cópula por parte de los machos territoriales (76.5% de los intentos) es muy superior al de machos no territoriales (20%). A la luz de las observaciones y del comportamiento mostrado por la hembra en los intentos de cópula, el tamaño del macho es decisivo en la culminación del apareamiento. Las hembras no parecen rechazar un macho en favor de otro, sino que en todos los intentos de cópula se resisten ligeramente, por lo que los machos mayores tienen mayores ventajas en la retención de la hembra. Por lo tanto, el mayor éxito en el apareamiento de los machos territoriales puede ser el resultado de dos hechos, primero, el mayor número de contactos e interacciones con hembras, y segundo, un tamaño que les posibilita un mayor éxito en la culminación de la cópula.

Esta diferenciación intrasexual en el tamaño de los machos, presente en otras espe-

cies de abejas con distintos sistemas de apareamiento, plantea el dilema de persistencia de los machos menores o, lo que es lo mismo, de la persistencia de la estrategia alternativa, a pesar de su aparente desventaja, en términos de éxito reproductivo o de eficacia biológica (ver para una amplia discusión ALCOCK *et al.*, 1977b; ALCOCK 1995b, 1996a, 1996b; STONE *et al.*, 1995).

Por otro lado, la presencia de fuertes espinas gástrales en algunos machos de *Anthidium*, como es el caso de *Anthidium florentinum*, ha sido relacionada bien con el comportamiento precopulatorio (BATRA, 1978), bien con la expulsión de machos intrusos y otros visitantes florales (WIRTZ *et al.*, 1988). En este estudio, no se ha observado su utilización en ninguno de los dos casos. WIRTZ *et al.* (1988) consideraban que estas espinas tienen un valor adaptativo y describen cómo los machos territoriales de *Anthidium manicatum* usan estas espinas para expulsar a otros insectos, de manera que en su ataque, se voltean rápidamente y golpean con ellas a los intrusos, que pueden salir seriamente dañados o incluso les puede provocar la muerte. Posiblemente, de darse este comportamiento en *Anthidium florentinum*, sea tan rápido que no es perceptible a simple vista.

Por último, en relación a la defensa del territorio, hay que decir que no se ha observado en *Anthidium florentinum* ningún comportamiento que indique un marcaje del territorio, hecho generalizado en la mayoría de abejas territoriales que, no obstante, presenta singulares excepciones (ALCOCK & HOUSTON, 1987; ALCOCK, 1990, 1995a; O'NEILL *et al.*, 1991).

Comportamiento reproductor

Las pautas seguidas en la cópula, en general, son similares a las de otras especies de *Anthidium*. La duración de la cópula es sensiblemente menor a la indicada por BATRA (1978) y está más en consonancia con el intervalo dado para otras especies de *Anthidium* (SEVERINGHAUS *et al.*, 1981; SUGIURA, 1991; VILLALOBOS & SHELLY, 1991).

El apareamiento no reduce la disposición sexual de los machos, por lo tanto, se puede hablar de la ausencia de período refractario. El tiempo mínimo transcurrido entre cópulas de un mismo macho con hembras diferentes es de 7 segundos y de 25 segundos en el caso de ser la misma hembra. Sin embargo, generalmente, las cópulas con la misma hembra son más espaciadas, lo que podría apuntar hacia un marcaje y/o reconocimiento de la hembra recién apareada.

Por lo tanto, los machos son altamente poligínicos y las hembras poliándricas. El comportamiento de múltiples cópulas de las hembras y su continua receptividad, que determinan la alta poliginia de los machos, y la presencia de cópulas repetidas con la misma hembra parecen indicar la existencia de competencia espermática en el sentido de que el esperma del último macho que copula antes de la ovoposición posiblemente fecunde una mayor proporción de óvulos de la hembra. Ante estas presiones selectivas, los machos de *Anthidium* no se ven forzados a emerger antes que las hembras, al contrario de lo que ocurre en la mayoría de las abejas solitarias; entre éstas se encuentran algunas que muestran el caso opuesto dónde el macho defiende zonas de emergencia de hembras para ser el primero en copular con ellas (THORNHILL & ALCOCK, 1983; ALCOCK *et al.*, 1977b, 1978). Una hipótesis que explica el comportamiento de cópulas repetidas de las hembras es que éste puede ser una adaptación frente al acoso de los machos en los intentos de apareamiento (ALCOCK *et al.*, 1977a). Así, al copular pasivamente, pueden ahorrar el tiempo y energía que perderían al repeler e intentar evadir a los numerosos

machos que intentan el acoplamiento. Un hecho que refuerza esta hipótesis es el que, tal como se indicó en el apartado anterior, a pesar de una ligera resistencia de las hembras en el inicio de todos los intentos, si el macho consigue retenerla y copular con ella, la hembra sigue pecoreando en la flor mientras dura el acoplamiento.

La ausencia de algún tipo de asociación postinseminatoria ("mate guarding") es interesante debido a la existencia de este comportamiento en varias especies del género (tabla 1). Dos factores importantes en la existencia de asociaciones postinseminatorias son la sex-ratio y la longitud del periodo de receptividad de las hembras. En *Anthidium florentinum* el número de hembras que visita el territorio es abundante y la receptividad de las hembras es continua. Por otra parte, la no existencia de asociación postinseminatoria en ésta y otras especies de *Anthidium*, puede responder, además de la densidad de machos frente a la de hembras, y de la presencia continuada de hembras receptivas, a que el intervalo de tiempo entre la cópula y la ovoposición sea largo (ALCOCK, 1994). Todo ello puede hacer que el beneficio que obtiene el macho al no realizar asociación post-inseminatoria, y, por lo tanto, de poder acceder a otras hembras instantes después de haber realizado una cópula, sea mayor al coste que le suponga la posibilidad de que la hembra recién apareada realice cópulas posteriores con otros machos (THORNHILL & ALCOCK, 1983; ALCOCK, 1991, 1994). Sin duda, entre todas estas variables aparece un balance de costos-beneficios que determina, en última instancia, el comportamiento seguido. Sería interesante, asimismo, constatar en las especies territoriales de *Anthidium* la existencia de competencia espermática, en el sentido de una mayor eficacia biológica para el último macho que copula con una hembra, hecho al que apuntan las características de su sistema de apareamiento.

La no convergencia de esta pauta en especies del mismo género, y, por lo tanto, estrechamente relacionadas, podría responder, tal como dice ALCOCK (1994), a las distintas condiciones ecológicas que afectan a los individuos de una y otra especie y, en definitiva, a diferentes presiones selectivas que afectan a la asociación postinseminatoria. Esto sería extrapolable a las demás pautas que caracterizan el comportamiento de *Anthidium florentinum*, cuyo análisis de semejanzas y diferencias con las pautas de especies congénicas, sería interesante desde el punto de vista de un análisis ecológico y evolutivo. En el mismo sentido, ALCOCK *et al.* (1978) y THORNHILL & ALCOCK (1983) destacaban que en abejas no relacionadas existe una convergencia en las pautas mostradas en la poliginia de defensa del recurso y que, a su vez, existen pautas específicas dentro de este sistema de apareamiento entre especies próximas. Por último, hay que subscribir lo expuesto por EICKWORT (1977), que sugiere que dentro de insectos, la familia *Megachilidae* puede constituir un modelo idóneo para estudios comparativos sobre los mecanismos del comportamiento territorial.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento especialmente a la Dra. Elena Monasterio-Huelín, que puso a nuestra disposición sus conocimientos sobre el género *Rubus*, y que nos ayudó en otros muchos aspectos. Damos las gracias también a Don Manuel Garrido, encargado del vivero municipal de la Casa de Campo, y al Ayuntamiento de Torremocha del Jarama, por las facilidades prestadas en la realización del trabajo. Este estudio ha sido parcialmente subvencionado por el proyecto Fauna Ibérica IV: DGICYT. PB95-0235.

BIBLIOGRAFÍA

- ALCOCK, J. 1990. Body size and territorial behavior in the bee *Protoxaea gloriosa* (Fox) (Hymenoptera: Oxaeidae). *Pan-Pacific Entomol.*, 66(2): 157-161.
- ALCOCK, J. 1991. Adaptive mate-guarding by males of *Ontholestes cingulatus* (Coleoptera: Staphylinidae). *J. Insect Behav.*, 4(6): 763-771.
- ALCOCK, J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate-guarding hypothesis. *Annu. Rev. Entomol.*, 39: 1-21.
- ALCOCK, J. 1995a. Body size and its effect on male-male competition in *Hylaeus alcyoneus* (Hymenoptera: Colletidae). *J. Insect Behav.*, 8(2): 149-159.
- ALCOCK, J. 1995b. Persistent body size variation in the anthophorine bee *Centris pallida* (Apidae) despite a large male mating advantage. *Ecol. Entomol.*, 20: 1-4.
- ALCOCK, J. 1996a. Male size and survival: the effects of male combat and bird predation in Dawson's burrowing bees, *Amegilla dawsoni*. *Ecol. Entomol.*, 21: 309-316.
- ALCOCK, J. 1996b. Provisional rejection of three alternative hypotheses on the maintenance of a size dichotomy in males of Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni* (Apidae, Apinae, Anthophorini). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 39: 181-188.
- ALCOCK, J.; BARROWS, E. M.; GORDH, G.; HUBBARD, L. J.; KIRKENDALL, L.; PYLE, D. W.; PONDER, T. L. & ZALOM, F. G. 1978. The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasp. *Zool. J. Linn. Soc.*, 64: 293-326.
- ALCOCK, J.; EICKWORT, G. C. & EICKWORT, K. R. 1977a. The reproductive behavior of *Anthidium maculosum* (Hymenoptera: Megachilidae) and the evolutionary significance of multiple copulations by females. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2: 385-396.
- ALCOCK, J.; EUGENE JONES, C. & BUCHNANN, S. L. 1977b. Male mating strategies in the bee *Centris pallida* Fox (Anthophoridae: Hymenoptera). *Amer. Nat.*, 111 (977): 145-155.
- ALCOCK, J. & HOUSTON, T. F. 1987. Resource defense and alternative mating tactics in the banksia bee, *Hylaeus alcyoneus* (Erichson). *Ethology*, 76: 177-188.
- BAKER, R. R. 1983. Insect territoriality. *Annu. Rev. Entomol.*, 28: 65-89.
- 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(4): 547-559.
- CARPENTER, F. L. 1987. Food abundance and territoriality: to defend or not to defend?. *Amer. Zool.*, 27: 387-399.
- COMBA, L. & COMBA, M. 1991. Catalogo degli Apoidei Laziali. *Fragmenta Entomologica*, 22 (suplemento): 1-169.
- DARWIN, C. 1871. *El origen del hombre y la selección en relación al sexo*. Edición de 1989, Edaf, Madrid. 523 pp.
- DUSMET, J. M. 1908. Los Ápidos de España III. G. *Anthidium*. *Mem. R. Soc. esp. Hist. Nat.*, 5(4): 153-214.
- EICKWORT, G. C. 1977. Male territorial behaviour in the mason bee *Hoplitis anthocopoides* (Hymenoptera, Megachilidae). *Anim. Behav.*, 25: 542-544.
- EICKWORT, G. C. & GINSBERG, H. S. 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annu. Rev. Entomol.*, 25: 421-446.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- FRIESE, H. 1897. *Die Bienen Europas (Apidae Europaeae)*. Teil IV. En: Guglia, O. (1969). Akademische Druck-u. Verlagsanstalt, Graz, Austria.
- GARCÍA-GONZÁLEZ, F. & ORNOSA, C. 1998. Metrical relations in *Anthidium florentinum*

- (Fabricius, 1775): a tool for studying its territorial behaviour (Hymenoptera, Megachilidae). *Entomofauna*, 19: 185-187.
- JAYCOX, E. R. 1967. Territorial behavior among males of *Anthidium banningense* (Hymenoptera: Megachilidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 40(4): 565-570.
- O'NEILL, K.M.; EVANS H.E. & BJOSTAD, L. B. 1991. Territorial behaviour in males of three north American species of bumblebees (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*). *Can. J. Zool.*, 69: 604-613.
- PECHUMAN, L. L. 1967. Observations on the behavior of the bee *Anthidium manicatum* (L.). *J. New York Entomol. Soc.*, 75: 68-73.
- SEVERINGHAUS, L. L.; KURTAK, B. H. & EICKWORT, G. C. 1981. The reproductive behavior of *Anthidium manicatum* (Hymenoptera: Megachilidae) and the significance of size for territorial males. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9: 51-58.
- STONE, G. N.; LODER, P. M. J. & BLACKBURN T. M. 1995. Foraging and courtship behaviour in males of the solitary bee *Anthophora plumipes* (Hymenoptera: Anthophoridae): thermal physiology and the roles of body size. *Ecol. Entomol.*, 20: 169-183.
- SUGIURA, N. 1991. Male territoriality and mating tactics in the wool-carder bee, *Anthidium septemspinosum* Lepeletier (Hymenoptera: Megachilidae). *J. Ethol.*, 9: 95-103.
- SUGIURA, N. 1994. Parental investment and offspring sex ratio in a solitary bee, *Anthidium septemspinosum* Lepeletier (Hymenoptera: Megachilidae). *J. Ethol.*, 12: 131-139.
- THORNHILL, R. & ALCOCK, J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, London. 547 pp.
- VILLALOBOS, E. M. & SHELLY, T. E. 1991. Correlates of male mating success in two species of *Anthidium* bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 47-53.
- WIRTZ, P.; KOPKA, S. & SCHMOLL, G. 1992. Phenology of two territorial solitary bees, *Anthidium manicatum* and *A. florentinum* (Hymenoptera: Megachilidae). *J. Zool.*, 228: 641-651.
- WIRTZ, P.; SZABADOS, M.; PETHIG, H. & PLANT, J. 1988. An extreme case of interspecific territoriality: male *Anthidium manicatum* (Hymenoptera: Megachilidae) wound and kill intruders. *Ethology*, 78: 159-167.

Fecha de recepción: 6 marzo 1998

Fecha de aceptación: 10 agosto 1998

Francisco García-González & Concepción Ornos Departamento de Biología Animal I (Entomología). Fac. de Biología. Universidad Complutense de Madrid. 28040 Madrid.