

Biología de nidificación de la abeja eusocial primitiva *Augochlora phoemonoe* (Halictidae)

Milagros DALMAZZO^{1,2}

¹Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, División Entomología. Av. Ángel Gallardo 470, 1405, Buenos Aires, Argentina. CONICET. ²Dirección actual: Universidad Nacional del Litoral, Facultad de Humanidades y Ciencias, Departamento de Ciencias Naturales, Entomología. Paraje “El Pozo s/n, 3000, Santa Fe, Argentina. CONICET. E-mail: milidalmazzo@yahoo.com

Abstract: Nesting biology of the primitively eusocial bee *Augochlora phoemonoe* (Halictidae). The nesting biology of the primitively eusocial bee *Augochlora phoemonoe* (Halictidae) is described from nests collected in the field and nests constructed and maintained in the laboratory. This species nests in decaying wood, although it may accept plaster as nesting substrate. Two types of nest structure were found: cells laying on the substrate without a surrounding cavity in field conditions, and cells in a cluster supported by a variable number of pillars within a cavity in laboratory. Both structures had an entry hole surrounded by a compacted ring of sawdust, and an unbranched tunnel leading to the cells. The foundress female begins the nest solitarily. First she makes the entrance hole and the tunnel, and then she builds one or a few cells. The daughter females continue the construction of the nest during the social phase. Bees cut and separate the sawdust using the mandibles. Then, the bees transport the sawdust to other part of the nest and compact them using the latest metasomal terga. By the processes of removal, transport and compaction, the bees modify the substrate, excavate the tunnel and cavities, line the walls and construct pillars and cells. The findings of this study contribute with characters for a classification of nesting structures, and for further analysis of Augochlorini phylogeny.

Key words: Augochlorini, nest structure, bee rearing, native bees, *Augochlora phoemonoe*.

Resumen: Se describe la biología de nidificación de la especie eusocial primitiva *Augochlora phoemonoe* (Halictidae) a partir de observaciones de nidos hallados en el campo y nidos artificiales mantenidos en laboratorio. La especie nidifica en madera en descomposición, aunque puede aceptar otro sustrato como el yeso. Se encontraron dos tipos de estructuras de nidificación: celdas apoyadas al sustrato sin cavidad circundante en campo y celdas dispuestas en forma de racimo rodeadas por una cavidad y sostenidas por un número variable de pilares en laboratorio. Ambas estructuras presentaron un orificio de entrada rodeado por un anillo de partículas de madera compactadas y un túnel no ramificado que conduce a las celdas. La hembra fundadora comienza el nido en forma solitaria. Hace primero el orificio de entrada y un túnel no ramificado, luego construye la o las primeras celdas. Las hembras hijas son las que continúan el proceso de construcción del nido durante la etapa social. Las abejas cortan y separan con las mandíbulas pequeñas partículas de madera que son transportadas hacia otras partes del nido donde las compactan utilizando los últimos tergos metasomales. Mediante estos procesos de remoción, transporte y compactación modifican el sustrato, excavan túneles y cavidades, tapizan superficies, y construyen pilares y celdas. Los hallazgos del presente estudio aportan caracteres para la clasificación de las estructuras de nidificación para un futuro análisis filogenético dentro de Augochlorini.

Palabras clave: Augochlorini, estructura del nido, cría en laboratorio, abejas nativas, *Augochlora phoemonoe*.

INTRODUCCIÓN

La biología de nidificación de las abejas silvestres es un aspecto comportamental de interés desde muchos puntos de vista, fundamentalmente cuando se conoce que la polinización es un servicio ecosistémico llevado a cabo principalmente por las abejas (Waser & Ollerton, 2006; Peters *et*

al., 2013; Garibaldi *et al.*, 2013) y el manejo de nidos de algunas especies ha resultado exitoso (Velthuis & van Doorn, 2006; Slaa *et al.*, 2006; Pitts Singer & Cane, 2011).

Las abejas de la familia Halictidae presentan una gran diversidad morfológica y comportamental. Aspectos biológicos tales como relaciones florales, comportamiento social y nidificación han

sido estudiados en diferentes tribus de Halictidae (compilados en Moure, 2007; Michener, 2007) y algunos de estos caracteres han sido considerados en estudios filogenéticos (Eickwort, 1969; Danforth & Eickwort, 1997; Engel, 2000; Michener, 2007).

La nidificación en la tribu Augochlorini ha sido descrita por Sakagami & Michener (1962) y actualizada por Michener (2007). En general la estructura de nidificación de esta tribu es en forma de racimo (*cluster*) y con celdas consistentemente verticales, pero se dan casos de variación dentro de la tribu, existiendo especies que construyen nidos relativamente simples, en forma de túnel con celdas sésiles. Esta variación también ocurre dentro de los géneros y puede ser intraespecífica (Sakagami & Michener, 1962; Eickwort & Sakagami, 1979; Stockhammer, 1966; Dalmazzo & Roig Alsina, 2012).

El sustrato de nidificación común de la tribu es el suelo pero la utilización de madera en descomposición ha aparecido al menos en tres linajes, *Augochlora*, *Megalopta*, y algunas especies de *Neocorynura* (Brosi *et al.*, 2006; Tierney *et al.*, 2008a, b; Tierney *et al.*, 2012).

Dentro del género *Augochlora* es posible encontrar especies que nidifican en el suelo, pertenecientes al subgénero *Oxystoglossella*, y especies que utilizan madera en descomposición y partes blandas de tejidos vegetales pertenecientes al subgénero *Augochlora s. str.* (Eickwort, 1969; Engel, 2000). El conocimiento de la nidificación de *Augochlora s. str.* se basa sobre la descripción de nidos de varias especies hallados en el campo y un estudio en laboratorio para la especie solitaria *A. pura* (Say) (ver revisión Dalmazzo & Roig Alsina, 2012).

El estudio de nidos artificiales de *Augochlora (A.) phoemonoe* (Schrottky) mantenidos en laboratorio permitió describir el comportamiento eusocial primitivo en este subgénero (Dalmazzo & Roig Alsina, 2015) que había sido considerado de especies solitarias. La nidificación de *Augochlora phoemonoe* comienza en primavera, septiembre a octubre, cuando las hembras post-ivernales comienzan a volar. En una etapa solitaria, estas hembras construyen las primeras celdas del nido de las cuales emerge la primera generación de hembras hijas, dando comienzo a la etapa eusocial. Las colonias presentan un número reducido de individuos. La hembra fundadora monopoliza la oviposición y ejerce el control sobre las actividades de las hembras hijas, que realizan tareas de construcción, colecta de polen y guardia (Dalmazzo & Roig Alsina, 2015).

Augochlora phoemonoe es una de las cinco especies de *Augochlora s. l.* presentes en la región templada de América del Sur (Dalmazzo & Roig Alsina, 2011).

En el presente estudio, se describe la estructura de nidificación de nidos hallados en el campo y el proceso de construcción y estructura de nidificación de nidos obtenidos en laboratorio de la especie *A. phoemonoe*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Estudio a campo

Los nidos estudiados fueron hallados al comienzo de la primavera (septiembre de 2011) y fines del verano (febrero de 2017) en la Reserva Ecológica de la Ciudad Universitaria de la Universidad Nacional del Litoral, Paraje El Pozo (31° 38' 10" S, 60° 40' 19" O), Santa Fe, provincia de Santa Fe, Argentina. Esta reserva consiste en un fragmento de 5 hectáreas y representa un ambiente típico de la llanura aluvial del Río Paraná que puede presentar el suelo inundado durante cierto periodo del año. Presenta un estrato arbóreo con especies vegetales comunes de la región Paranaense. Entre las leñosas más importantes se puede mencionar *Tessaria integrifolia* Ruiz & Pav., *Sapium haematospermum* Müll. Arg., *Croton urucurana* Baill., *Albizia inundata* (Mart.) Barneby & J.W. Grimes, *Enterolobium contortosiliquum* (Vell.) Morong., *Erythrina crista-galli* L., *Salix humboldtiana* Willd., *Acacia caven* (Molina) Molina y *Nectandra angustifolia* (Schard.) Nees & Mart. (Kiverling, 2001).

Observaciones

Se realizaron tres jornadas de observación desde el 20 de septiembre al 5 de octubre de 2011 y siete jornadas desde el 23 de febrero al 12 de abril de 2017 en el período de 11 a 19 hs sumando un total de 30 horas de observación. El último día de cada fecha los nidos fueron extraídos para su descripción.

Para la extracción de los nidos se utilizó la metodología propuesta por Sakagami & Michener (1962). Se utilizó un calibre para las mediciones en el campo. Los ejemplares adultos fueron capturados y conservados en paraformaldehído al 4% para su posterior disección. Los especímenes fueron depositados en la colección entomológica del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires.

Estudio en laboratorio

Los nidos de observación (Fig. 1) fueron cons-

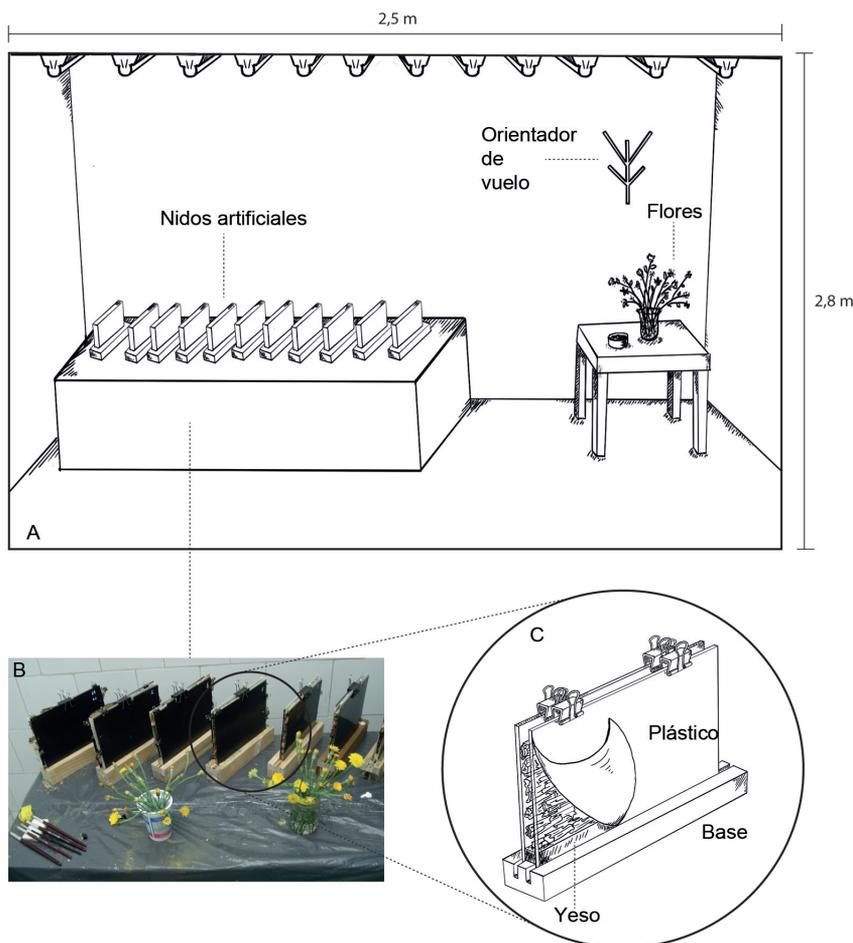


Fig. 1. Insectario. A, habitación donde se mantuvieron los nidos artificiales de *Augochlora phoemone*. Se colocó un orientador de vuelo sobre las fuentes de alimento (flores y miel diluida en agua) que se renovaban diariamente. B, nidos artificiales donde fueron colocadas las hembras colectadas del ambiente. C, detalle de nido artificial: base de madera en la cual se insertaron los vidrios separados por 1 cm. En la base se colocó yeso para mantener la humedad y la cavidad fue llenada con madera de *Salix* sp. como sustrato de nidificación. Las paredes de vidrio fueron cubiertas por plástico negro flexible para permitir la observación.

truidos con dos paneles de vidrio de 20 x 30 cm, separados por 1cm, insertos en una base de madera alargada. En el fondo se colocó una capa de yeso para mantener la humedad. La cavidad entre los dos paneles fue llenada con fetas de madera blanda de *Salix* sp. en descomposición. El sustrato de nidificación fue obtenido de troncos en descomposición hallados en el ambiente donde usualmente nidifican las especies de *Augochlora* en condiciones naturales, y esterilizado en freezer antes de usarlo. La superficie externa de cada vidrio fue cubierta con una lámina de plástico negro para evitar el ingreso de luz al interior del nido y permitir la observación.

El insectario fue construido en el Museo de

Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina, de manera similar a los descritos por Batra (1964) y Stockhammer (1966). En una habitación de 2,0 x 2,5 m y 2,8 m de alto con paredes cubiertas con azulejos blancos y techo de yeso se instalaron 12 tubos fluorescentes de 45 wats que permanecían encendidos nueve horas por día (de 9:00 a 18:00). Este ciclo diario de luz simulaba las condiciones del ambiente natural en el que vive la especie. Las condiciones climáticas (temperatura y humedad) dentro del insectario no fueron controladas, para permitir la actuación de las fluctuaciones climáticas naturales del exterior. Los nidos de observación fueron colocados sobre un banco de madera

a 0,8 m del suelo enfrentados a un orientador de vuelo amarillo en forma de Y ubicado en la pared (Fig. 1). Diariamente se colocaban flores frescas y solución azucarada (60% miel y 40% agua) para asegurar la provista de polen y néctar.

Las 17 hembras de *A. phoemonoe* introducidas en el insectario fueron colectadas durante la primavera (Septiembre-Octubre) de 2008 y 2009 en áreas naturales y parques de Buenos Aires. Éstas fueron marcadas en el escudo con distintos colores de esmalte para uñas y se colocaron en pequeños agujeros del sustrato del nido de observación. Siete hembras murieron sin iniciar ningún tipo de construcción. Diez hembras comenzaron a construir su propio nido, cinco de ellas continuando el pequeño agujero donde fueron colocadas, y las restantes seleccionaron un lugar diferente. Dos hembras murieron antes de terminar la primera celda. Se obtuvieron ocho nidos que contenían la hembra fundadora colectada en el ambiente y al menos una hembra hija.

Observaciones

Los ocho nidos fueron observados diariamente desde la introducción de la hembra fundadora hasta el momento de apertura de los nidos al final de la temporada (mediados de marzo). Cada jornada de observación fue realizada entre las 8 y las 20 hs sumando en promedio 45 hs de observación por nido. Durante cada jornada cada nido fue observado de manera continua durante 20 min. en todos los casos por el mismo observador, el orden en que los nidos eran observados fue asignado aleatoriamente en cada jornada para evitar sesgos. Fue utilizado el método focal para muestreo de animales en el cual se sigue a un individuo focal en la medida de lo posible durante un período de muestra (Altmann, 1974). De este modo se registró el movimiento de cada individuo durante el proceso de construcción. Se registraron las etapas del proceso de construcción del nido durante toda la temporada y al finalizar ésta, los nidos fueron abiertos para su descripción.

Descripción de las estructuras de nidificación

Los nidos colectados en el campo y los obtenidos en el insectario fueron abiertos para la descripción de la estructura de nidificación bajo lupa binocular. Fue registrada la distancia mínima a la que se encontraban las entradas, diámetro del orificio de entrada, longitud y diámetro del túnel de ingreso, disposición de las celdas, tamaño de las celdas (profundidad y diámetro), grosor de la pared y contenido. Se presentan los valores

mínimos-máximos, la media, desvío y número de muestras.

Se utilizó la prueba *U* de Mann Whitney para comparar el tamaño de celda (profundidad/diámetro de la cavidad de la celda) de *A. phoemonoe* y *A. amphitrite* (valores de *A. amphitrite* obtenidos de Dalmazzo & Roig-Alsina, 2012)

RESULTADOS

Estructura de los nidos

En septiembre de 2011 se hallaron dos nidos debajo de la corteza de un tronco caído de *Erythrina crista-galli* en parcial estado de descomposición. Las abejas pasaban por una grieta en la corteza para acceder a un sector limitado de sustrato blando rodeado de madera dura. En febrero de 2017 se encontraron tres nidos en un tronco caído de *Salix* sp. en descomposición.

Los orificios de entrada se encontraban a 3 cm de profundidad debajo de la corteza del tronco de *Erythrina* y sobre la superficie cortical en el caso de *Salix*, rodeados por un anillo de 1–2 mm de espesor formado por partículas de madera molida compactada (Fig. 2).

Los orificios de entrada al nido medían 0,65–0,80 cm ($\bar{x}=0,74$ cm \pm 0,6 mm, $n=5$) de diámetro y de estos se continuaba un túnel de 5–7 cm ($\bar{x}=6$ cm \pm 0,89 cm, $n=5$) de longitud aproximada y 0,50–0,65 cm ($\bar{x}=0,6$ cm \pm 0,5 mm, $n=5$) de diámetro. No se encontraron túneles ramificados. Las paredes de los túneles se encontraban revestidas de partículas de madera molida compactada. Estos desembocaban en un conjunto de 4–8 ($\bar{x}=5\pm 1$, $n=5$) celdas agrupadas y apoyadas sobre las porciones de madera dura que limitaban el sector de sustrato blando, sin dejar una cavidad circundante, dispuestas con distintas orientaciones (Fig. 3). Las celdas estaban construidas con partículas de madera molida compactada. La superficie externa se presentaba irregular, y la interna lisa y brillante, recubierta con una sustancia de apariencia cerosa. La forma de las celdas era oval, con la superficie inferior ligeramente aplanada. Las medidas fueron: 0,85–1,20 cm ($\bar{x}=0,93$ cm \pm 0,7 mm, $n=27$) de profundidad, 0,30–0,40 cm ($\bar{x}=0,34$ cm \pm 0,3 mm, $n=27$) el diámetro de entrada de la celda, 0,40–0,50 cm ($\bar{x}=0,43$ cm \pm 0,3 mm, $n=27$) el diámetro mayor de la cavidad y 0,5–0,15 mm ($\bar{x}=0,10$ mm \pm 0,3 mm, $n=27$) el grosor de la pared. La entrada de las celdas presentaba un tapón con forma de plato, con la superficie exterior cóncava y lisa en ambas caras, construido del mismo material que la pared de la celda y de

1–1,5 mm de grosor.

En el insectario fue posible observar la construcción de hasta tres nidos por nido de observación. La distancia mínima a la que se encontraban los orificios de entrada de los nidos construidos en este nido de observación fue de 3 cm. Un nido fue totalmente construido en el yeso de la base de los nidos de observación, con una estructura similar a la de los nidos construidos en madera por lo que las medidas se presentan en promedios para los ocho nidos.

Las entradas de los nidos presentaban un anillo de 1–2 mm de espesor formado por partículas molidas compactadas de 0,60–0,75 cm ($\bar{x} = 0,67 \text{ cm} \pm 0,5 \text{ mm}$, $n=8$) de diámetro del mismo color y apariencia que el resto de la superficie del material de nidificación (yeso o madera). Del orificio de entrada se continuaba un túnel de 0,40–0,60 cm ($\bar{x} = 0,57 \text{ cm} \pm 0,6 \text{ mm}$, $n=8$) de diámetro y 3,00–7,00 cm ($\bar{x} = 4,51 \text{ cm} \pm 1,41 \text{ cm}$, $n=8$) de longitud que se extendía hacia el centro del nido de observación. No se encontraron túneles ramificados. Las paredes de los túneles se encontraban revestidas de partículas de madera molida compactada. En el caso del nido construido en yeso, las paredes estaban revestidas de partículas de yeso aglutinadas. El túnel conducía a un racimo de 4–10 celdas ($\bar{x}=7 \pm 2,26$, $n=8$) dispuestas una junto a otra, de manera que el racimo adoptaba una forma aplanada del espesor de una celda, debido a la presencia de los vidrios laterales. Las celdas estaban orientadas en todas direcciones. En todos los nidos el racimo de celdas presentaba una parte rodeada por una galería de diámetro similar al del túnel de ingreso y el racimo se hallaba sostenido a esta cavidad por pilares, mientras que la otra porción se encontraba apoyada sobre el vidrio que conformaba el nido de observación (Fig. 4).

En el insectario las celdas estaban construidas con partículas de madera molida compactada. La superficie externa se presentaba irregular, y la interna lisa y brillante, recubierta con una sustancia de apariencia cerosa. En el caso del nido construido en yeso, las celdas estaban construidas con partículas de yeso aglutinadas. La superficie interna era brillante. La forma de las celdas era oval, con la superficie inferior ligeramente aplanada, las medidas fueron: 0,85–1,45 cm ($\bar{x}=1,10 \text{ cm} \pm 0,19 \text{ cm}$, $n=60$) de profundidad, 0,30–0,45 cm ($\bar{x}=0,37 \text{ cm} \pm 0,5 \text{ mm}$, $n=60$) el diámetro de entrada de la celda, 0,40–0,60 cm ($\bar{x}=0,47 \text{ cm} \pm 0,4 \text{ mm}$, $n=60$) el diámetro mayor de la cavidad y 0,2–2,5 mm ($\bar{x}=0,9 \text{ mm} \pm 0,8 \text{ mm}$, $n=60$) el grosor de la pared. La entrada de



Fig. 2. Orificio de entrada al nido en tronco de *Salix* sp en Reserva Ecológica Ciudad Universitaria. Se observa anillo de aserrín y la cabeza de una hembra de *Augochlora phoemonoe*. Línea de escala: 0,50 cm.

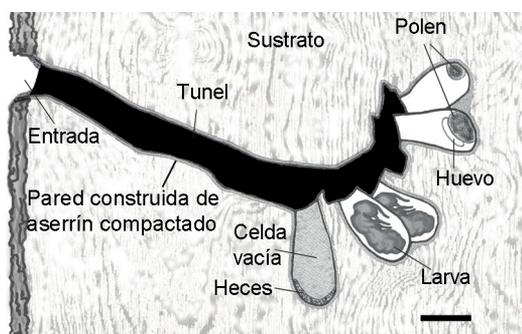


Fig. 3. Corte en vista lateral de nido de *Augochlora phoemonoe* construido en tronco caído de *Erythrina crista-galli*. Línea de escala: 0,50 cm.

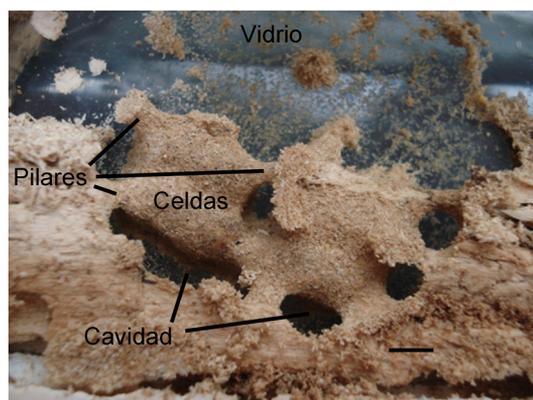


Fig. 4. Vista lateral de un nido de *Augochlora phoemonoe* construido en insectario. Línea de escala: 0,50 cm.

las celdas presentaba un tapón con forma de plato, con la superficie exterior cóncava, construido del mismo material que la pared de la celda y de 2 mm de grosor.

El tamaño de las celdas construidas por A.

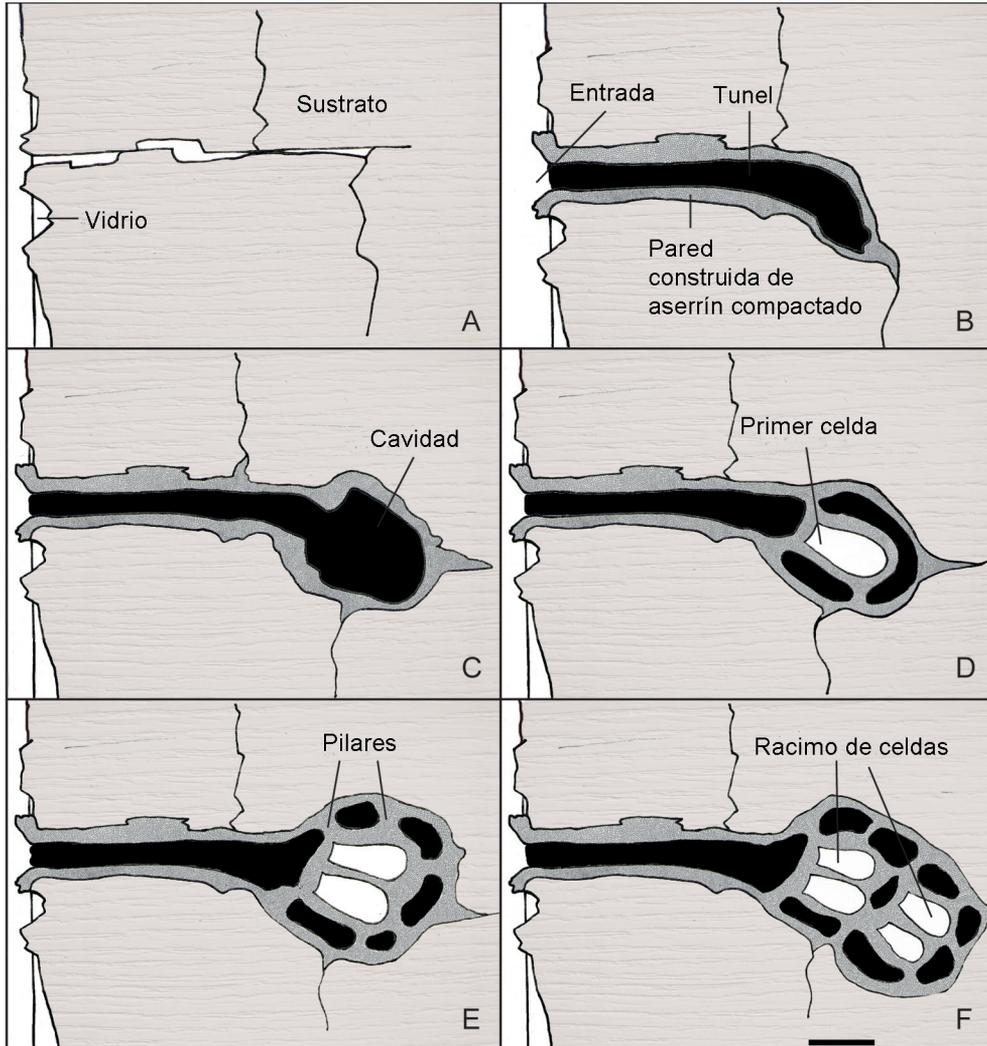


Fig. 5. Vista lateral del proceso de construcción de un nido de *Augochlora phoemonoe*. A, sustrato en el cual fue introducida la hembra fundadora. B, construcción de la entrada, rodeada por un anillo de aserrín, y el túnel principal. C, formación de la cavidad en la que se ubicará la primer celda sostenida por pilares (D). E, extensión de la cavidad y construcción de la segunda celda sostenida por pilares a las paredes de la cavidad. F, racimo de cuatro celdas. Línea de escala: 1 cm.

phoemonoe ($\bar{x} = 2,34$, $n = 60$) no presentó diferencia estadísticamente significativa con las construidas por *A. amphitrite* ($\bar{x} = 2,32$; $n = 72$; prueba *U* de Mann Whitney, $p = 0,31$).

Proceso de construcción

En los ocho nidos del insectario la construcción comenzó durante la primera y segunda noche luego de que la hembra fundadora era introducida en el nido de observación. Las abejas comenzaban a construir el túnel de ingreso de afuera hacia adentro siendo el anillo de entrada al túnel la primera estructura que forman (Fig.

5). Se observó que siguieron los espacios que quedaban libres entre las fetas de madera, y en el caso del yeso, excavaron completamente el túnel. Delimitaban este espacio recubriéndolo con partículas de madera que cortaban con las mandíbulas y las aglutinaban para formar una capa muy compacta que recubría las paredes del túnel. Al final del túnel excavaba una cavidad de 2–6 cm de diámetro máximo, recubriendo sus paredes con partículas de madera, del mismo modo que lo hacía en el túnel (Fig. 5).

El proceso de excavación y tapizado del túnel y la cavidad tomó de 4 a 6 días.

La construcción de la primera celda comenzaba con la de un pilar en el que se apoyaría luego la celda. Desde el pilar comenzaba a moldear la celda desde la parte posterior hacia la porción anterior utilizando partículas de madera que obtenía del material circundante, mientras agrandaba la cavidad (Fig. 5). En todos los casos, uno de los costados de esta celda se apoyaba en el vidrio del nido de observación. La construcción de una celda tomó de 24 a 48 horas. La segunda celda comenzaba a construirse de 48 a 72 horas después de haber provisionado y cerrado la primera celda. La segunda celda se apoyaba a una de las paredes de la primera celda y al vidrio del nido de observación (Fig. 5).

En todos los nidos, el túnel, la cavidad y de una a cuatro primeras celdas fueron construidas por la hembra fundadora durante la etapa solitaria. Cuando las hembras hijas emergían, la construcción de las celdas restantes y la ampliación del nido fue realizada por éstas. No se observó reutilización de celdas.

Remoción, transporte, compactación y aglutinación de partículas de madera

Mediante estos procesos las hembras modifican el sustrato, excavan túneles y cavidades, los tapizan y construyen pilares de sostén y celdas. Se observó que mientras cortan y separan con las mandíbulas pequeñas partículas de madera (aserrín), dan golpeteos constantes con las antenas sobre la superficie del sustrato. Luego forman una pelotita de 3 mm de diámetro aproximadamente con los tres pares de patas, girando el cuerpo hacia adelante, sobre sí mismas. Una vez que la pelotita está formada, la sostienen con las patas medias y traseras, y curvando el metasoma se adelantan para transportarla una distancia de 3 a 5 cm por las cavidades del nido utilizando el primer y segundo par de patas. Este proceso toma de 20 a 70 segundos. En otro lugar, desarman la pelotita dándole golpecitos con los últimos segmentos metasomales. Luego compactan estas partículas de aserrín contra la superficie del sustrato. La compactación consiste en movimientos y golpeteos con los últimos tergos metasomales sobre las partículas de aserrín lo que provoca la reducción del espacio entre las partículas generando una cubierta menos porosa y más compacta, que tapiza las cavidades y forma estructuras como paredes de celdas y pilares. A su vez las partículas son aglutinadas de modo que resultan en superficies y estructuras compactas y de aspecto humedecido. Es posible que secreciones glandulares intervengan en el proce-

so de aglutinación para permitir la adherencia de las partículas compactadas.

Composición y contenido de los nidos

Los dos nidos hallados en primavera estaban activos ya que se encontraron una y dos hembras adultas y celdas con estadios inmaduros, huevos recién depositados y celdas con la masa de polen incompleta. La masa de polen, ubicada en la porción posterior y sobre la pared plana de la celda, era húmeda, de forma aproximadamente esférica con la superficie de apoyo aplanada y medía 0,35 cm de largo, 0,40 cm de ancho y 0,43 cm de alto aproximadamente. El huevo era de color blanquecino y medía 0,40 cm de largo por 0,10 cm de ancho. Estaba depositado en la superficie superior de la masa de polen, en sentido longitudinal a lo largo de la celda.

Los tres nidos hallados a fines de verano presentaron de una a cuatro hembras adultas y el 67% de las celdas contenía heces mientras que 33% presentaron estadios de pupa (N=12), siendo 3/1 la proporción macho/hembra. Esto indica que los nidos estaban entrando al período de inactividad, en el cual emerge mayor cantidad de machos.

Los nidos de insectario se encontraban entrando al período de inactividad ya que presentaban de una a cuatro hembras adultas por nido, el 85 % de las celdas contenían heces y 15 % de las celdas contenían pupas (N=60) siendo 3/1 la proporción macho/hembra.

DISCUSIÓN

Augochlora phoemonoe presenta dos tipos de estructura de nidificación que estarían asociados a la configuración de las partes de madera blanda del sustrato. En los nidos construidos en troncos (*Erythrina crista-galli* y *Salix* sp.) hallados en la Reserva de la Ciudad Universitaria, las celdas se encontraron agrupadas hacia el final del túnel, ubicadas entre los espacios limitados por porciones de madera dura sobre las cuales se apoyaban, y no presentaban una cavidad circundante ni pilares. Las celdas habían sido construidas en las porciones de madera blanda en estado de descomposición más avanzado y de esta manera quedaban rodeadas por las porciones de madera dura que se encontraban en menor estado de descomposición. La disposición natural de la madera blanda entre las vetas de madera más dura impediría la formación de racimos sostenidos por pilares a una cavidad ya que restringe el espacio en todas las dimensiones y por lo tanto las celdas

deben ser ubicadas de manera oportunista en los espacios blandos que se encuentran naturalmente de forma irregular.

En sustrato blando, la estructura observada fue un túnel que conduce a un racimo de celdas dispuesto dentro de una cavidad y sostenido por un número variable de pilares. Esta estructura fue observada en los nidos del insectario construidos en madera blanda de *Salix* sp. y en yeso. Contrario a lo hallado en la naturaleza, las fetas de madera con las que se llenaron los nidos de observación presentaban todas el mismo grado de descomposición (avanzado), formando un sustrato uniformemente blando, al igual que el yeso. De esta manera, las abejas solo encontraban porciones duras en los laterales (vidrio), pudiendo construir celdas agrupadas en forma de racimo que crecían hacia las restantes direcciones espaciales (arriba-abajo, anterior-posterior) y se sostenían a una cavidad por pilares.

Debido al espacio reducido que se dejó entre los paneles de vidrio en el nido de observación, en todos los casos una de las paredes del racimo estaba apoyada al vidrio mientras la otra estaba rodeada por una cavidad del diámetro similar al túnel de ingreso, y el racimo tenía forma plana. Esta adaptación de la forma del racimo al espacio del sustrato de nidificación también fue observada en los nidos de observación de *A. pura* estudiados por Stockhammer (1966) quien describió nidos aplanados y formas intermedias.

Ambas estructuras de nidificación presentan en común un orificio de entrada rodeado por un anillo de partículas de madera compacto y un túnel no ramificado que conduce a las celdas. En ambos casos la disposición de las celdas no parece seguir ningún patrón, observándose un número variable de celdas orientadas en todas direcciones y dispuestas de manera radiada en los nidos hallados en troncos y siguiendo el mismo plano en los nidos de insectario.

En todos los nidos la construcción comenzó por el orificio y túnel de ingreso, de afuera hacia adentro y el proceso de construcción tomó hasta seis días. El proceso de construcción y aprovisionamiento de una celda tomó de 1 a 3 días. Estas estructuras fueron realizadas por la hembra fundadora y cuando la primera hembra hija emergía, ésta continuaba con la construcción del nido.

Las variaciones en la estructura de nidificación encontradas en *A. phoemonoe* parecen ser comunes para las especies del género. Las celdas apoyadas a sustrato duro, sin cavidad circundante y los racimos sostenidos a una cavidad por pilares en sustrato blando fueron observadas en

nidos de *A. amphitrie* construidos respectivamente en madera dura de “quebracho colorado” (*Schinopsis* sp.) y en madera blanda de Sauce (*Salix* sp.) (Dalmazzo & Roig Alsina, 2012).

La estructura de nidificación predominante en las especies de Augochlorini es en forma de racimo de celdas, sostenido a las paredes de una cavidad por pilares, siendo el sustrato lo que varía (Eickwort & Sakagami, 1979; Danforth & Eickwort, 1997; Engel, 2000). Si bien son pocas las especies de *Augochlora s. str.* para las que se conoce la nidificación, es notable la variación encontrada en la estructura de sus nidos, en forma de racimos dentro de una cavidad para algunas especies (*A. pura*, *A. esox* (Vachal), *A. amphitrite*) y celdas a lo largo de un túnel en otras (*A. isthmii* Schwarz y *A. alexanderi* Engel) (Stockhammer, 1966; Zillikens *et al.*, 2001; Wcislo *et al.*, 2003; Dalmazzo & Roig Alsina, 2012). La capacidad de construcción de diferentes estructuras de nidificación le permite a las especies de este subgénero adaptarse a la variabilidad del estado de descomposición de la madera que constituye el sustrato de nidificación. Esta plasticidad no es exhibida por otros Augochlorinos que nidifican en el suelo ya que el sustrato presenta consistencia uniforme, al menos en la porción ocupada por el mismo nido. Es destacable que en el presente trabajo un nido de *A. phoemonoe* fue construido completamente en yeso. Este sustrato muestra uniformidad en cuanto a la dureza comparable a la de algunos tipos de suelo. En este caso la forma del nido fue de racimo, indicando que este sería el patrón de nidificación seguido por *Augochlora s. str.* siempre que la dureza y el espacio del sustrato lo permitan (yeso y madera blanda). Esta aceptación de otro tipo de sustrato fue encontrada por otros autores en la especie solitaria *A. pura*, que nidificó en papel y en suelo en condiciones de laboratorio (Stockhammer, 1966; Barrows, 1973).

Eickwort y Sakagami (1979) clasificaron las estructuras de nidificación de Augochlorini sobre la base de los siguientes aspectos: disposición de las celdas (celdas separadas o agrupadas en racimos), conexión del túnel principal con las celdas (presencia o no de túneles secundarios) y orientación espacial de las celdas. En esta clasificación el grupo *Augochlora*, grupo monofilético de géneros, es el que presenta mayor variación en las estructuras y sustratos de nidificación, con especies que nidifican en el suelo construyendo racimos (*Augochlorella*, *Pereirapis*), especies que nidifican en madera en descomposición y pueden construir racimos como también celdas dispuestas al final de un túnel (*Augochlora s.*

str.) y especies que nidifican en el suelo construyendo celdas sésiles que desembocan a lo largo del túnel principal (subgénero *Oxystoglossella* de *Augochlora*). En el estudio de la arquitectura de nidos de Eickwort y Sakagami (1979), las especies de *Augochlora s. str.* se clasifican en el modelo por formar racimos de celdas de paredes delgadas dentro de una cavidad formada previamente, tomando como referencia el estudio de la especie solitaria *A. pura*. En algunos nidos de *A. pura* se observó también que la hembra construye las celdas y luego forma una cavidad que las rodea para separar el racimo del sustrato (Stockhammer, 1966; Eickwort & Sakagami, 1979). En el caso de *A. phoemonoe*, en laboratorio, la cavidad es excavada previamente a la construcción de las primeras celdas, luego esta cavidad se va agrandando a medida que se van sumando celdas al racimo.

Los hallazgos del presente estudio pueden analizarse a la luz de la hipótesis que considera que *Augochlora s. l.* evolucionó desde un ancestro relacionado a *Augochlora* y *Pereirapis*; este antecesor probablemente nidificaba en el suelo en forma de racimo (Eickwort & Sakagami 1979; Damfoth & Eickwort, 1997). Al mismo tiempo, desarrolló un estilo flexible de arquitectura de nido para utilizar de manera eficiente un sustrato irregular como la madera en descomposición. Según esta hipótesis *Oxystoglossella* deriva de *Augochlora* y regresó a utilizar el suelo como sustrato, adoptando *de novo* la estructura de nidificación de celdas sésiles dispuestas al final de un túnel, sin racimo ni cavidad circundante (Eickwort & Sakagami, 1979). Las estructuras de nidificación descritas en este estudio permiten suponer que el patrón de nidificación sería el de una cavidad y dentro de ésta un racimo de celdas sostenido por pilares; mientras que la capacidad de construir nidos sin cavidad circundante y con celdas apoyadas al sustrato es una estrategia de adaptación a la variación de la dureza del sustrato en las especies que nidifican en madera en descomposición (*Augochlora s. str.*). Si bien hasta el momento solo se dispone de la clasificación morfológica de la arquitectura de nidos y posibles escenarios evolutivos de las mismas propuestos por Sakagami y Eickwort (1979) para la tribu Augochlorini, los datos obtenidos en el presente estudio aportarían para la realización de un futuro análisis filogenético que confirme o modifiquen estas propuestas.

La orientación horizontal de las celdas parecería ser un carácter conservado (Eickwort & Sakagami, 1979), sin embargo, en este estudio se observó que aún en las formas de racimo dentro

de una cavidad, la orientación de las celdas es en todas direcciones, horizontal, vertical y oblicua. La reutilización de celdas fue considerada común en *Augochlora* (Eickwort & Sakagami, 1979), sin embargo este comportamiento no fue observado en *A. phoemonoe*.

La adaptación al sustrato que presenta *A. phoemonoe* posibilita la aceptación de nidos artificiales. Los hallazgos del presente estudio proveen herramientas para la cría artificial de esta abeja silvestre posibilitando futuros estudios fisiológicos y comportamentales.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al personal de la Reserva Ecológica de la Ciudad Universitaria de la Universidad Nacional del Litoral, Juan Almirón y Cristian Walker, por su cooperación. A Rocío González-Vaquero y Carla Ghiglione por su ayuda en el insectario y en el campo respectivamente. Agradezco a Arturo Roig Alsina y un revisor anónimo por los valiosos aportes realizados al manuscrito. Este estudio fue realizado con fondos ANPCyT, Argentina, 2007-1238, and CONICET, Argentina, PIP 2011-0288.

REFERENCIAS

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior-sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Barrows, E.M. 1973. Soil nesting by wood-inhabiting halictine bees, *Augochlora pura* and *Lasioglossum coeruleum* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 46 (4): 496-499.
- Batra, S.W.T. 1964. Behavior of the social bee, *Lasioglossum zephyrum*, within the nest (Hymenoptera: Halictidae). *Insectes Sociaux* 11 (2): 159-186.
- Brosi, B.J.; Smith-Pardo, A.H. & V.H. Gonzalez. 2006. A new wood-nesting *Neocorynura* (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) from Costa Rica, with notes on its biology. *Zootaxa* 1189: 55-68.
- Dalmazzo, M. & A. Roig-Alsina. 2011. Revision of the species of the New World genus *Augochlora* (Hymenoptera, Halictidae) occurring in the southern temperate areas of its range. *Zootaxa* 2750: 15-32.
- Dalmazzo, M. & A. Roig-Alsina. 2012. Nest structures and notes on social behavior of *Augochlora amphitrite* (Schrottky) (Hymenoptera, Halictidae). *Journal of Hymenoptera Research* 26: 17-29.
- Dalmazzo, M. & A. Roig-Asina. 2015. Social biology of *Augochlora (Augochlora) phoemonoe* (Hymenoptera, Halictidae) reared in laboratory nests. *Insectes Sociaux* 62: 315-323.
- Danforth, B.N. & G.C. Eickwort. 1997. The evolution of social behavior in the augochlorine sweat bees

- (Hymenoptera: Halictidae) based on a phylogenetic analysis of the genera. En: Choe, J.C. & B.J. Crespi (eds.) *The evolution of social behavior in insects and arachnids*, pp. 270-292, Cambridge University Press.
- Eickwort, G.C. 1969. Tribal positions of Western Hemisphere green sweat bees, with comments on their nest architecture (Hymenoptera: Halictidae). *Annals of the Entomological Society of America* 62: 652-660.
- Eickwort, G.C. & S.F. Sakagami. 1979. A classification of nest architecture of bees in the tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae; Halictinae), with description of a Brazilian nest of *Rhinocorynura inflaticeps*. *Biotropica* 11: 28-37.
- Engel, M.S. 2000. Classification of the bee tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 1-90.
- Garibaldi, L.A.; Steffan-Dewenter, I.; Winfree, R.; Aizen, M.A.; Bommarco, R.; Cunningham, S.A.; et al. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 339(6127): 1608-1611.
- Kiverling, M.A. 2001. Flora fanerógama de la Reserva Ecológica de la Ciudad Universitaria Paraje El Pozo. Santa Fe, Argentina” Tesina de Licenciatura en Biodiversidad. Universidad Nacional del Litoral
- Michener, C.D. 2007. *The bees of the world*. 2nd Ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore y Londres.
- Moure, J.S. 2007. *Augochlorini Beebe, 1925*. En: Moure, J.S.; Urban, D. & G.A.R.Melo (eds.) *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. Sociedade Brasileira de Entomologia. Curitiba.
- Peters, V.E.; Carroll, C.R.; Cooper, R.J.; Greenberg, R.; & M. Solis. 2013. The contribution of plant species with a steady-state flowering phenology to native bee conservation and bee pollination service. *Insect Conservation and Diversity* 6: 45-46.
- Pitts Singer, T.L. & J.H. Cane. 2011. The alfalfa leafcutting bee *Megachile rotundata*: the world’s most intensively managed solitary bee. *Annual Review of Entomology* 56: 221-237.
- Sakagami, S.F. & C.D. Michener. 1962. The nest architecture of the sweet bees (Halictinae), a comparative study. University of Kansas Press, Lawrence.
- Slaa, E.J.; Sanchez-Chaves, L.A.; Malagodi-Braga, K.S. & F.E. Hofstede. 2006. Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. *Apidologie* 37: 293-315.
- Stockhammer, K.A. 1966. Nesting habit and life cycle of a sweet bee, *Augochlora pura*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 39: 157-192.
- Tierney, S.M.; Gonzales-Ojeda, T. & W.T. Wcislo. 2008a. Nesting biology and social behavior of *Xenochlora* bees (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) from Perú. *Journal of the Kansas Entomological Society* 81(1): 61-72.
- Tierney, S.M.; Gonzales-Ojeda, T. & W.T. Wcislo. 2008b. Biology of a nocturnal bee, *Megalopta apra* (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini), from the Panamanian highlands. *Journal of Natural History* 42(27-28): 1841-1847.
- Tierney, S.M.; Sanjur, O.; Grajales, G.G.; Santos, L.M.; Bermingham, E. & W.T. Wcislo. 2012. Photic niche invasions: phylogenetic history of the dim-light foraging augochlorine bees (Halictidae). *Proceedings of the Royal Society B* 279 (1729): 794-803.
- Velthuis, H.H.W. & A. van Doorn. 2006. A century of advances in bumble bee domestication and the economic and environmental aspect of its commercialization for pollination. *Apidologie* 37 (4): 421-451.
- Waser, N.M. & J. Ollerton (eds.) 2006. Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization. University Chicago Press, Chicago and London.
- Wcislo, W.T.; González, V.H. & M. S. Engel. 2003. Nesting and social behavior of a wood-dwelling Neotropical bee, *Augochlora isthmii* (Schwarz), and notes on a new species, *A. alexanderi* Engel (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 76(4): 588-602.
- Zillikens, A.; Steiner, J. & Z. Mihalkó. 2001. Nest of *Augochlora (A.) esox* in bromeliads, a previously unknown site for sweat bees (Hymenoptera: Halictidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36(2): 137-142.

Doi: 10.22179/REVMACN.20.560

Recibido: 2-XI-2017
Aceptado: 14-V-2018