

## CAPÍTULO 5. BIOLOGIA DE *BOMBUS*

### 5.1. Generalidades del género *Bombus*

#### 5.1.1. Clasificación taxonómica

Los abejorros son insectos pertenecientes al orden Hymenoptera, suborden Apocrita, Serie Aculeata, Superfamilia Apoidea, Familia Apidae, Tribu Bombini. La Tribu Bombini consiste en un solo género, *Bombus*. Actualmente se reconocen 35 subgéneros dentro del género, incluyendo a las especies que son parásitos sociales, del subgénero *Psythirus* (Michener, 2000).

Reino: Animalia

Phyllum: Arthropoda

Subphyllum: Unirramia

Orden: Hymenoptera

Suborden: Apocrita

Serie: Aculeata

Superfamilia: Apoidea

Serie: Apiformes (abejas propiamente dichas)

Familia Apidae

Género: *Bombus*

#### 5.1.2. Grado de sociabilidad

Podemos entender por sociedad, un grupo de individuos de la misma especie que viven bajo algún tipo de organización; donde se aprecia una dependencia mutua entre los individuos y una división tanto de los recursos como de las obligaciones.

Los insectos sociales evolucionaron a partir de formas que eran solitarias y poco a poco fueron surgiendo organizaciones complejas. Existen diferentes tipos de sociabilidad:

especies solitarias, presociales y eusociales. A este último grupo pertenecen la mayoría de los Himenóptera (Curtis y Barnes, 1993).

Los abejorros *Bombus* son insectos eusociales, por lo que presentan cooperación en el cuidado de la prole y división del trabajo entre las castas de individuos femeninos.

La reproducción está a cargo de un solo miembro de la colonia: la reina, la cual al iniciar la colonia también tiene la tarea de forrajear para recolectar alimento suficiente para mantener a su futura descendencia, así mismo es la encargada de encontrar un buen sitio para anidar y una vez logrado, se encarga de fabricar las celdas donde depositará sus huevecillos. Una vez que surgen las primeras obreras, la reina se limita a la función reproductiva y a incubar sus huevecillos, dejando a las obreras la tarea del forrajeo, construcción de celdas, alimentación de las larvas, limpieza de la colonia e incluso ayudan a la reina a la incubación. (Curtis y Barnes, 1993; Cnaani et al., 2002).

Se ha visto además que de acuerdo al tamaño corporal de los individuos de la colonia se reparten las obligaciones. Esto es muy relativo pues un abejorro no puede determinar con certeza quien es más grande. De acuerdo a estudios realizados se ha notado una total coincidencia en que los abejorros que salen a forrajear por lo general son los que presentan un tamaño corporal más alargado que los demás, mientras que los pequeños se quedan dentro del nido a manera de “reserva de trabajo” así cuando las obreras alargadas mueren y no se cuenta con nuevas, la línea de reserva sale entonces a suplirlas. Se ha visto también que en el caso de una obrera demasiado pequeña, esta no saldrá a forrajear y únicamente se encargará de labores domésticas (Heinrich, 2000).

Las glándulas de grasa se desarrollan al segundo día de vida y su actividad se pierde aproximadamente a la semana. Esto se debe a la clara división de labores, ya que el cuidado de las larvas, y otras tareas domésticas están a cargo de las obreras más jóvenes, mientras

que las demás deben cumplir con la labor del forrajeo, no obstante se han observado obreras forrajeadoras que aún secretan cera (Alford, 1975).

La reina ejerce dominio total sobre sus obreras emitiendo feromonas que inhiben su desarrollo ovárico; dicha feromona parece ser que actúa desde la etapa larvaria de las obreras; además es la reina la principal encargada de defender a su colonia ante alguna amenaza. En el caso de que la colonia quede sin reina en etapas tempranas, se observa entonces una intensa lucha entre las obreras para ocupar el lugar de su madre, es así como la obrera más dominante ejerce control sobre sus nuevas obreras, pero esta posición puede no durar mucho, ya que otra obrera tratará de derrocarla. La obrera vencedora no es capaz de inhibir el desarrollo ovárico de las demás, pero al mostrar un comportamiento extremadamente agresivo las demás obreras seguirán con sus respectivas labores y evitarán ovipositar o aunque continuaran poniendo huevecillos, estos al dar lugar a puros machos, estimularían a las demás obreras a destruir las puestas para que no se disparara el número de machos (Alford, 1975).

Los machos de la colonia no representan fuerza de trabajo, la única función de éstos es la reproducción, por lo que al poco tiempo de surgir en la colonia, la abandonan para llevar a cabo su función reproductiva y al haberla cumplido el siguiente paso dentro de su ciclo de vida es morir. Por esta razón su esperanza de vida es muy corta, siendo ésta de 3-4 semanas. También pueden ayudar a la incubación de los huevecillos antes de abandonar el nido.

Las reinas nuevas que surgen dentro de la colonia pueden llegar a ayudar con las labores domésticas, pero generalmente sólo se dedican a forrajear para su propio consumo, ya que necesitan generar reservas para soportar la hibernación.

Al haber surgido los sexuales (machos y reinas) estos son los encargados de continuar con la siguiente generación, sólo las reinas jóvenes hibernan para después fundar su propia

colonia. La colonia parental al no tener más función muere (Prys-Jones & Corbet, 1991; Heinrich, 2000).

El método de comunicación dentro de la colonia ha estado sujeto a numerosos estudios y de acuerdo a esto se cree que casi en su totalidad está determinada por feromonas. No muestran un sistema de comunicación como abejas del género *Apis* donde una obrera que ha encontrado una buena fuente de alimento empieza a danzar alrededor de la flor para reclutar a las demás. Esto no ha sido identificado en abejorros, lo que sí se ha visto es que los abejorros al adquirir un olor típico de las principales flores visitadas influyen en la búsqueda de las demás obreras, ya que al entrar al nido detectan su olor y puede influir en su comportamiento de forrajeo.

Los abejorros *Bombus* además, cuentan con comportamientos de defensa que no han sido observado en otros géneros de insectos sociales. Ante la presencia de algún peligro se tornan boca arriba elevando sus patas traseras y tomando una posición encorvada donde resalta su aguijón (ver figura 1) preparado para el ataque. Además estos abejorros no se desprenden de su aguijón una vez que han picado, así que lo conservan pudiéndolo usar las veces que quieran sin arriesgar su vida. El grado de agresividad de los *Bombus* varía de acuerdo a la especie y ante la presencia de determinados enemigos. En el caso específico de algunas especies como *B. fervidus* regurgitan miel encima de sus enemigos para paralizarlos (Heinrich, 2000; Alford, 1975). Este comportamiento de defensa es llevado a cabo por los individuos femeninos, ya sean obreras o la misma reina, en cambio los machos al no contar con aguijón no cooperan en la defensa de la colonia (Alford, 1975).

Se ha observado también como parte de su comportamiento, que el zumbido por lo general lo empieza un solo miembro de la colonia y así poco a poco las demás lo van haciendo. Se han realizado diversas hipótesis para explicar el por qué de este comportamiento, pero hasta

ahora nada ha sido probado. Antes se creía, que este individuo que iniciaba el zumbido lo hacía a manera de alarma a muy tempranas horas del día para avisar a las demás que era hora de ir a trabajar, pero después se demostró que esta hipótesis no era cierta. Otros estudios afirmaban que este individuo empezaba a zumbar para ventilar la colonia y por esto era seguido por las demás, pero esta idea no resultó muy convincente. Ahora lo que se cree es que este comportamiento se da como una alarma ante la entrada de luz para que los integrantes de la colonia estén alerta para la defensa de la colonia (Alford, 1975).

Cuando el ciclo de la colonia está por concluir se observa una alta mortalidad entre las obreras, escasez del alimento y por lo general para ese entonces la reina fundadora ya ha muerto. Debido a la baja densidad poblacional la temperatura del nido decrece enormemente y es la etapa donde se observa invasiones por múltiples parásitos (Alford, 1975).

### **5.1.3. Distribución geográfica**

La distribución de *Bombus* se concentra en zonas templadas, alcanzando su máxima abundancia y diversidad en Europa y Asia, en donde hay muchas más especies y subgéneros que en Norte América. Se presentan en pequeños números en las regiones árticas. En Suramérica se encuentra una pequeña fauna de *Bombus* que llega hasta la Tierra del Fuego, generalmente en zonas montañas de los Andes, con algunas especies en el valle del Amazonas.

En algunas zonas de África también se ha registrado la presencia de algunas especies, principalmente en el norte del Sahara.

En otros lugares como Nueva Zelanda, Filipinas, Australia y el sur de África, se han introducido como polinizadores.

Su distribución depende en gran medida de dos factores: clima y distribución de diferentes comunidades vegetales. En el caso de la temperatura, y debido al constante incremento de ésta (calentamiento global), la distribución de los abejorros está cambiando, ya que se ven obligados a migrar a mayores latitudes. Por otra parte, los humanos están afectando mucho sus áreas de distribución originales, ya que con su creciente urbanización “limpian” extensas áreas acabando con comunidades vegetales clave para los abejorros, lo que los obliga a migrar a otros lugares (Hernández, 2004).

El hábitat de estos abejorros corresponde en su mayoría a lugares húmedos y fríos, variando entre las diferentes especies. Los abejorros sociales son escasos en desiertos y en general en lugares muy calientes, áridos o semiáridos y en contraste son diversos en lugares fríos y en regiones de montaña (Prys-Jones & Corbet, 1991; Hernández, 2004; Díaz & Brahamovich, 2004).

Muchas especies de estos abejorros son abundantes en la cordillera del Himalaya, pero aproximadamente por debajo de los 1000m de altitud son muy escasos. Del total de especies conocidas, al menos 54 de ellas se encuentran en Norte y Centro América en zonas templadas.

En el caso específico de California en los Estados Unidos, cuenta con 26 especies nativas. En África el número de especies nativas se concentra solamente en la parte norte. Por otra parte, en Suramérica y sur de Asia, la mayor diversidad se concentra en zonas de alta montaña. Nueva Zelanda y Australia no cuentan con especies nativas de *Bombus* por lo que frecuentemente se ha importado *B. terrestris* a sus territorios (Hernández, 2004 Caron, 2001).

Para fines prácticos, desde hace varios años atrás se ha estado utilizando un mapa a base de registro para evaluar la diversidad de los abejorros *Bombus* a nivel mundial. Dicho mapa

está dividido en 12 regiones geográficas, donde en cada una y de acuerdo al registro de especies nativas, se muestra la distribución y diversidad de las especies (Natural History Museum, 2004) (ver figura 2).

- 1.- región Sumatra: 5 especies
- 2.- región Oriental: 100 sp.
- 3.- región Japón: 24 sp.
- 4.- región Paleártica: 117 sp
- 5.- región Ártica: 22 sp.
- 6.- región Neártica Oeste: 42 sp.
- 7.- región Neártica Este: 24 sp.
- 8.- región Neártica Sur: 17sp.
- 9.- región Neotropical Norte: 9 sp.
- 10.- región Neotropical Oeste: 19 sp.
- 11.- región Neotropical Este: 11 sp.
- 12.- región Neotropical Sur: 5 sp

#### **5.1.4. Diversidad**

El género *Bombus* incluye aproximadamente 250 especies. (Michener, 2000; Williams, 1998). Se considera que de las especies no parásitas de *Bombus*, 199 se encuentran en Asia, 58 en Europa, 41 en Norte América y 43 en México, Centro y Sur América (Williams, 1985).

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*.

## **5.2. Historia natural de *Bombus***

### **5.2.1. Ciclo de vida de *Bombus***

#### **5.2.1.1. Iniciación, maduración y muerte de las colonias en condiciones naturales**

El ciclo biológico de las colonias de *Bombus* consiste en varias fases, siendo la primera la de anidamiento donde la reina fecundada sale de su hibernación en busca de un lugar para anidar. En cuanto sale de su hibernación, sus ovarios todavía no están maduros, así que empieza a forrajear para su propio consumo y de esta forma desarrolla sus ovarios gracias a la producción de una glándula llamada corpora allata. Una vez lista para ovipositar se encarga de buscar un sitio adecuado para anidar. Dicho lugar puede ser un pequeño agujero en un árbol o en el suelo dependiendo de la especie, pero generalmente utilizan nidos abandonados de pequeños mamíferos o aves; esto les ahorra muchísimo tiempo y energía (Prys-Jones & Corbet, 1991). Cuando la reina sale de su nido por primera vez, realiza un vuelo en círculos enfrente de éste para determinar su ubicación, además se orienta de acuerdo a la posición del sol. Una vez establecida, la reina comienza a aprovisionar su nido con néctar y polen recolectados por ella misma (Cnaani et al., 2002). El polen es transportado en sus patas traseras, en unas estructuras especiales llamadas corbículas y luego es masticado para formar una masa, la cual será la base para depositar los huevecillos, los cuales a su vez son depositados en respuesta de la estimulación ovárica causada por la ingestión de polen. El número de huevecillos puestos varía de especie en especie, pero en general las especies poco prolíferas ponen unos 8 huevecillos, mientras que especies muy



prolíferas llegan a poner hasta 16. Una vez depositados los huevecillos, son cubiertos con cera, la cual es producto de la exudación del abdomen de la misma reina, formando así la base donde se desarrollarán las larvas. De forma simultánea la reina construye un pequeño recipiente “honey pot” utilizando el mismo material recolectado y lo rellena de néctar, el cual es regurgitado desde una sección de su estómago “estómago de miel”. Este pequeño recipiente es construido cerca de la puesta para que la reina pueda incubar y beber el néctar sin tener que alejarse demasiado (ver figura 3) Los huevecillos son incubados a una temperatura aproximada de 30°C y durante esta etapa de incubación, la reina sale ocasionalmente del nido por reservas alimenticias, pero la mayor parte del tiempo permanece dentro (Prys-Jones & Corbet, 1991).

El tiempo aproximado para la eclosión es de 4-6 días promedio, variando entre las diferentes especies, y las larvas resultantes se alimentan de la masa a base de polen y néctar construida previamente por la reina (ver figura 4). La manera en que la reina alimenta a sus larvas, da lugar a una pequeña clasificación de la cual se hablará posteriormente. Las larvas obtienen todas sus vitaminas, proteínas y minerales necesarios para su crecimiento a partir del polen.

Cuando las larvas emergen de los huevecillos permanecen dentro de la masa de polen en una celda comunal, la cual va creciendo al igual que las larvas, ya que la reina la alarga constantemente adicionándoles más polen. Aproximadamente a los 20 días de vida de las larvas, éstas construyen su propio capullo separándose unas de otras. Dicho capullo está formado a base de seda secretada por sus propias glándulas salivales, y entrando así a su etapa de pupa. Durante esta etapa, la reina rasca la masa de polen y néctar que formaba las celdas de las larvas y reutiliza el material para fabricar nuevas celdas para depositar la

segunda camada, así como para la fabricación de más contenedores de néctar o de polen (Prys-Jones y Corbet, 1991; Bloch et al., 1996).

En un tiempo aproximado de dos semanas, surgen las primeras formas adultas siendo hembras diploides (obreras) y nuevamente el material de los capullos es reutilizado. Cuando las obreras emergen del capullo, todavía no presentan la coloración típica de los adultos y sus alas son débiles, pero al paso de unas cuantas horas, se revierte este efecto dando lugar a las coloraciones típicas de cada especie y adquiriendo fuerza en sus alas. Esto último permite a las obreras salir a forrajear y es así como empieza la división de trabajo, siendo la reproducción la única tarea por parte de la reina.

La alimentación de las obreras, se reduce casi exclusivamente a puro néctar y la reina inhibe el desarrollo ovárico de éstas por medio de feromonas, asegurándose así de ser ella la única encargada de ovipositar (Prys-Jones y Corbet, 1991; Bloch et al., 1996).

Generalmente la primera camada de obreras presentan un tamaño corporal reducido a comparación de las siguientes camadas, por lo que se ha sugerido que al principio como la recolección de alimento está a cargo de un sólo miembro (la reina) no hay suficiente para que cada larva adquiriera un gran tamaño, pero cuando la primera camada de obreras está lista, ellas son las encargadas del forrajeo aumentando la disponibilidad de alimento para las nuevas camadas (Heinrich, 2000).

Cuando la colonia ya está lo suficientemente grande, contando con un número entre 300-500 obreras, se inicia lo que se conoce como “punto de cambio” etapa en la cual la reina empieza a poner huevos no fertilizados, dando lugar a machos haploides (zánganos) y posteriormente da lugar a huevos fertilizados generando nuevas reinas ( $2n$ ). En esta etapa las demás obreras logran desarrollar sus ovarios y pueden ovipositar, pero al no estar fertilizadas, sólo darán lugar a machos haploides. Además se ha notado que durante esta

etapa, las obreras pueden mostrar un comportamiento agresivo y comerse los huevecillos de la reina o hasta intentar contra ésta, lo que se conoce como “fase de competencia” (Prys-Jones y Corbet, 1991; Heinrich, 2000; Brown et al., 2002).

Existen diversas hipótesis que tratan de explicar las causas de la ocurrencia del punto de cambio, ninguna de las cuales ha sido comprobada; sólo se ha apreciado que la producción de los machos se da en una etapa avanzada de la colonia y que es totalmente coincidente con el desarrollo ovárico de las obreras (Bloch & Hefetz, 1999).

Entre las hipótesis se ha sugerido que el punto de cambio es generado ya que la reina tiene la capacidad de percibir la densidad de obreras y cuando ésta es muy grande es el momento de generar machos, donde la producción de estos, a su vez, estimula a las obreras a que fabriquen celdas más grandes y den mayor alimento a las larvas, dando lugar a las reinas. También se sugiere que la reina percibe el desarrollo ovárico de sus obreras y en respuesta ella pone los primeros machos antes que sus obreras, pero hasta ahora nada ha sido comprobado (Alford, 1975; Bloch & Hefetz, 1999). Por otra parte, la temperatura a la cual se encuentra el nido es muy importante, ya que aunque no interviene en que se produzca el punto de cambio, sí ayuda a que las larvas se desarrollen correctamente (Alford, 1975).

La reina tiene la capacidad de controlar el sexo de sus crías, controlando la liberación de esperma de su espermateca y potencialmente un huevo fertilizado tiene las mismas posibilidades de dar lugar a una obrera o a una reina, pero parece ser que esto lo determina no tanto la calidad, sino la cantidad del alimento ingerido por la larva, ya que no se ha encontrado diferencia en el contenido nutricional del alimento ingerido por una futura obrera o reina, ni otro tipo de sustancia como la llamada “jalea real” que pudiera ser más nutritiva. Esto lo muestran diversos experimentos que se han realizado con diversas especies; además parece ser que las nuevas reinas se producen con la ayuda de cierta

feromona emitida por parte de la madre, situación que aún no ha sido probada (Alford, 1975; Dechateau & Marien, 1999; Pelletier & McNeil, 2003).

Otra de las características más notables en la colonia, es que al aparecer los primeros machos, se empieza a notar un decremento en el número de obreras, la mortalidad de estos individuos se incrementa notablemente, señal de que dicha colonia ya está llegando a una etapa muy avanzada de su ciclo de vida. Se ha visto también que ante la presencia de machos en la colonia, el número de huevecillos de obreras decrece notablemente ya que la presencia de machos es una especie de estimulador para que las obreras empiecen a destruir los huevecillos de obreras, hasta que llega un punto donde sólo se ponen huevos que darán lugar a machos o a reinas, pero no más obreras (Alford, 1975).

Una vez que ha habido producción de sexuados (machos y reinas) estos salen de la colonia donde siguen diferentes caminos. Las reinas vírgenes antes de abandonar el nido se encargan de comer lo suficiente para engrosar sus cuerpos grasos y tener suficientes reservas, pues al dejar el nido, encuentran un macho para el apareamiento y una vez fertilizadas, el siguiente paso en su vida es la hibernación para después iniciar su propia colonia. La hibernación depende principalmente de la temperatura, es así como surgen dos tipos: la obligada y la facultativa. En la primera, como su nombre lo dice, la hibernación es un requisito en su ciclo de vida. La mayoría de las especies estudiadas tales como *B. terrestris*, son especies de gran Bretaña donde por condiciones del clima, si es necesaria la hibernación a diferencia de otras especies para quienes no es una obligación, ya que habitan en regiones donde las condiciones climáticas la hacen innecesaria (Prys-Jones & Corbet, 1991; Cnaani et al., 2002).

Para las especies con hibernación obligada, ésta es un requisito para un correcto desarrollo ovárico, ya que se han hecho estudios en donde se ha visto que una reina recién salida de su

hibernación contiene la glándula corpora allata muy activa, produciendo una gran cantidad de gonadotropina, resultando en un buen desarrollo ovárico, mientras que reinas que aún no han iniciado este proceso, su corpora allata está inactiva (Alford, 1975).

Dependiendo de la especie va a variar el lugar y la profundidad de su refugio (hibernáculo), pero en general las especies que se entierran lo hacen a una profundidad de 10 cm, no menos ya que esto no las protegería del congelamiento, aunque hay otras especies que prefieren buscar otros sitios como hoyos en los árboles u otros lugares apropiados (ver figura 4). Este proceso depende además del microclima, del tipo de suelo, ya que si se trata de un suelo pesado, la longitud será menor que si se trata de un suelo más suave (Alford, 1975).

La hibernación suele durar de 6-9 meses iniciando en verano y terminando en primavera, cuando la temperatura se vuelve favorable. El término hibernación se ha utilizado para describir este período de inactividad de la reina, pero está mal empleado, ya que este proceso no sólo abarca el invierno, sino que empieza desde el verano y termina en primavera, abarcando gran parte del ciclo biológico de la reina. Por estas razones, el término correcto es el de “diapausa”. El proceso de diapausa depende de la temperatura y humedad, mientras que su éxito está influenciado por el peso de la reina, ya que de acuerdo a estudios realizados en *B. terrestris*, reinas con un peso igual o inferior a los 6 g. no sobreviven a la diapausa (Alford, 1975; Holloway et al., 1996).

Por otra parte, los machos abandonan la colonia parental con la única finalidad de reproducirse; así que una vez cumplida su finalidad se concluyen su ciclo de vida, muriendo poco tiempo después. De la misma forma, la colonia parental cumple su ciclo y una vez que los sexados abandonaron el nido, poco a poco ésta empieza a decaer hasta que finalmente muere, dejando en manos de las nuevas reinas que salieron del nido la continuidad de su especie (Prys-Jones & Corbet, 1991; Alford, 1975).

En la mayoría de las especies estudiadas esto es lo que ocurre, pero se ha registrado que en algunas especies, (*B. pratorum* y *B. hortorum*) al morir la reina original o al perder dominancia por alguna razón, una de las reinas nuevas es la que toma el papel de su madre, iniciando su propia colonia en el nido parental.

La duración del ciclo de vida de cada especie depende de la duración de las estaciones y de su distribución geográfica, así en grandes altitudes las especies presentan ciclos de vida cortos, ya que las flores que son su fuente de alimento, no se encuentran disponibles todo el año. En cambio en zonas con menor altitud las flores no escasean considerablemente en ninguna época del año, permitiendo el abastecimiento de alimento sin limitaciones (Heinrich, 2000).

En general en regiones muy frías el ciclo de la colonia es muy corto y en regiones tropicales como es el caso de las colonias de *B. atratus* de Brasil, las colonias duran hasta dos años, dando lugar a dos generaciones de sexados por parte de la reina parental. Las especies de regiones templadas finalizan su ciclo en otoño y en primavera empieza un nuevo ciclo con las reinas jóvenes que han salido de su diapausa (Alford, 1975; Heinrich, 2000).

#### **5.2.1.2. Clasificación por sus métodos de alimentación a larvas**

Como se mencionó anteriormente, de acuerdo a la forma en la que las larvas son alimentadas, da lugar a dos grandes grupos: las conocidas como “pocket makers” y las “pollen storers”. El primer grupo está constituido por aquellas especies que construyen a un lado de la puesta contenedores hechos a base de cera, los cuales son rellenos de polen. De esta forma las larvas se acercan al contenedor y se alimentan por ellas mismas, pero aunque cuenten con dichos recipientes, la dieta es complementada con una mezcla de polen y

néctar que la reina o sus obreras regurgitan a través de una pequeña abertura en la envoltura de cera que recubre a las larvas.

Por otro lado las “pollen storers” alimentan directamente a sus larvas, una por una regurgitando una mezcla de polen y néctar a través de una abertura temporal en la envoltura de cera (Prys-Jones & Corbet, 1991; Alford, 1975).

Entre las especies que pertenecen al grupo de “pocket makers” se observan notables diferencias en el tamaño corporal de los individuos, ya que al ser responsabilidad de cada larva alimentarse, se iniciará una situación competitiva, donde aquellas larvas que estén más cerca del contenedor o hagan un mayor y mejor esfuerzo por recibir el alimento tendrán un mayor tamaño que aquellas que no resultaron muy competitivas. Las obreras depositan el polen dentro de los contenedores, pero lo van empujando poco a poco, de esta forma la masa de polen queda más concentrada en el centro que en los lados, así las larvas serán alimentadas de forma desigual. En el caso de las “pollen storer” como cada larva recibe aproximadamente la misma cantidad, no se aprecian diferencias considerables en el tamaño de los individuos (Prys-Jones & Corbet, 1991; Heinrich, 2000).

En cuanto al tamaño corporal de las reinas también se ha notado que en el grupo de las “pocket makers” no hay una diferencia notable con respecto a sus obreras, pues algunas de ellas pueden presentar grandes tamaños casi o igual que una reina. En cuanto a las “pollen storers” ahí si se aprecia claramente una diferencia en el tamaño corporal de la reina que es mucho mayor que las obreras, e incluso las obreras tienen un límite de crecimiento muy por debajo del tamaño que alcanzan sus reinas. Estas características varían entre las especies, y simplemente es una característica común dentro de sus colonias (Heinrich, 2000).

Por lo general las especies clasificadas como “pollen storers” se consideran especies complejas en donde la influencia de la reina es determinante para concluir con la aparición

de nuevas reinas, es decir, se cree que en estas especies, la emisión de feromonas por parte de la reina fundadora, puede detener la generación de reinas, haciendo que sus obreras por influencia de la feromona dejen de alimentar con mayores cantidades a las larvas, para que de esta forma se generen más obreras. Por otro lado, las especies clasificadas como “pollen makers” generalmente se consideran especies simples, en donde se cree que la aparición de nuevas reinas es determinado por la cantidad de alimento y donde la reina original no ejerce un control directo para acabar con la producción de reinas por medio de feromonas (Prys-Jones & Corbet, 1991).

### **5.2.1.3. Regulación del calor en el nido**

Los abejorros necesitan controlar su temperatura corporal para poder sobrevivir.

La temperatura corporal de un abejorro en reposo es casi indistinguible de la temperatura ambiental, pero al momento de volar necesitan elevar considerablemente la temperatura de sus músculos para lograr mover sus alas lo necesariamente rápido para mantener el vuelo.

La temperatura muscular promedio para lograr el vuelo es de 35-40°C (Heinrich, 2000).

Los animales en general, utilizan diversas estrategias para mantenerse calientes, los abejorros al igual que otros insectos voladores, contraen sus músculos de vuelo y empiezan a temblar sin mover las alas, de esta forma elevan su temperatura (INFOAGRO, 2004).

Esta estrategia es muy exitosa ecológicamente hablando, ya que no dependen de la temperatura del sol para obtener calor, lo que les permite retener su energía aún en la noche y poder volar a bajas temperaturas, además de que el proceso requiere poco tiempo. El costo energético es alto, pero las ventajas también lo son. De acuerdo a experimentos realizados en abejas, la energía utilizada para elevar la temperatura corporal de 25°C a 35°C es de 2.9 calorías (Heinrich, 2000; Corbet, 1996).



Aunque como se dijo anteriormente, los abejorros son independientes del calor del sol para elevar su temperatura corporal, sí es un factor influyente, ya que si la temperatura ambiental es muy baja, les costará más trabajo producir calor metabólico a diferencia de una temperatura ambiental cálida que les favorecerá para que el proceso sea más eficiente.

Cuando se quiere determinar si una abeja está elevando su temperatura corporal hay que observar su abdomen ya que lo empiezan a agitar, esto lo hacen para poder ventilar los músculos del tórax. La duración y la frecuencia con la que se da el movimiento del abdomen indican que cantidad de energía están gastando, ya que entre mayores sean estos parámetros, mayor es el intercambio gaseoso durante su respiración lo que aumenta la energía invertida en el proceso (Heinrich, 2000).

Como se mencionó anteriormente, la temperatura de incubación es de aproximadamente 30°C ya que si la temperatura es menor, ocurrirán malformaciones en las larvas.

Para reducir el costo energético que les provoca generar calor metabólico, los abejorros recurren a estrategias como construir sus nidos en lugares calientes o en el caso de algunas especies los recubren con cera para mantener una temperatura cálida. Por otra parte si la temperatura llegara a elevarse demasiado, también recurren a estrategias como remover la cera para aumentar la ventilación (Heinrich, 2000; Batra, 2003; Baer, 2003). Además cuando los días son muy calurosos para ellas, disipan el calor por medio de unos sacos de aire del abdomen o espiráculos, los cuales bombean el aire caliente hacia fuera, eliminando así el exceso de calor de sus cuerpos. Este mecanismo es posible ya que los abejorros cuentan con una cintura muy estrecha la cual sirve de puente para transferir el calor del tórax hacia el abdomen por medio del bombeo del corazón. Este proceso también lo lleva a cabo la reina cuando está ovipositando para transferir calor a sus huevecillos.

El proceso de incubación es el siguiente: el abejorro se posa sobre la puesta y extiende sus patas, deja que todo su abdomen esté en contacto directo con la puesta y se acomoda de tal forma que su cabeza quede enfrente de su contenedor de néctar para que pueda beber sin tener que moverse. La parte ventral del abdomen es la única zona considerable que carece de pelo, así la transferencia de calor se da directamente. El resto de su cuerpo está cubierto por pelo que ayuda a conservar el calor.

La energía necesaria para llevar a cabo sus procesos metabólicos la obtienen por medio del néctar de las flores y dependiendo del tipo de flor, va a variar la calidad y por tanto la cantidad requerida. La composición del néctar varía de flor en flor teniendo diferentes valores energéticos (Thorp, 2003).

La transferencia de energía involucra dos pasos: siendo el primero la correcta posición sobre la puesta y en segundo lugar que se lleven a cabo mecanismos fisiológicos por medios de los cuales se va a transferir el calor desde el tórax hasta el abdomen. La máquina generadora de calor se encuentra en el tórax el cual siempre está más caliente que el abdomen, aproximadamente + 2°C.

Los abejorros tienen un corazón que presente un bucle que pasa por debajo de un saco de aire en la parte ventral; dicho saco de aire separa el tórax del abdomen. El saco de aire retarda la transferencia de la “sangre” caliente del tórax hacia el abdomen.

La sangre fría es bombeada hacia la parte anterior del corazón donde se calienta al pasar por la aorta. La sangre caliente pasa del tórax al abdomen gracias a las ondulaciones que lleva a cabo el diafragma. Los abejorros cuentan con un sistema de intercambio a contra corriente, esto es que la sangre fluye simultáneamente en direcciones opuestas y en sus respectivos canales, donde hay transferencia de calor por parte de la sangre caliente hacia la

sangre fría que regresa al tórax, esto se logra gracias a que su corazón presenta una estructura de bucle o forma de U (Heinrich, 2000).

#### **5.2.1.4. Comportamiento reproductivo de hembras y machos del género *Bombus***

##### **5.2.1.4.1. Comportamiento de apareamiento**

Las jóvenes reinas que han surgido en la colonia, pasan aproximadamente cinco días antes de abandonar su nido. Durante este tiempo se dedican a engrosar sus cuerpos grasos y una vez transcurrido este tiempo inician lo que se conoce como “vuelo nupcial” en el cual salen en busca de un macho para ser fertilizadas (Heinrich, 2000).

Los machos, como se describió anteriormente, abandonan el nido a edades tempranas para reproducirse con una reina joven. En su trayecto, los machos forrajean para su propio consumo y al caer la noche buscan un lugar seguro para descansar, dicho lugar generalmente es una flor, la cual puede ser usada al mismo tiempo por toda una congregación de machos (Alford, 1975). Por su parte, las reinas jóvenes que abandonaron su nido también forrajean, pero para su propio consumo y a diferencia de los machos, al caer la noche ellas normalmente regresan al nido parental.

Los jóvenes machos empiezan a volar en rutas específicas, de esta forma registran su territorio de apareamiento, el cual sobrevuelan constantemente y haciendo pausas en este patrón de vuelo para posarse sobre hojas, rocas o en algún lugar dentro de su territorio. Los machos aseguran su área por medio de marcas, es decir sustancias químicas emitidos por estos sobre flores que se encuentran dentro de su ruta de vuelo. Se ha determinado que cada especie muestra una combinación distinta de las sustancias químicas que componen las fragancias de marcaje, pero en general dichas sustancias son ácidos grasos, alcoholes y esteroides. Estas fragancias son secretadas a partir de una glándula que se encuentra cerca de

la mandíbula (Heinrich, 2000). Gran parte de la comunicación y comportamiento entre estos abejorros es por medio de feromonas, las cuales no han sido totalmente registradas, lo que es una limitante en su estudio (Osborne & Williams, 1996).

Los machos establecen su área para el apareamiento, por lo tanto las reinas jóvenes deben llegar hasta dichas zonas en busca de un macho; esto no es un trabajo difícil ya que identifican el área de interés siguiendo las fragancias de marcaje y al entrar al territorio del macho inicia el apareamiento. De acuerdo con la especie, este mecanismo de apareamiento puede variar. En el caso específico de *B. subterraneus*, los machos son los que buscan a las hembras, se reúnen afuera del nido y esperan a que salgan las reinas, de esta forma se inicia todo un combate por lograr obtener una reina (Alford, 1975).

Siguiendo con el ritual de apareamiento, el macho monta a la hembra, la sujeta con sus patas e inicia la fertilización, para esto la reina debe manipular su aguijón para no lastimar al macho, quedando unidos únicamente por sus partes genitales (ver figura 6). El proceso de fertilización lleva poco tiempo, pero el macho permanece más tiempo sobre la hembra para fabricar una especie de tapón mucoso que cubre los genitales de la reina, evitando así que otro macho la fertilice (Heinrich, 2000).

El espermatozoides donado por el macho es depositado en la espermateca, lugar donde permanece hasta que la reina decida usarlo, dicho momento llega cuando la reina ha fundado su propia colonia y empieza a producir sus obreras y posteriormente para generar nuevas reinas; donde en ambos casos los individuos son diploides ( $2n$ ). En el caso de los machos, la reina no utiliza espermatozoides pues los zánganos son producto de huevos no fertilizados, por lo que son haploides ( $n$ ), pero esto no significa que no puedan desarrollar gametos funcionales, pues en general las abejas no realizan el proceso de meiosis durante su espermatogénesis, ellas

llevan a cabo un proceso más sencillo donde no necesitan diploidía para un desarrollo funcional (Heinrich, 2000; Baer et al., 2000).

En la mayoría de las especies de *Bombus* cada reina sólo copula con un macho y esta cópula se lleva a cabo una sola vez en su ciclo de vida, ya que el esperma almacenado en su espermateca es suficiente para poner huevecillos durante toda su vida. Por su parte, los machos sí suelen aparearse con más de una reina.

La temporada de apareamiento varía de especie en especie, pues depende de su área geográfica y de las condiciones ambientales como la humedad, elemento necesario para la reproducción (Alford, 1975; Griffiths & Robberts, 1996).

#### **5.2.1.4.2. Consanguinidad y diploidía de machos**

En la mayoría de los integrantes del orden Himenóptera, el sexo es determinado por medio de un ciclo haplodiplóntico, esto es que un individuo diploide con una heterocigocidad para el locus sexual dará como resultado hembras funcionales, como ocurre normalmente.

En el caso de que el individuo ya sea diploide o haploide, presente una homocigocis para el locus sexual, esto en consecuencia dará lugar a machos. En el caso de que los machos sean diploides, se generarán diferentes consecuencias negativas para el funcionamiento de la colonia (Packer & Owen, 2001).

Las cruzas consanguíneas contribuyen a la producción de estos machos diploides, además disminuyen la variabilidad de los alelos sexuales. De acuerdo a estudios realizados parece ser que hay un mecanismo genético que se activa al realizarse cruzas consanguíneas, aumentando la probabilidad de una homocigocis para el locus sexual y disminuyendo el número de obreras producidas, por tanto se dará lugar a colonias pequeñas (Liebert et al., 2004; Beckman et al., 1999).

Morfológicamente los machos diploides y haploides no muestran diferencias, al menos no lo suficientemente obvias, esta diferencia se encuentra al comparar el funcionamiento de las colonias; ya que en una colonia donde la reina fue fertilizada de forma consanguínea, el tiempo de emergencia de los machos es mucho más pronto, así cuando normalmente surgirían las primeras obreras, emergen machos.

Se han realizado experimentos donde se compara a un grupo de machos haploides normales con otro grupo de machos diploides y se ha encontrado que en general, los machos diploides tienen testículos mucho más pequeños que en el caso de los haploides. Además, se ha encontrado que en la mayoría de los casos, esta clase de machos no llegan a desarrollarse completamente y mueren en estado de larva y en el caso de que sobrevivan, no son funcionales ya que son estériles (Beckman et al., 1999). Las causas de su esterilidad se han atribuido a que un macho diploide tiene espermatozoides muy largos que dificultan que penetren al óvulo. Por otra parte en algunas especies se ha visto que el tamaño corporal de estos individuos es muy alargado, lo que dificulta la cópula con la reina dejando la ventaja para los machos haploides. En el caso de que se logre la fertilización, el producto sería triploide y al no ser viable esta situación, no se desarrolla (Liebert et al., 2004).

Con experimentos basados en *B. terrestris* se ha visto que en general al realizar una cruce de una reina con uno de sus hermanos, por un mecanismo genético se disminuye la fecundidad de la reina originando colonias pequeñas y con un muy reducido número de reinas nuevas, en el caso de que se produzcan (Baer et al., 2000; García & Olivera, 2003).

#### **5.2.1.5. Influencia de algunos factores de la reina en el éxito reproductivo de la colonia**

El tamaño corporal de los insectos es uno de los aspectos morfológicos más estudiados, pues se relaciona con características como la fecundidad, apareamiento y sobrevivencia.

En el caso de los abejorros *Bombus*, se aprecia un dimorfismo muy notable entre la reina (más grande) y sus obreras, pero entre las mismas reinas las de mayor tamaño presentan ventajas reproductivas.

En numerosas ocasiones se ha trabajado con diversas especies de abejorros *Bombus* y se ha encontrado una relación directa entre el tamaño de la reina y el éxito reproductivo de la colonia. Se ha podido determinar que en varias especies tales como *Bombus impatiens*, *B. immaculatus* entre otras, las reinas de gran tamaño dan lugar a colonias más grandes y a un mayor número de sexados (machos y reinas). Así mismo se ha encontrado que son más resistentes al ataque sufrido por parte de distintos parásitos (Pelletier & McNeil, 2003).

En base a diferentes estudios se ha encontrado que un mayor tamaño, en general significa una mayor reserva en el cuerpo graso de la reina, por lo tanto una condición física superior para buscar mejores sitios para anidar. Una reina de gran tamaño puede recolectar mayores cantidades de alimento y alcanzar el néctar de flores muy profundas con sus largas lenguas. Por otra parte, le da una condición superior en caso de competir por el acceso a alguna flor u otro recurso (Pelletier & McNeil, 2003).

Se ha visto que los machos como una estrategia reproductiva, prefieren reinas con un mayor tamaño corporal, porque esto de alguna forma es una evidencia de fecundidad por parte de la reina.

El polen estimula el desarrollo ovárico y estimula a la reina para que oviposite, por lo que al contar con mayores reservas de polen, aumentará el número de huevecillos puestos y el tamaño de las larvas; además que al aumentar el número de huevecillos incubados, se acelerará la emergencia de sus obreras.

En cuanto al desarrollo ovárico, también se ha encontrado una fuerte relación entre el tamaño y la producción de gonadotropinas. Se ha visto que individuos femeninos con un

tamaño corporal mayor, presentarán una mayor cantidad de corpora allata, la cual dará lugar a una mayor secreción de gonadotropina que ayudará al desarrollo ovárico (Alford, 1975).

Al haber un mayor número de individuos en la colonia, se logrará una mejor termorregulación, logrando así que las condiciones de incubación sean óptimas. Además, se contará con una fuerza mayor en contra de enemigos naturales; aunque en este aspecto no es tan importante el tamaño, ya que parásitos como *Psithyrus* atacan en una etapa muy temprana en el desarrollo de la colonia (Heinrich, 2000).

Colonias que se desarrollan más rápido darán lugar a los sexados en un tiempo relativamente corto, y esto es una gran ventaja para las especies que viven en regiones muy frías donde las estaciones cálidas duran muy poco.

Como se mencionó en otro capítulo, puede ocurrir una “fase de competencia” entre la reina y las obreras en la etapa donde ocurre el punto de cambio, por esta razón una reina con un tamaño corporal considerable, difícilmente será derrotada por sus obreras (Pelletier & McNeil, 2003).

#### **5.2.1.6. Influencia de la alimentación en el éxito reproductivo de una colonia**

La disponibilidad de alimento es un elemento importante en la calidad de un hábitat y se relaciona con el éxito funcional de la colonia.

Dentro de la colonia debe mantenerse cierta temperatura para la incubación, la cual es generada por el calor metabólico de los individuos, esta producción de calor podría disminuir si la alimentación no fuera la adecuada trayendo problemas muy graves. Además al no estar en sus mejores condiciones físicas, serían muy vulnerables al ataque de un parásito u otro enemigo (Pelletier & McNeil, 2003).



De acuerdo a diversos experimentos se ha probado que una administración abundante de alimento genera un mayor tamaño en la colonia y trae consigo un éxito reproductivo (Pelletier & McNeil, 2003). La alimentación y el tamaño corporal están directamente relacionados, así que si una colonia cuenta con una buena reserva alimenticia, dará lugar a individuos de un tamaño corporal considerable, trayendo los beneficios explicados anteriormente.

La alimentación de las larvas es un aspecto sumamente importante, ya que de esto depende el éxito de emergencia y en el caso de una mala alimentación se dará lugar a malformaciones y muerte de las larvas, además como ya se ha comentado, es muy posible que el punto de cambio en la colonia se deba a la cantidad del alimento (Pelletier & McNeil, 2003).

El éxito de una colonia se puede medir en parte de acuerdo al número de sexuados que ésta produzca. La forma en la que los miembros de la colonia decidan administrar sus recursos es fundamental para dicho éxito, ya que las obreras al estar dedicadas al forrajeo gastan mucha energía, la cual debe ser compensada por medio del alimento, pero por otra parte dicho alimento debe ser prioritario para las larvas que darán lugar a siguientes generaciones, por lo que la colonia debe saber administrarse. Esta tarea no es tan difícil como en otras especies, ya que al tratarse de colonias casi en su mayoría anuales, no deben preocuparse por almacenar víveres para soportar el invierno, así que pueden disponer libremente de su alimento (Heinrich, 2000).

Cuando el alimento es abundante no se generan problemas serios en cuanto a su administración, pero en el caso de que éste no sea el suficiente, la colonia debe tomar decisiones importantes, ya que por un lado puede utilizar el alimento para generar pocas obreras de un tamaño corporal considerable o dar lugar a muchas obreras pequeñas. Las

obreras con mayor tamaño corporal como se mencionó anteriormente, tienen lenguas más largas, teniendo acceso a flores donde las pequeñas no pueden llegar, lo que a nivel de forrajeo son elementos muy útiles. Por otro lado las abejas muy pequeñas difícilmente son buenas forrajeadoras y en muchos casos ni siquiera lo intentan y pasan sus días llevando a cabo labores domésticas únicamente, lo que genera pérdidas en la colonia (Heinrich, 2000).

### **5.2.2. Enfermedades, parásitos y enemigos naturales**

Los enemigos naturales que amenazan una colonia son diversos, es muy común que otras especies de abejorros invadan el nido de otras reinas, esto significa que se establece una situación de competencia interespecífica, que se considera como un parasitismo social (Alford, 1975).

Las reinas de otras especies de *Bombus* pueden atacar a otras reinas cuando éstas están iniciando su colonia, ya que se inicia una competencia por el sitio de anidamiento. Esta situación se da cuando reinas que han salido un poco tarde de su diapausa, encuentran un sitio adecuado para iniciar su colonia, pero dicho lugar ya ha sido ocupado por otra reina, lo que genera una pelea donde una de las dos reinas muere y la otra es la ganadora del nido y de todo lo que haya en él. En el caso de que la reina original resulte muerta, la invasora generalmente no elimina los huevecillos depositados por la primera reina, en vez de esto los conserva y deja que las obreras formen parte de su colonia. Las obreras adquieren el olor de su nueva colonia y es por esto que las siguientes camadas no las atacan, formando todas parte de la misma colonia (Heinrich, 2000).

Una colonia de *Bombus* puede ser atacada por diversos tipos de parásitos. Los más frecuentes son los abejorros pertenecientes al subgénero *Psithyrus* quienes invaden los nidos de los *Bombus* (ver figura 7). Estos parásitos se caracterizan porque no presentan

división de castas, así todos los individuos son elementos reproductivos. No secretan cera y no presentan corbículas para transportar polen en sus patas traseras. Además, poseen lenguas relativamente cortas, pues no tienen que competir directamente con otros individuos para obtener néctar, pues el alimento lo obtienen de su colonia hospedera. A pesar de estas notables diferencias, morfológicamente son muy parecidos a los abejorros *Bombus* no parasíticos (Heinrich, 2000).

Las hembras de estos parásitos llegan a una colonia que apenas empieza, es decir con muy pocas obreras y mata a la reina. Suele pelear a muerte con algunas obreras para demostrar su superioridad y una vez logrado deja que vivan unas cuantas. Después destruye los huevecillos de *Bombus* y utiliza el material ya dispuesto para depositar sus propios huevecillos y deja que las obreras se encarguen de cuidarlos. Estos parásitos son muy agresivos y difícilmente son derrotados, además tienen una cubierta especial en su cuerpo que las protege de las picaduras. Cuentan además con mandíbulas mucho más fuertes y con un aguijón muy poderoso (Alford, 1975). Pueden además realizar estrategias elaboradas como esconderse dentro de la colonia durante días hasta que adquieran el olor característico y de esta forma hacerse pasar por una integrante más evitando así el ataque de las obreras.

Las hembras *Psithyrus* tienen un ciclo de vida muy parecido al de un *Bombus*, al igual que estos llevan a cabo la diapausa, pero a diferencia estos parásitos salen empezada la primavera, asegurando de esta forma que ya habrá colonias de *Bombus* en crecimiento. Estas hembras parásitas tienen la capacidad de depositar una gran cantidad de huevecillos, formando en un corto tiempo su propia colonia. Al igual que en el ciclo de vida de *Bombus*, los sexados abandonan la colonia y siguen los comportamientos de apareamiento descritos anteriormente (Alford, 1975; Heinrich, 2000).

Los *Psithyrus* no son los únicos parásitos a los que se ve sujeta la colonia, existen muchos otros que se alojan dentro del nido y hasta en el mismo alimento.

Los parásitos más frecuentes de una colonia son las polillas (*Aphomia sociella*) quienes depositan sus huevecillos sobre el polen o en algún rincón del nido, así las larvas que eclosionan en un tiempo de una semana, se empiezan a alimentar del polen y posteriormente de las celdas y hasta de las larvas de *Bombus*, amenazando así a la colonia (ver figura 8). Las larvas maduras salen del nido para tejer sus capullos en invierno y de esta forma protegerse del frío y cuando éste acabe saldrán convertidas en polillas adultas (ver figura 9).

Otro tipo de individuo relacionado con los *Bombus* son las moscas *Volucella Bombylans* (ver figura 10) quienes son excelentes imitadores de abejorros, realizando patrones de comportamiento similares para hacerse pasar por estos abejorros. Tienen diferentes patrones de coloración lo que permite que puedan imitar a diferentes especies. Una de las formas para reconocerlos es que sólo tienen un solo par de alas, mientras que *Bombus* presentan dos. Las hembras de esta mosca depositan sus huevecillos dentro de la colonia de *Bombus* a costa de su propia vida y así sus crías se alimentan y crecen como larvas de *Bombus*, pero a pesar de esto no dañan a las larvas originales solo son unos oportunistas que facilitan su vida pero no causan un mayor daño (Prys-Jones & Corbet, 1991; Alford, 1975; Heinrich, 2000).

Otro tipo de mosca que sí se considera un parásito es *Brachycoma devia* ya que la hembra deposita sus huevecillos dentro de la colonia de *Bombus* donde las pequeñas larvas esperan el momento adecuado para atacar. Este momento llega cuando las larvas de *Bombus* empiezan a tejer su capullo, así las larvas de la mosca empiezan a chupar el contenido del

capullo hasta matar a la pupa. Una vez que el alimento se agotó los parásitos construyen su propio capullo para convertirse en adultos.

Otros parásitos son un tipo de mosca muy pequeña (canopid flies) que se esconde en las flores esperando que llegue un abejorro, al llegar vuela hasta su abdomen y a manera de inyección, deposita sus huevecillos, los cuales se desarrollan dentro del abdomen del abejorro alimentándose de él y al adquirir un tamaño considerable, el hospedero muere, momento en el cual el parásito construye dentro del hospedero su capullo para pasar a su forma adulta.

Otro ejemplo son los ácaros o garrapatas, las cuales se adhieren al tórax de los abejorros, generalmente de las reinas, ya que de esta forma sobreviven el invierno y se alimentan de ella. Dependiendo la especie del parásito van a actuar de diferente forma, como los que se adhieren a la tráquea alimentándose de la sangre del hospedero.

El nemátodo *Sphaerularia bombi* (ver figura 11), afecta de la siguiente forma: ataca exclusivamente a las reinas que están a punto de iniciar su diapausa, penetran en su abdomen y liberan una gran cantidad de huevos que se extienden a través de su cuerpo y se alimentan de ella. Se dirige hacia el intestino donde la larva adquiere un tamaño considerable y después sale por medio de las heces. Lo importante de estos parásitos es que cuando la reina hospedera sale de su diapausa, evitan que busque un lugar para anidar e iniciar colonia, inhiben la producción de la hormona que desarrolla por completo sus ovarios (gonadotropina), la cual es secretada por la glándula “corpora allata” así que se dedica a forrajear para su propio consumo y regresa al sitio donde realizó su diapausa, el cual utiliza como casa pasando así su vida. La larva al salir como se mencionó anteriormente por medio de las heces se deposita en el suelo esperando a que una nueva

reina llegue para iniciar diapausa y comenzar un nuevo ciclo de infección (Prys-Jones & Corbet, 1991; Heinrich, 2000).

Para especies Británicas, uno de los principales parásitos son los escarabajos del género *Antherofagus nigricornis*, estas especies son muy pequeñas, se esconden dentro de las flores esperando a una obrera forrajeadora, de esta forma se adhieren a su cuerpo y son trasladados a su nido. Una vez dentro, depositan sus huevecillos de los cuales eclosionan numerosas larvas, las cuales permanecen en el nido hasta el momento de pupar, mientras tanto se alimentan de las reservas de la colonia.

Además de los parásitos mencionados anteriormente, las colonias también se ven atacadas por microorganismos. Uno de los principales endoparásitos son los protoctistas *Nosema bombi*. Este endoparásito ataca el tejido del intestino y los túbulos de malpighi, creando una debilidad extrema en el hospedero, haciéndolo incapaz de volar hasta que finalmente produce su muerte (Alford, 1975).

Las colonias no sólo se ven amenazadas por estos distintos parásitos, también están sujetos a la amenaza de los depredadores, que aunque son muy pocos, también representan un riesgo. Estos abejorros no tienen demasiados depredadores ya que su mecanismo de defensa es decir su aguijón y su veneno son muy eficaces para ahuyentar depredadores (Heinrich, 2000).

Entre las diferentes especies de *Bombus* se observa un patrón de coloración y un comportamiento de defensa similar, es decir, grupos de especies comparten ciertos patrones de coloración y de comportamiento. Este mimetismo Mulleriano les ha dado grandes ventajas ecológicas, ya que un depredador que ha sido atacado con el piquete de un abejorro con ciertos colores, la próxima vez que vea otro “igual” simplemente se alejará

independientemente de si se trataba de la misma u otra especie diferente (Prys-Jones & Corbet, 1991) (ver figura 12).

Dentro de los depredadores más importantes, se encuentran distintas especies de arañas y pequeños vertebrados donde algunos de ellos tienen estrategias para vencer el aguijón del abejorro golpeándolo una y otra vez contra el suelo y así como ésta existen otras estrategias que les permiten vencer y comerse a los abejorros.

Dentro de los vertebrados que se alimentan de *Bombus*, encontramos a varios tipos de aves. Como principal depredador se encuentran las aves del género *Lanius collurio* quienes empujan a sus presas contra espinas o picos para clavarlas y de esta forma las pueden comer (Alford, 1975). Estos abejorros forman parte de la dieta de algunos mamíferos como zorros, roedores y comadrejas, los cuales causan verdaderos daños en la colonia.