

Éxito reproductor en machos de *Osmia rufa*

Pablo Serrano Fernández

Departamento de Especialidades Médicas, Facultad de Medicina de la Universidad de Alcalá, Campus Universitario, 28871 Alcalá de Henares, Ctra. Madrid - Barcelona km. 33,600, España.
correo-e:emdep@espmed.alcala.es

Recibido: 1 noviembre 1998; aceptación final: 17 febrero 1999.

Resumen. El tamaño de los himenópteros adultos depende de la cantidad y calidad de alimento que se pone a disposición de las larvas. En especies como *Osmia rufa*, L. (Apoidea, Megachilidae) donde no se observan luchas entre machos y la hembra copula únicamente con el primero que accede a ella: ¿Existe una ventaja reproductiva a favor de los machos mayores, que justifique una mayor inversión materna? Para responder a esta pregunta se contaba con una población de capullos de *Osmia rufa*. Las crisálidas hembra fueron introducidas en nidos artificiales al aire libre y los machos en una caja-trampa adyacente, para poder ser medidos y marcados antes de ser liberados. La cópula se produce inmediatamente después de la eclosión de las hembras, momento en que se identificaba al macho implicado. Finalizada esta fase, se capturó un grupo control de machos en igual número que cópulas se habían registrado. Se pudo demostrar por el método de Montecarlo que los machos que habían copulado tenían una talla media significativamente superior a la media poblacional, mientras que el grupo control sí era una muestra aleatoria, descartándose así un posible sesgo en la mortandad y emigración. Un mayor tamaño parece ser una ventaja reproductiva en los machos, a pesar de que no parece existir una activa competencia entre ellos, ni la hembra puede ejercer una selección activa o críptica de su pareja.

Abstract. *Fitness in Osmia rufa males.* The size of adult hymenopters depends on the quality and quantity of the food they are provided with as larvae. In those species like *Osmia rufa*, L. (Apoidea; Megachilidae), where no apparent fights between males have been observed, and the female copulates only with the first male who covers her: is there any reproductive advantage for the biggest males, that could explain a greater parental investment? To answer this question an *Osmia rufa* cocoon population was put to the test. The female cocoons were placed in artificial open air wooden nests, and the male cocoons in a trap-nest next to the females, so they could be individually measured and marked before setting them free. The copulation takes place immediately after the females' eclosion, and this was the moment chosen to identify the involved male (without capture). After this first phase, a control group of males was captured in the same size as number of copulations had been observed. It was demonstrated by the Montecarlo method, that the males who took part at the copulations had an average size significantly greater than the mean of the male population, whereas the control group fitted well as a random sample. Consequently a mortality or emigration bias could be discarded. A bigger size seems to be a reproductive advantage for the males, though there is apparently no active competition between them, and the female is not able to take neither an active nor a cryptic choice of her mate.

Key words: Intrasexual selection; Parental investment; *Osmia rufa*; Megachilidae.

Introducción

Los himenópteros son uno de los grupos con mayor variedad de estrategias de reproducción entre los insectos. El interés actual se ha centrado principalmente en las especies polígamas debido al creciente interés por los mecanismos de selección espermática y selección críptica. Sin embargo en muchas especies de abejas las hembras son monógamas,

es decir, permiten una única cópula y almacenan el espermático adquirido para administrarlo en sus diferentes puestas. Una vez cubierta, la hembra modifica las feromonas que desprende, de manera que deja de ser atractiva para los machos. En esta situación no existe selección espermática o críptica, puesto que la hembra dispondrá del espermático de un solo macho a lo largo de toda su vida.

¿Cómo actúa la selección sexual en estos casos? En prin-

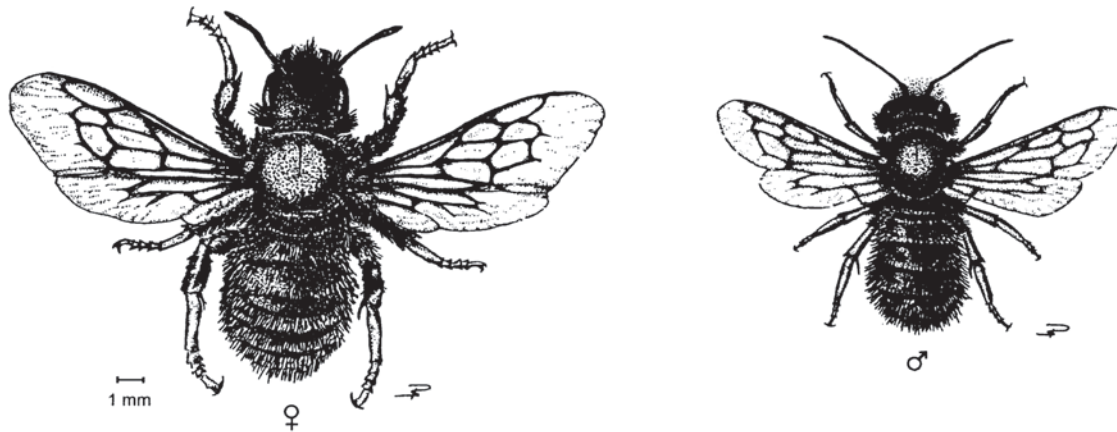


Figura 1. *Osmia rufa*, L. (dibujo del autor)

cipio encontramos tres posibilidades, la clásica competición activa o pasiva entre machos por el acceso a las hembras (Alcock, 1978), la selección activa de pareja por parte de las hembras (Alcock & Smith, 1987), o una combinación de ambas.

En algunos casos se puede descartar la posibilidad de una selección activa por parte de las hembras, debido a que los machos las cubren inmediatamente después de que éstas eclosionan, frecuentemente antes incluso del primer vuelo. La hembra no trata de liberarse del macho, de manera que toda la presión selectiva se concentra en la competencia entre los machos por el acceso a las hembras, bien por destreza en la búsqueda, o bien por defensa territorial (Alcock & Houston, 1986). En este último caso se da ocasionalmente una diferenciación de estrategias alternativas evolutivamente estables entre los machos, que pueden llevar incluso a una segregación morfológica intraespecífica en los machos (Alcock et al., 1977; Alcock & Houston, 1986).

Cuando el carácter sobre el que se ejerce la presión selectiva es el tamaño, nos encontramos ante una circunstancia añadida: sólo es heredable el potencial de crecimiento, porque las larvas de los himenópteros dependen exclusivamente del alimento que la madre (en las especies no sociales) les pone a disposición. De esta manera la inversión materna determina, más que ningún otro factor, el tamaño que alcanzará cada uno de los descendientes en su fase adulta.

En especies como *Osmia rufa* (Apoidea, Megachilidae) (fig. 1), donde no se han observado interacciones agresivas entre los machos, no queda claro cómo actúa la selección sexual sobre los mismos. La hipótesis más inmediata es la de que se viesan favorecidos aquellos machos con mayor destreza a la hora de localizar a las hembras (Alcock, 1978).

En este género en concreto y, al contrario de lo que sucede en otros géneros de la misma familia (Sugiura, 1994), los machos son de talla muy inferior a la de la hembra. Si además tenemos en cuenta que la hembra es capaz de determinar voluntariamente tanto el sexo como el tamaño (dentro de unos límites fijados genéticamente) de cada uno de sus descendientes, podríamos pensar que ésta estuviera optando por reducir la inversión por descendiente macho al mínimo. Al no existir, aparentemente, competencia por interacción agresiva entre los machos, aquellas estrategias que maximizasen el número de machos con un gasto mínimo se verían favorecidas debido a la mayor probabilidad de que al

menos alguno de ellos localizase una hembra antes que sus competidores (Darwin, 1871). La talla de la hembra, sin embargo, debería mantenerse estable ya que un tamaño reducido pone en juego su fecundidad y su capacidad de defensa del nido frente a hembras usurpadoras (Kim, 1997).

Esta fue precisamente la hipótesis de trabajo: la presión selectiva no favorece a los machos de mayor talla, sino que es independiente del tamaño del macho. De esta manera se explicaría la reducción generalizada de la talla de los machos en este género y la ausencia de interacciones agresivas entre ellos.

Esta hipótesis predice que la proporción de machos en especies como *O. rufa* debería ser mayor que en aquellas especies con un dimorfismo menos acusado. La proporción de machos en el género *Osmia* está en torno al 60 % (Vicens et al., 1993). En otro género estrechamente emparentado como es *Megachile*, con un grado de dimorfismo similar (generalmente algo menor), encontramos que la proporción oscila alrededor del 72 % (Mayer, 1996). Sin embargo en otro género de la misma familia, como es *Anthidium*, en el que el dimorfismo sexual se da a la inversa (el macho es notablemente mayor que la hembra), la proporción de machos es de tan sólo un 28-40 % (Wirtz et al., 1992; Sugiura, 1994).

Estos datos avalan en principio la hipótesis de que las hembras pudieran estar aumentando su eficacia biológica invirtiendo en el número y no en el tamaño de los machos, es indirecta (sin interacciones agresivas), como es el caso de *Osmia* o *Megachile*. La otra parte de la misma hipótesis sería que las hembras de especies en las que la competencia entre machos es directa (interacciones agresivas), como es el caso de *Anthidium*, pudieran maximizar su eficacia biológica invirtiendo en un menor número de machos, pero de mayor talla mayor.

Materiales y Métodos

Para probar la hipótesis de trabajo se realizó un estudio al aire libre en las afueras de la ciudad de Viena (Austria) desde el 15 de marzo hasta el 30 de junio de 1995 (12°C de temperatura máxima media) en el que ante todo se trató de mantener unas condiciones experimentales lo más naturales posibles. Se disponía de una población inicial de crisálidas de *Osmia rufa* provenientes de una serie de puestas realiza-

das espontáneamente el año anterior en unos nidos artificiales.

Los nidos consisten en una pila de tabloncillos de madera taladrados profundamente justo a la altura de la separación de unos y otros. De esta manera, al levantar el tabloncillo superior, los agujeros, de algo menos de 1 cm de diámetro, quedan abiertos longitudinalmente y se puede acceder a las crías que se encuentran en ellos. En condiciones naturales las hembras también anidan en agregados debido a que los nidos potenciales son relativamente escasos y suelen encontrarse agrupados (oquedades en muros o leños, estructuras de caña, otros nidos abandonados, etc.) (Bosch, 1995).

Se separaron las crías de hembra de las de macho: estas últimas tienen un volumen notablemente menor y, dentro de la fila de capullos de cada nido, son las que se encuentran más próximas a la salida (Vicens et al., 1993). A continuación se colocaron las hembras de nuevo en los nidos artificiales, mientras que los machos se introdujeron en una caja-trampa, consistente en un recipiente de doble techo donde las crías se encuentran en la parte inferior y los machos recién eclosionados entran por un agujero a la parte superior cubierta por una fina malla. Cada individuo era capturado, marcado individualmente en el tórax con un código de colores, medido su diámetro cefálico con un cuentahilos de precisión y liberado en una operación de tan sólo unos diez segundos (en gran parte gracias a que los machos de esta especie están inermes).

Se liberaron 29 machos que permanecieron en los alrededores en espera de las claves olorosas que indican la presencia de una hembra virgen. A los dos días de la aparición del último macho comenzaron a emerger las hembras, aunque muy interrumpidamente debido a la persistencia de la lluvia (a menudo con intervalos de más de dos días entre la eclosión de un individuo y el siguiente), hasta el día 26 de Junio. Sin embargo probablemente dos (en julio se detectaron dos nuevas hembras en la población) y, como máximo, cuatro hembras (sólo se situaron 20 capullos de hembra dentro del nido) pudieron eclosionar después del período de observación.

Estas abejas no abandonan el nido hasta que el sol se alza lo suficiente para subir un poco la temperatura y se mantienen activas hasta que comienza a anochecer o les sorprende la lluvia. Con el objetivo de registrar el mayor número posible de cópulas, se realizó una observación continua desde la salida hasta la puesta del sol durante todo el período de estudio (aproximadamente desde las 06:00 hasta las 19:00 hora local). Se registraron todas las cópulas que tuvieron lugar en la misma entrada de los nidos artificiales o en sus inmediaciones.

Gracias a que la cópula es bastante prolongada (hasta media hora o más) y que la pareja permanece completamente inmóvil mientras está acoplada, los machos podían ser identificados sin necesidad de ser capturados. Se prestó especial atención a la posibilidad de que un macho pudiera desplazar a otro, que hubiera llegado antes hasta la hembra. Entre los machos son frecuentes las confusiones a la hora de localizar una pareja potencial, ya que se ayudan en primera instancia de claves visuales muy burdas y sólo cuando ya se han encaramado a la supuesta pareja se percatan de su error por la ausencia de feromonas de hembra virgen. De hecho es muy habitual observar a los machos intentar copular con un tornillo o cualquier otro objeto de tamaño y forma similar a

una hembra, como por ejemplo otro macho. Estos breves intentos de cópula no han sido considerados por ningún autor como posibles comportamientos agonísticos, sino como meras confusiones, y así serán interpretados a priori en este trabajo.

Finalizado el período de observación, se capturó aleatoriamente un grupo de tantos machos como cópulas se habían registrado en la fase anterior. La captura se realizó uno a uno y con reintroducción, imitando las condiciones en que habían sido identificados los individuos que copularon (éstos no eran retirados de la población para evitar así el sesgo derivado de no reintroducir a los machos con mayor éxito). De esta manera se acumularon dos grupos de machos: aquellos que habían conseguido copular (grupo A) y otros capturados de forma aleatoria (grupo B o control).

El método estadístico de Montecarlo está especialmente diseñado para adjudicar a cada grupo extraído de una población inicial un valor de probabilidad de ser una muestra aleatoria de la misma (Peña Sánchez, 1986). Este método es puramente descriptivo, pero resulta muy eficaz para detectar la presencia de sesgos incluso en muestras y poblaciones iniciales pequeñas, como es el caso que nos ocupa. Los únicos requisitos son el perfecto conocimiento de la población inicial, la ausencia de inmigración y un número lo suficientemente elevado de muestras aleatorias.

Resultados

Las malas condiciones climáticas propiciaron que sólo se consiguieran registrar diez cópulas en todo el período de estudio. De hecho seis hembras volaron sin ser cubiertas (37,5 % del total de hembras), debido a que salieron del nido en días muy nublados mientras los machos esperaban resguardados la vuelta del calor (en su mayoría dentro de galerías sin ocupar de los nidos artificiales). De entre estos machos que lograron cubrir a una hembra, sólo uno de ellos (3,5 mm de diámetro cefálico) tomó parte en dos cópulas.

Aunque se dieron múltiples interacciones entre los machos, aparentemente éstas no fueron de carácter agresivo, sino meros intentos frustrados de cópula, ya que en ellas uno de los machos se limita a sujetar brevemente al otro exactamente de la misma manera que hace cuando se ancla sobre una hembra, sin infligir lesiones a la víctima ni expulsarla de la zona que estaba ocupando previamente. En ningún caso se observó que un macho lograra desplazar del dorso de una hembra virgen a otro macho llegado antes que él. Tampoco se observó que los machos tuvieran puntos de vigilancia concretos ni mucho menos que los defendieran, al contrario de lo que sucede en otras especies de la misma familia (Nachtigall, 1997).

Las hembras vírgenes nunca eludieron la cópula con el primer macho que les daba alcance.

En el grupo control sólo un sujeto fue capturado dos veces (3,4 mm de diámetro cefálico) y ningún individuo carecía de marcaje (ausencia de inmigración).

Cumplidos los requisitos para la aplicación del método de Montecarlo, es decir, perfecto conocimiento de la población inicial ($n=29$; $\bar{x} = 3,25$ mm; $\sigma^2 = 0,188$) y ausencia de inmigración, se empleó el método para generar muestras aleatorias, con reintroducción, de diez individuos a partir de la población inicial. La distribución de las medias para 50.000

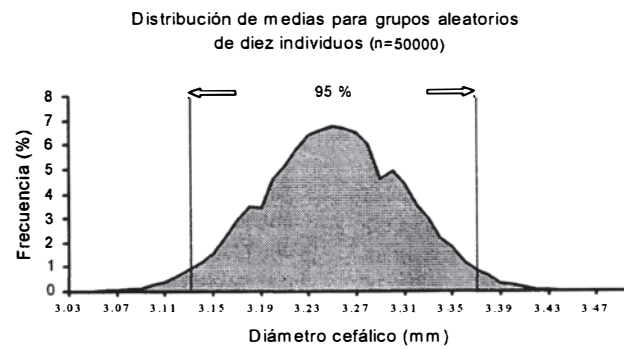


Figura 2. Distribución del tamaño medio de grupos aleatorios de diez individuos ($n = 50.000$).

de estos grupos se representa en la figura 2 (las probabilidades puntuales son en realidad las acumuladas para intervalos discretos de una centésima de milímetro) y se asume que es de tipo normal por las propias características del modelo. De esta manera se calcula sin mayor dificultad que el 95 % de la distribución de estos datos queda comprendido entre los valores de 3,13 y 3,37 mm de diámetro cefálico medio. El diámetro cefálico medio de los machos del grupo A ($\bar{x} = 3,39$ mm; $\sigma^2 = 0,166$) queda claramente fuera de este intervalo de confianza para la suposición de aleatoriedad de la muestra. En otras palabras, por azar sólo encontramos este valor promedio o uno superior con un 0,87 % de probabilidad acumulada. Sin embargo la media del grupo B o control ($\bar{x} = 3,21$ mm; $\sigma^2 = 0,185$) sí tiene una alta probabilidad puntual (5,2 %) de ser producto de una selección aleatoria.

Discusión

Los resultados demuestran que no hubo sesgos de inmigración, puesto que en el grupo control no se consiguió capturar ningún individuo que no hubiera sido marcado previamente, es decir, que hubiese llegado desde otra población. Asimismo queda descartado un sesgo debido a la mortalidad o emigración de los sujetos de la población inicial, ya que el grupo control tenía una elevada probabilidad asociada de ser una muestra aleatoria de dicha población.

Hay claros indicios de que bajo las condiciones del estudio los machos de mayor talla tienen una ventaja reproductiva sobre los demás. Estos resultados no son consistentes con la hipótesis de trabajo. Por tanto debemos rechazar, al menos inicialmente, la hipótesis de trabajo según la cual no deberían existir diferencias en éxito reproductor entre machos de tallas diferentes.

Sin embargo el rechazo de la hipótesis de trabajo no hace sino dejar una serie de preguntas pendientes. En primer lugar se ignora cuál es el mecanismo que pudiera explicar la ventaja reproductiva de los machos de mayor talla y así justificar una presión evolutiva hacia una mayor inversión materna en ellos. En segundo lugar queda también por explicar la segunda presión evolutiva, aquella que limita el tamaño máximo de los machos, ya que no se trata de un límite fisiológico para el macho ni para la inversión materna, puesto que las hembras de su propia especie les doblan en tamaño. Esta última cuestión es aún más interesante si tenemos en cuenta que en otros géneros de la misma familia son los machos los que superan claramente en tamaño a las hem-

bras.

En cuanto a la primera presión evolutiva podemos aducir ventajas de tipo sensorial, de tipo motriz o de tipo energético.

La ventaja a nivel sensorial que implica un mayor tamaño es, con toda probabilidad, la presencia de unas antenas mayores. Que el movimiento de las antenas cubra un mayor volumen supone también una pequeña ventaja a la hora de detectar feromonas en concentraciones reducidas. De hecho, uno de los dimorfismos que distinguen a los machos de *O. rufa* de sus hembras es la longitud desproporcionada de sus antenas (ver fig. 1).

La ventaja motriz que tienen los machos de mayor talla es su estabilidad en vuelo bajo condiciones de viento, si bien es a costa de una peor eficiencia energética cuando el viento está ausente (Brodsky, 1994). Viena es una ciudad ventosa debido a la peculiaridad de su orografía y durante el estudio sólo se registraron nueve días de cielo despejado y escaso viento.

Por último, la ventaja a nivel de intercambio energético es una mayor retención de calor fruto de la conocida relación entre superficie y volumen. Un mayor volumen conlleva una mayor superficie siempre que los cuerpos sean geoméricamente semejantes, pero esta relación no es lineal ya que el volumen aumenta con el cubo (o dimensión fractal) y la superficie aumenta con el cuadrado (o dimensión fractal) de la razón de semejanza. Dado que la superficie es la responsable del intercambio energético de un cuerpo con el medio que le rodea, un cuerpo de mayor tamaño pierde proporcionalmente menos energía térmica que uno más pequeño (Eckert, 1988). Las dos últimas opciones son especialmente interesantes si tenemos en cuenta el factor climático a la hora de establecer el éxito reproductor de los machos.

Cabe pensar que el éxito reproductor de los machos sea dependiente tanto de su talla como de las condiciones climáticas presentes durante las semanas de apareamiento. En una situación de frío y viento, como la registrada durante el estudio, podrían verse favorecidos aquellos machos con una mayor talla gracias a una menor pérdida de calor y una mayor estabilidad en el vuelo. Sin embargo bajo buenas condiciones atmosféricas, es decir, escaso viento, temperaturas cálidas y fuerte humedad ambiental, podrían verse favorecidos los machos de menor talla ya que éstos incrementan su eficiencia energética en vuelo (Brodsky, 1994), o al menos no verse en desventaja respecto de los de mayor talla ya que a igualdad de éxito reproductor, desde el punto de vista ma-

terno siempre es más interesante producir machos de menor talla porque su producción implica un menor coste. En resumen, a la hora de avituallar las celdillas de los machos, la madre se encontraría ante la disyuntiva de invertir en un mayor número de machos pequeños o un menor número de machos mayores. Cada una de estas estrategias de inversión podrían verse favorecidas en función de las condiciones climáticas presentes en la siguiente temporada de apareamiento, de manera que parece razonable pensar que la estrategia óptima a medio plazo sea una combinación de ambas. De esta manera aunque la tendencia evolutiva haya sido una disminución de la talla de los machos, la estrategia de invertir en machos de mayor talla se mantendría en cierta medida entre las hembras ya que éstos gozarían de una cierta ventaja reproductiva en aquellas temporadas con peores condiciones climáticas. En cualquier caso, esta hipótesis debería ser contrastada en un estudio de mayor envergadura que incluyese varias temporadas de apareamiento.

Una posibilidad adicional sería que la aparente ventaja de los machos mayores, se tradujese en realidad en una ausencia de ventaja global, debido a una segregación de estrategias. En este caso el ser mayor o menor se vería favorecido diferencialmente según el escenario de observación (Alcock, 1979). En nuestro caso podría existir una especialización en cuanto al lugar de la cópula, ya que, como se ha comentado anteriormente, algunas hembras consiguen levantar vuelo sin haber copulado (sobre todo si eclosionan en días fríos y/o nublados). De este modo mientras la mayoría de los machos permanece en las inmediaciones de los nidos donde han nacido, otros podrían aprovechar las zonas de alimentación para esperar a las hembras vírgenes. Sin embargo esta posibilidad no es muy consistente con los resultados, puesto que, como vimos, no parece existir ningún sesgo de tamaño en cuanto a la emigración en la población experimental.

Otra opción más sutil es la de la "dominancia feromonal" presente en algunas especies del grupo Apoidea (Ayasse et al., 1995), según la cual los machos anuncian su estatus en la jerarquía gracias a ciertas diferencias en las feromonas que emiten. Sin embargo, aunque este fenómeno limita mucho las interacciones agonísticas entre los machos, éstas siguen estando presentes y de manera muy patente, algo que no sucede en *Osmia rufa*.

En cuanto a la segunda presión evolutiva no parece existir más limitación que la del rendimiento económico desde el punto de vista de la madre. El límite queda establecido allí donde es preferible para la madre invertir en un nuevo individuo, antes que seguir incrementando la talla de uno de ellos. El "fitness" óptimo desde el punto de la madre se alcanza en un término medio de inversión entre calidad y cantidad, determinado principalmente por los parámetros de dispersión de las hembras en el tiempo y el espacio, proporción entre machos y hembras y riesgo de depredación (Eickworth & Ginsberg, 1980), siguiendo la ley de Emlen y Oring (1977). Sin embargo los estudios previos no han logrado aportar mucha claridad a la cuestión de los efectos de las diferentes estrategias de inversión materna sobre la supervivencia y el éxito reproductor de los descendientes (Mayer, 1996), aunque anteriormente se ha apuntado una posibilidad: que las hembras sigan una estrategia mixta de inversión para equilibrar el éxito reproductor de sus descendientes bajo diferentes condiciones climáticas. En este caso el tamaño máximo del macho sería aquél para el que las ventajas de tipo ener-

gético y motor se eclipsan por el coste excesivo e inseguro de la inversión materna, ya que ésta desconoce las condiciones ambientales que estarán presentes durante la siguiente temporada de apareamiento.

Por último deben ser reseñadas algunas limitaciones importantes de este estudio. Existe en primer lugar una cuestionable validez externa debido en parte a lo reducido de la muestra y en parte a la elevada consanguinidad, además, debido a lo anómalo de las condiciones meteorológicas, entre dos y cuatro hembras (aunque ningún macho) pudieron eclosionar después del periodo de observación. En segundo lugar, la ausencia de control de cópulas fuera del nido impide un contraste fiable de la hipótesis de las estrategias segregadas, aunque ya se ha comentado que los resultados no parecen apuntar en esa dirección, puesto que no se ha podido demostrar la existencia de ningún sesgo en la dispersión de los machos.

Agradecimientos. El autor agradece sinceramente la colaboración prestada por el Departamento de Biología Evolutiva de la Facultad de Biología de la Universidad de Viena y, en particular, el Dr. Ayasse, para la realización de este trabajo.

Bibliografía

- Alcock, J., 1978. Notes on the male locating behavior in some bees and wasps of Arizona (Hymenoptera: Anthophoridae, Pompilidae, Sphecidae, Vespidae). *Pan-Pac. Entomol.*, 54:215-225.
- Alcock, J., 1979. *The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in some bees and Wasps*. London: Academic Press.
- Alcock, J., Houston, T.F., 1986. Resource defense and alternative mating tactics in the Banksia bee, *Hylaeus alcyoneus*. *Ethology*, 76:177-188.
- Alcock, J., Jones, C.E., Buchmann S.L., 1977. Male mating strategies in the bee *Centris pallida*, Fox (Anthophoridae: Hymenoptera). *Am. Nat.*, 111:145-155.
- Alcock, J. & Smith, P., 1987. Hilltopping, leks and female choice in the carpenter bee *Xylocopa (Neoxylocopa) varipuncta*. *J. Zool.* 211:1-10.
- Ayasse, M., Marlovits, T., Tengo, J., Taghizadeh, T., Francke, W., 1995. Are there pheromonal dominance signals in the bumblebee *Bombus hypnorum*, L. (Hymenoptera: Apidae)? *Apidologie*, 26(3):163-180.
- Bosch, J., 1995. Comparison of nesting materials for the orchard pollinator *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae). *Entomol. Gen.*, 19(4):285-289.
- Brodsky, A. K., 1994. *The evolution of insect flight*. New York: Oxford University Press.
- Darwin, C. R., 1997 (reedición). *Secondary Sexual Characters of Insects*. In: *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. New York: Prometheus Books. (versión original 1871).
- Eckert, R., 1988. Animal Energetics and Temperature Relations. In: *Animal Physiology, Mechanisms and Adaptations*: 555-604. New York: W.H. Freeman.
- Eickworth, G.C., & Ginsberg, H.S., 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annu. Rev. Entomol.*, 25:421-446.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W., 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197:215:223.
- Kim, J.Y., 1997. Female size and fitness in the leafcutter bee *Megachile apicalis*. *Ecol. Entomol.*, 22(3): 275-282.
- Mayer, D.F., 1996. Effects of sex ratio and female density on progeny survival of the alfalfa leafcutter bee (Hymenoptera: Megachilidae). *Pan-Pac. Entomol.*, 72(3):138-141.

- Nachtigall, W., 1997. Territorial defence by male wool carder bees, *Anthidium septemdentatum* (Hymenoptera: Megachilidae) directed towards giant carpenter bees, *Xylocopa violacea* (Hymenoptera: Megachilidae). *Entomol. Gen.*, 22(2):119-127.
- Peña Sánchez, D., 1986. *Estadística: modelos y métodos*. Madrid: Alianza Universidad Textos.
- Sugiura, N., 1994. Parental investment and offspring sex ratio in a solitary bee, *Anthidium septemspinum*, Lepeletier (Hymenoptera: Megachilidae). *J. Ethol.*, 12(2):131-139.
- Vicens, N., Bosch, J., Blas, M., 1993. Nests of some cavity-nesting *Osmia* (Hymenoptera, Megachilidae). *Orsis*, 8(0):41-52.
- Wirtz, P., Kopka, S., Schmöl, G., 1992. Phenology of two territorial solitary bees, *Anthidium manicatum* and *A. florentinum* (Hymenoptera: Megachilidae). *J. Zool.*, 228:641-651.