1. INTRODUCCIÓN.

Los abejorros, así como el resto de las abejas, las avispas y las hormigas, son insectos que pertenecen al orden Hymenoptera. Dentro de este orden, se encuentran clasificados como parte de la familia Apidae, caracterizada porque las hembras tienen corbículas para almacenar el polen que transportan al nido, y dentro de esta familia, los abejorros del género *Bombus* forman parte de la subfamilia Bombinae (DiTrani 1999).

El género *Bombus* incluye alrededor de 200 especies, de abejas grandes, robustas y densamente cubiertas de pelos. En México y Centroamérica existen 7 subgéneros que albergan a 19 especies (Labougle 1990).

La especie objeto de este estudio, *B. ephippiatus*, pertenece al subgénero *Pyrobombus* (Williams 1998). Según la forma de alimentación de la cría, los abejorros del género *Bombus*, se dividen en dos grupos: "constructores de bolsas" y "almacenadores de polen". Las especies pertenecientes al grupo de los constructores de bolsas se caracterizan por construir en un lado del grupo de larvas, envueltas con una mezcla de cera y polen, un receptáculo en forma de taza sin fondo en el cual las obreras depositan una mezcla de polen y néctar que después es forzado hacia abajo del grupo de larvas para que éstas se alimenten (Alford 1975).

Los abejorros catalogados como almacenadores de polen no construyen el receptáculo antes mencionado, sino que el néctar y el polen son regurgitados directamente a las larvas por las obreras nodrizas (Alford 1975). Según Chavarría-Villaseñor (1996), la especie *B. ephippiatus*, pertenece al grupo de los almacenadores de polen.

B. ephippiatus es una especie neotropical de montaña cuya distribución se extiende desde México hasta Panamá (Labougle 1990; Chavarría-Villaseñor 1996). En México está reportada para casi todo el territorio nacional, desde Chihuahua hasta Chiapas. Y su distribución altitudinal se reporta desde 800 hasta 3400 msnm (Chavarría-Villaseñor 1996).

Según diversos autores, *B. ephippiatus* es una especie muy variada en coloración, sin embargo, en México en general presenta un patrón de coloración en el cual predomina el amarillo, presentando como característica distintiva algunos pelos de color rojizo en los costados de los tergos 3 a 5. Las reinas miden entre 1.6 y 2.0 cm, las obreras entre 1.0 y 1.5 cm y los machos entre 1.2 y 1.5 cm (Labougle 1990; Chavarría-Villaseñor 1996).

Aunque el ciclo de desarrollo colonial de *B. ephippiatus* no ha sido bien estudiado ni descrito, en general el ciclo de una colonia de *Bombus*, según Prys-Jones y Corbet (1987), se describe de la siguiente forma:

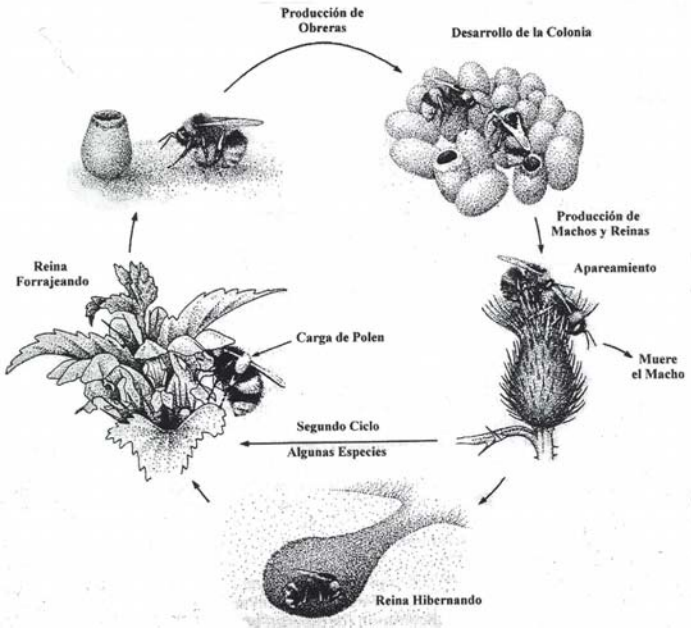

Figura 1. Modelo general del ciclo de desarrollo de una colonia de *Bombus* Tomado de Prys-Jones & Corbet (1987).

1.1 Apareamiento.

Las reinas nuevas producidas en una colonia abandonan el nido aproximadamente a los cinco días de haber eclosionado, que es el momento en que están listas para aparearse y ser fecundadas, mientras que los machos dejan el nido cuando tienen entre 2 y 4 días de vida; durante algunas semanas éstos viven solitarios en la búsqueda de una reina de su misma especie para fecundarla. Cuando el macho encuentra una reina, vuela hacia ella y trata de aferrarse a su tórax para derribarla y una vez en el suelo trepa sobre ella tratando de copular con ella agarrándola con sus patas. Al lograrse la cópula, el aguijón de la reina es protruido por lo que el macho tiene que soltarse de la reina y cae sobre el escutelo de su propio tórax para evitar ser aguijoneado; la pareja permanece entonces unida únicamente por sus partes genitales y se mantienen así desde unos cuantos minutos hasta una hora o más (Alford 1975).

En cuanto al comportamiento de apareamiento de especies del subgénero *Pyrobombus*, se han visto machos de *B. hypnorum* y *B. pratorum*, ambas especies europeas, realizando vuelos en rutas diarias establecidas y deteniéndose en algunos lugares para dejar marcas de olor con la supuesta finalidad de atraer a las reinas a dichos sitios para que la próxima vez que el macho pase por ahí, encuentre alguna reina y la pueda copular. Se han observado parejas de *B. nearcticus* y *B. huntii*, especies norteamericanas de *Pyrobombus,* volar de regreso a las colonias y entrar a ellas; se cree que estas parejas se mantienen unidas después del apareamiento y luego regresan a la colonia de la reina ya que no se han observado machos de especies de *Pyrobombus* que intenten copular con reinas dentro del nido, mientras que sí se han visto machos de *B.*

huntii tratar de aparearse con reinas al vuelo, trepando por paredes o sobre el suelo (Hobbs 1967).

1.2 Hibernación.

Luego del apareamiento, las reinas jóvenes recién fecundadas abandonan el nido y comunmente se dispersan lejos de él, buscando un lugar para hibernar. Generalmente, estas reinas se entierran en el suelo, en una cámara de forma ovalada que ellas mismas excavan. Dicha cámara mide entre 2.5 y 3.0 cm de diámetro para especies presentes en Inglaterra pero varía según el tamaño del individuo y normalmente se ubica en bancos de tierra o en laderas con pendientes moderadas orientadas hacia el norte o noroeste preferentemente. La profundidad a la que hibernan las jóvenes reinas, varía según la especie de que se trate (Michener 1974; Alford 1975).

Las condiciones del suelo son fundamentales para el bienestar de las reinas que están hibernando. Es necesario que el hibernáculo esté en un sitio con buen drenaje para evitar que se inunde matando a la reina. No obstante, los sitios donde el suelo se encuentra muy seco también son evadidos, probablemente para evitar la desecación, además de que un suelo muy seco y suelto complicaría demasiado la excavación del hibernáculo (Alford 1975). De lo antes dicho, se observa que los abejorros prefieren suelos relativamente húmedos para hibernar.

Para que un lugar sea adecuado para la hibernación debe cumplir ciertas características: poca iluminación y que el suelo esté relativamente húmedo. Cuando estas condiciones se cumplen, la reina comienza a excavar y le tomará entre una y dos horas completar la construcción de su hibernáculo. Durante la hibernación, las reinas

permanecen acostadas sobre sus alas, o encogida sobre sus patas como si estuviesen muertas (Sladen 1912; Alford 1975). Que una reina de *Bombus* entre en hibernación depende estrictamente de la especie de la cual se trate y no de las condiciones del nido o los cambios ambientales (Alford 1975).

Hobbs (1967) observó reinas de especies de *Bombus* pertenecientes al subgénero *Pyrobombus* presentes en el sur de Alberta, Canadá, que pasan por fase de hibernación; según los datos reportados, estas especies presentan el comportamiento de hibernación típico antes mencionado.

En zonas templadas las colonias de *Bombus* son estacionales, sin embargo en las especies tropicales como *B. ephippiatus*, este patrón de desarrollo colonial no siempre se cumple. Según Chavarría-Villaseñor (1996), las colonias de esta especie pueden durar al menos dos años y se encuentran activas a lo largo de todo el año ya que en las zonas geográficas en que se desarrollan, la estacionalidad no es tan marcada como en las regiones templadas. Además Laverty y Plowright (1985), trabajando con *B. ephippiatus* observaron que las reinas aparentemente no requieren de la fase de hibernación antes de iniciar su colonia.

1.3 Forrajeo y búsqueda de sitio para anidar.

Al salir de la etapa de hibernación, generalmente a principios de la primavera, las reinas de *Bombus* pasan gran parte de su tiempo volando, forrajeando y calentándose a los rayos del sol sobre vegetación u otros lugares. Este proceso dura el tiempo que sus ovariolas tardan en producir huevos maduros y células nodriza; entonces la reina procede a la búsqueda de un buen sitio para anidar y realiza viajes a ras del suelo analizando

cavidades en troncos, madrigueras abandonadas de roedores y bancos de tierra. Este comportamiento varía entre especies (Alford 1975).

Cuando se trata de especies que anidan sobre la superficie del suelo, es común encontrar a las reinas volando y dejándose caer repetidamente en probables sitios de anidación para explorarlos y nuevamente elevarse para continuar su búsqueda. En el caso de las especies que anidan subterráneamente, con frecuencia se encuentra a las reinas investigando huecos en el suelo, paredes y laderas mostrando un patrón de vuelo característico que consiste en volar hacia adelante y hacia atrás repetidamente antes de entrar para investigar las condiciones en que se encuentra dicho sitio, y en caso de que éste no sea adecuado, salir y continuar con su vuelo de reconocimiento. Este tipo de comportamiento se realiza tantas veces como sea necesario hasta encontrar un lugar adecuado para la iniciación de la colonia y puede durar desde un par de días, hasta varias semanas. El sitio adecuado para dicha tarea, debe proporcionarle a la reina todos los materiales que pudiese necesitar durante la construcción del nido: hierba, pelos de mamíferos, hojarasca, musgo etc., así como también la protección adecuada contra las inclemencias del clima y posibles ataques por parte de depredadores. Con frecuencia, las madrigueras abandonadas de pequeños mamíferos, son utilizadas debido a que suelen poseer muchas de las características antes mencionadas (Alford 1975).

En lo referente a las condiciones ambientales, el nido se establece en lugares soleados y donde la humedad del suelo no sea demasiado elevada, aunque esta última característica varía de una especia a otra (Alford 1975).

Una vez que elige el lugar de anidación, la reina comienza a visitarlo cada vez con más frecuencia. Su primer vuelo partiendo del nido, es relativamente corto y tiene como

finalidad memorizar como luce el lugar en que se encuentra para poder regresar a él cuando comience a realizar viajes más largos. Lo primero que hace es caminar durante un tiempo alrededor de la entrada para familiarizarse con ella para posteriormente realizar un vuelo de reconocimiento de los alrededores describiendo una serie de círculos que van aumentando de tamaño. Esta rutina es repetida por la reina un par de veces hasta que finalmente aprende perfectamente el camino y deja de tener problemas para regresar al nido. A partir de este momento, la reina pasa la mayor parte de su tiempo dentro del nido, reparándolo de ser necesario y secando su interior con el calor que desprende su cuerpo (Sladen 1912). Habiendo finalizado la adecuación del sitio de anidación, la reina realiza viajes de forrajeo constantes para almacenar alimento para los días en que el clima es adverso y para la iniciación de la colonia. Regurgita el jarabe de su abdomen en una celda que forma en la entrada del nido y frota sus patas traseras para desprender el polen que en ellas transporta formando un cúmulo en el piso de la cavidad del nido (Heinrich 1979).

En el caso de *B. ephippiatus* se ha reportado que los nidos extraídos, se han encontrado enterrados aproximadamente a 30 cm de la parte más alta de laderas de 3 m con orientación hacia el noroeste, en suelos bien drenados y donde la vegetación es un bosque secundario con abundantes pastos (Laverty y Plowright 1985).

1.4 Iniciación de la colonia.

Cuando la reina se ha establecido, comienza la oviposición sobre la masa de polen antes mencionada. Generalmente el número de huevos que pone la reina oscila entre ocho y diez, los cuales son incubados constantemente. La reina regula su propia

temperatura con el fin de calentar los huevos, que se mantienen entre los 30 °C y 32 °C. Durante esta etapa inicial de la colonia, la reina abandona el nido ocasionalmente sólo para forrajear (Prys-Jones & Corbet 1987). El tiempo que tardan en eclosionar los huevos depende de la especie de la que se trate, sin embargo los tiempos promedio están alrededor de los ocho días a partir de la oviposición. Ya desarrolladas las larvas, éstas se alimentan del polen y cera que las rodea, además de la miel que es proporcionada directamente por la reina. Las abejas del género *Bombus* atraviesan por cuatro diferentes estadíos de desarrollo larvario, y cuando han sufrido la cuarta muda, el orificio por el que eran alimentadas es cerrado y ellas mismas fabrican un capullo en el que completarán su desarrollo hasta finalmente eclosionar como individuos adultos. Cuando se da la formación de capullos, la reina retira el polen y cera que los cubre y reutiliza estos materiales para construir celdas nuevas. Después de algunos días, se rompe el estado de pupa y emergen las nuevas obreras adultas mordiendo ellas mismas el capullo en que están encerradas. Las obreras jóvenes son fáciles de distinguir porque les caracteriza una coloración clara y sus alas son blandas. Al paso de unas cuantas horas estas características cambiarán definitivamente, adquiriendo así los nuevos individuos de la colonia su coloración definitiva y el endurecimiento de sus alas. De este momento en adelante, la reina se encargará exclusivamente de continuar con la oviposición y alimentación de la cría, mientras que las obreras se encargarán de las labores de forrajeo y defensa de la colonia.

Desde su nacimiento, las obreras están programadas para ayudar a la reina en las labores de crianza, pues siempre se ven obreras sobre la cría para mantenerla caliente. Como ya se mencionó, según el tipo de alimentación de las generaciones posteriores a la

primera, los autores catalogan a las diferentes especies de *Bombus* como almacenadores de polen o constructores de bolsas (Di Trani 1999). Debido a que las generaciones subsecuentes son alimentadas directamente por sus hermanas, las obreras que emergen a partir de la segunda generación presentan un tamaño más uniforme que las de la primera, pues éstas tienen que competir por los recursos alimenticios y las anteriores no (Prys-Jones & Corbet 1987).

Para *B. ephippiatus* los estudios demográficos son muy escasos, sin embargo existen reportes de colonias que alcanzaron poblaciones de obreras de alrededor de 400 individuos a una altitud de 2500 msnm, mientras que a altitudes de 3500 msnm se reportaron poblaciones de tan sólo 150 obreras. Estas observaciones fueron realizadas en México y Costa Rica respectivamente (Chavarria-Villaseñor 1996), y sugieren que el tamaño poblacional de las colonias de esta especie depende en alguna medida de la altitud a que se desarrollen.

1.5 Producción de sexuados.

Cuando la colonia llega a su apogeo, se alcanza lo que se conoce como "punto de cambio", que es el momento en que la reina deja de producir obreras y comienza a producir individuos reproductivos: machos y reinas. Lo que ocasiona que esto suceda, no se ha determinado aún. Se sabe muy bien, que los zánganos son producidos a partir de huevos no fertilizados, y que esto no se debe a que la reina agote las reservas de esperma contenidas en su espermateca, pues típicamente la producción de machos antecede a la de reinas. Entre obreras y reinas, las diferencias son establecidas generalmente por la cantidad de alimento suministrada durante el desarrollo de las larvas, pues las segundas

alcanzan mayor tamaño que las primeras; sin embargo, las diferencias fisiológicas son muy notorias: las reinas tienen una mayor capacidad de almacenar grasa en sus células adiposas mientras que las obreras no poseen dicha capacidad; la longevidad también es una diferencia importante entre reinas y obreras, siendo las reinas más longevas que las obreras; las reinas maduras generalmente se aparean y son fertilizadas, mientras que las obreras no se aparean. Además, los ovarios de las obreras pueden desarrollarse hasta su madurez en caso de que la reina madre muera deteniéndose de este modo el efecto inhibitorio que ésta realizaba sobre ellas. Mientras tanto, los ovarios de las reinas por lo general no maduran sino hasta que éstas hayan pasado por un periodo de diapausa (Alford 1975). En el caso de que la colonia sufra la muerte prematura de su reina, una o más obreras pueden tomar el lugar dominante en la colonia e inhibir el desarrollo ovárico de las demás, asegurándose de este modo que las otras obreras no ovipositen. En ocasiones estas obreras dominantes pueden llegar a destruir la cría restante de la reina cuando ésta muere (Cnaani et al 2002). Casi obligatoriamente, las reinas no serán producidas en una colonia sin que ésta haya alcanzado un tamaño tal que le permita haber almacenado suficiente alimento para que las larvas se desarrollen en hembras reproductivas (Alford 1975).