

OBSERVACIONES PRELIMINARES DE LA CONDUCTA DE VISITA DE *CENTRIS RODOPHTHALMA* PÉREZ (HYMENOPTERA: ANTHOPHORIDAE) SOBRE ESPECIES DE *ADESMIA* (FABACEAE) EN LA IV REGIÓN DE CHILE¹

PRELIMINARY OBSERVATIONS ABOUT VISIT BEHAVIOR OF *CENTRIS RODOPHTHALMA* PÉREZ (HYMENOPTERA: ANTHOPHORIDAE) ON SPECIES OF *ADESMIA* (FABACEAE) AT IV REGION OF CHILE

ELIZABETH CHIAPPA² Y SHARON RODRIGUEZ³

ABSTRACT

At three locations of the IV Region of Chile (Andacollito, Hurtado and Varillar) a study was carried out to determine the visit behavior of *Centris rodophthalma* on *Adesmia glutinosa* and *A. pedicellata* (Fabaceae). Two flower characters, the number of open flowers and the nectar volume were recorded and related with behavioral aspects of the bee: visitation frequency, the time spent at flowers and searching time (refers to the time spent outside of the bushes). To examine relations between those parameters an analysis of stepwise multiple regression was performed. Results of this analysis show that at Varillar, the visit frequency is determined by the nectar of *A. glutinosa* and the time spent on flowers is resolved when both parameters are acting together. At Andacollito, the visitation frequency and the time spent on flowers are determined by flower characters as a whole, but the time spent on flowers is also related to the number of open flowers of *A. pedicellata*. At Hurtado, the visitation frequency was explained by action of the variables conjointly and the time spent at flowers is also related to the number of open flowers. At the three places the nectar volume and number of flowers did not influence the searching time because this is shared, probably, with other functions like mating, resting, etc. The results suggest variability of visitation behavior at population level.

KEY WORDS: Insect-plant interaction, visitation behavior, *Centris*, Hymenoptera, *Adesmia*, Fabaceae, Chile.

INTRODUCCIÓN

La conducta de búsqueda de un animal es determinada por una sumatoria de variables tales como la disponibilidad y distribución de recursos influenciadas por factores ambientales bióticos y abióticos, los riesgos asociados a su obtención, el método, la habilidad y eficiencia para conseguirlos, restricciones internas relativas a la edad, con-

dición sexual y otras como la diapausa o quiescencia. El éxito final en la búsqueda estará íntimamente relacionado con la flexibilidad adaptativa frente a cambios externos de largo alcance y al aprendizaje para responder frente a cambios ambientales de corto plazo (Bell, 1991).

Las restricciones del ambiente externo, tales como las limitaciones impuestas por la estructura floral, actúan como factores significativos dentro de los sistemas de relaciones insecto-planta (Roubik, 1992). Efectos de la morfología floral sobre la conducta de visita de insectos han sido ampliamente documentados (Young y Stanton, 1990; Murcia, 1990; Conner *et al.*, 1995; Stout, 2000). La arquitectura de la planta y el número de flores que presenta son factores que participan como atractivo a la vez que modelan la conducta de visita de los insectos asociados, influyendo sobre la frecuencia con que visitan las

¹ Financiado por Proyecto FONDECYT 1971141

² Facultad de Ciencias, U. de Playa Ancha, Casilla 34-V, Valparaíso, Chile e-mail: echiappa@upa.cl
Instituto de Biología, U. Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile e-mail: srodrigu@ucv.cl

plantas y, finalmente, sobre su éxito reproductivo (Diggle, 1995; Conner y Rush, 1996; Ohashi y Yahara, 1999).

Destaca también la producción de néctar considerada como adaptación que evoluciona, en gran medida, a través de su efecto sobre la conducta de los visitantes. Variados estudios dan cuenta de la interacción entre patrones de disponibilidad de dicho recurso floral y la tasa de visita de insectos (Real y Rathcke, 1991; Mitchell y Waser, 1992).

La conducta de búsqueda de recursos de los insectos refleja la forma en que perciben el medio externo. Variables microclimáticas (como radiación solar, humedad, temperatura ambiente) y factores bióticos (como estructura floral, período de antesis, cantidad y calidad de recompensas florales y presencia de otras especies) influyen en la calidad, actividad y conducta de los visitantes en las flores (Herrera, 1995 a, b). Linhart y Grant (1996) sostienen que poblaciones adyacentes de una planta, pueden diferir en varios caracteres florales según su asociación a visitantes de diferentes especies.

Una estrecha relación entre los períodos de floración de las plantas y de actividad de los insectos visitantes se ha observado en regiones precordilleranas de Chile central, considerada fundamental para el funcionamiento de sistemas de relaciones los que, además, estarían sujetos a la disponibilidad de recursos florales suficientes para mantener las poblaciones de insectos (Arroyo *et al.*, 1983; Minckley *et al.*, 2000).

Si la heterogeneidad del hábitat y de los recursos varía, se espera que los organismos también cambien su comportamiento (Hassell y Southwood, 1978). Tal situación fue abordada para poblaciones de *Centris rodophthalma* Pérez 1910, especie endémica de la III y IV Región de Chile (Chiappa, 1998), estudiadas en relación a especies de *Adesmia* (Fabaceae) en tres localidades de la IV Región, con el objeto de caracterizar la conducta de visita de *C. rodophthalma*.

Siendo *Adesmia* un recurso floral importante por su abundancia en las zonas de estudio, y por lo tanto para la abeja, se plantea que rasgos florales como número de flores abiertas y presencia de néctar determinarían componentes de la conducta de visita de *C. rodophthalma*, tales como la frecuencia con que la abeja visita las flores de *Adesmia*, el tiempo de permanencia del insecto en el arbusto y el tiempo de búsqueda, representado por la ausencia de *C. rodophthalma* en los arbustos.

METODOLOGÍA

Sitios de estudio. El presente trabajo fue realizado durante 12 días de septiembre y 12 días de octubre de 1999, en la IV Región del país, donde se seleccionaron tres localidades de estudio: Varillar (29° 55' 31" S, 70° 32' 00" W), Andacollito (30° 01' 06" S, 70° 36' 28" W) y Hurtado (30° 09' 07" S, 70° 40' 06" W).

Dichas localidades se caracterizaron (sólo en períodos de observación) de acuerdo a variables ambientales como temperatura, humedad relativa, velocidad del viento y especies vegetales presentes, con el fin de compararlas en relación a disponibilidad y distribución de los recursos.

Variables ambientales. Se midió temperatura y humedad utilizando un registrador de datos programable Tinytag (temperature data logger -40°C + 125°C; relative humidity logger 0-95%). La velocidad del viento se registró con un anemómetro manual Dwyer windmeter (escala 8 - 104 km/hr). Se utilizó un navegador satelital GPS (Global Position System) Magellan 2000 para medir posición geográfica, altitud y distancias.

Variables estructurales y fisiológicas de *Adesmia* y flora acompañante. Se colectó ejemplares de especies de *Adesmia* presentes y la flora acompañante, las que se analizaron en laboratorio una vez herborizadas las muestras.

En base a observaciones previas en terreno se seleccionaron variables morfológicas y fisiológicas del recurso floral en cada sitio de estudio, entre 10 y 18 horas, rango de horas identificado como período de actividad de la abeja.

En los tres sitios de estudio se contabilizó el número de flores abiertas en 6 arbustos de *Adesmia* (FA) a intervalos de 1 hora, durante 3 días del mes de septiembre y 3 días del mes de octubre, entre las 9.00 y 18.00 horas. Sólo se censaron flores abiertas ya que son las más visitadas por la abeja. Además, se registró la presencia de néctar (N), por observación visual, en los nectarios de 20 flores de cada especie de *Adesmia*, cada 2 horas, durante 2 días de cada mes.

Variables conductuales de *C. rodophthalma*. Para estimar la influencia de variables florales de *Adesmia* sobre la conducta de visita de *C. rodophthalma*, se cuantificó, en forma simultánea por 5 observadores, durante 3 días en cada lugar de trabajo, entre 10 y 18 horas (= 920 horas de observación).

los siguientes parámetros conductuales, estimados por Bell (1991) como componentes principales de la conducta de búsqueda de recursos en animales: 1. la frecuencia con que individuos de la especie *C. rodophthalma* visitaron las flores presentes en arbustos de *Adesmia* (FV); 2. el tiempo de permanencia de cada individuo visitante de *C. rodophthalma* por arbusto (TP), y 3. el tiempo de búsqueda, determinado por el tiempo en que los individuos se ausentaban del arbusto (TB).

Según observaciones realizadas con individuos marcados, las abejas muestran constancia en las visitas a los arbustos, por lo que en el presente trabajo se escogieron plantas que estuvieran lo suficientemente alejadas como para que no permitieran pseudorréplicas (distancia $X = 50$ m).

Análisis estadístico. Para corroborar lo que se explica a partir de la Tabla 4, se utilizó el coeficiente de correlación muestral de Pearson (r), el cual mide la asociación lineal entre dos variables.

Para cuantificar la forma en que se relaciona cada uno de los aspectos de la conducta de *C. rodophthalma* con los rasgos florales estudiados (Tablas 5A, 5B, 5C), se realizó un análisis de regresión múltiple con procedimiento de selección "stepwise", utilizando el coeficiente de determinación R^2 (Statistica for Win-

dows, 1997). Se utilizaron las variables independientes: flores abiertas y presencia de néctar (FA y N), primero juntas y luego separadamente, versus una variable dependiente por vez: frecuencia de visitas de la abeja al arbusto, tiempo de permanencia en las flores y tiempo de búsqueda (FV ó TP ó TB).

La descripción detallada de la abeja se encuentra en Chiappa (1998) y las flores de *Adesmia* se describen en Chiappa *et al.* (2000).

RESULTADOS

Se determinó que los factores climáticos eran diferentes para cada lugar; geográficamente, además, la distancia entre las localidades se encuentra reforzada por accidentes geomorfológicos como la presencia del Río Hurtado, entre Andacollito y Varillar, y varios cordones de cerros entre estos 2 sitios y el área de Hurtado (Tabla 1). En los meses en que se realizó el estudio, Andacollito y Varillar mostraban una etapa de floración más avanzada con respecto a Hurtado, localidad que se encontraba en plena floración.

Se registró la presencia de 6 especies del género *Adesmia* caracterizando los sitios seleccionados para el estudio (Tabla 2).

TABLA 1
VALORES PROMEDIO DE PARÁMETROS CLIMÁTICOS Y GEOGRÁFICOS OBTENIDOS PARA VARILLAR, ANDACOLLITO Y HURTADO DURANTE LOS PERÍODOS DE OBSERVACIÓN: TEMPERATURA (T), HUMEDAD DEL AIRE (H), VELOCIDAD DEL VIENTO (V), ALTITUD (A) Y DISTANCIA ENTRE LOCALIDADES (D).

VARIABLES	VARILLAR	ANDACOLLITO	HURTADO
T (°C)	20,8	27,2	15,1
H (%)	35,67	20,42	60,57
V (m/hr)	86	33	41
A (m)	1.050	870	1.550
D (km)	Varillar-Hurtado 31	Varillar-Andacollito 13,25	Andacollito-Hurtado 19

TABLA 2
ESPECIES DE *ADESMIA* PRESENTES EN LAS ZONAS DE ESTUDIO.

VARILLAR	ANDACOLLITO	HURTADO
<i>A. argentea</i> Meyen <i>A. dichotomia</i> Clos. <i>A. glutinosa</i> Hook & Arn. <i>A. parviflora</i> Clos.	<i>A. pedicellata</i> Hook & Arn.	<i>A. argentea</i> Meyen <i>A. pedicellata</i> Hook & Arn. <i>A. monosperma</i> Clos.

TABLA 3
FLORA ACOMPAÑANTE DE *ADESMIA* EN 3 LOCALIDADES DE LA IV REGIÓN.

ANDACOLLITO Especie (Familia)	HURTADO Especie (Familia)	VARILLAR Especie (Familia)
<i>Schinus molle</i> var. <i>areira</i> (L.) DC. (Anacardiaceae)	<i>Schinus polygamus</i> (Cav.) Cabrera (Anacardiaceae)	<i>Rodophiala bagnoldii</i> (Herb.) Traub (Amaryllidaceae)
<i>Baccharis linearis</i> (R. et Pav.) Pers. (Asteraceae)	<i>Haplopappus latifolius</i> (Phil.) Reiche (Asteraceae)	<i>Chaetanthera glabrata</i> (DC.) Meigne (Asteraceae)
<i>Encelia canescens</i> var. <i>oblongifolia</i> DC. (Asteraceae)	<i>Proustia pungens</i> Poepp. ex Less. (Asteraceae)	<i>Chuquiraga ulicina</i> Hook. et Arn. (Asteraceae)
<i>Proustia pungens</i> Poepp. ex Less. (Asteraceae)	<i>Ephedra breana</i> Phil. (Ephedraceae)	<i>Encelia canescens</i> var. <i>oblongifolia</i> DC. (Asteraceae)
<i>Echinopsis chilensis</i> (Colla) Friedr. et Rowl. (Cactaceae)	<i>Colliguaja odorifera</i> Mol. (Euphorbiaceae)	<i>Senecio murinus</i> Phil. (Asteraceae)
<i>Copiapoa</i> sp (Cactaceae)	<i>Krameria cistoidea</i> Hook. et Arn. (Krameriaceae)	<i>Argylia radiata</i> DC. (Bignoniaceae)
<i>Prosopis chilensis</i> (Mol.) Stuntz (Mimosaceae)	<i>Muehlenbeckia hastulata</i> (J. Sm.) Standl. ex Macbr. (Polygonaceae)	<i>Cordia decandra</i> H. et Arn. (Boraginaceae)
	<i>Stachys albicaulis</i> Lindl. (Lamiaceae)	<i>Heliotropium stenophyllum</i> H. et Arn. (Boraginaceae)
		<i>Caesalpinia angullicaulis</i> Clos. (Caesalpinaceae)
		<i>Geoffroea decorticans</i> (Gill. ex Hook. et Arn.) Burk. (Fabaceae)
		<i>Acacia caven</i> (Mol.) Hook. et Arn. (Mimosaceae)
		<i>Prosopis chilensis</i> (Mol.) Stuntz (Mimosaceae)
		<i>Calandrinia grandiflora</i> Lindl. (Portulacaceae)
		<i>Phrodus bridgesii</i> Miers. (Solanaceae)
		<i>Larrea nitida</i> Cav. (Zigophyllaceae)

En la zona de estudio *C. rodophthalma* manifestó tendencia oligoléctica y clara preferencia en las visitas a representantes de la familia Fabaceae. La especie más abundante y visitada en la localidad de Varillar fue *A. glutinosa* y en Andacollito y Hurtado fue *A. pedicellata*.

La flora acompañante de *Adesmia* en Varillar, Andacollito y Hurtado presentó diferentes conjuntos de especies vegetales caracterizando cada lugar (Tabla 3).

A pesar de la riqueza de especies observada en cada sitio, *C. rodophthalma* no visita las plantas re-

gistradas excepto, y menos frecuentemente en comparación a las *Adesmia*, *Geoffroea decorticans* (Fabaceae) en Varillar y *Stachys albicaulis* (Lamiaceae) en Hurtado.

En las tres localidades la actividad de forrajeo de la abeja comienza antes de las 9.30 horas, finalizando alrededor de las 19 horas. Se observó que, a lo largo del día, el número de flores abiertas en los arbustos aumenta gradualmente ($r = 0.992$), no así las visitas de *C. rodophthalma* ($r = -0.104$), lo que indica que esa variable aisladamente no es el mayor atractivo para la abeja (Tablas 4 y 5).

TABLA 4
 PROMEDIO DE VISITAS DIARIAS DE *C. RODOPHTHALMA* A ARBUSTOS DE *ADESMIA* EN VARILLAR.

Hora	Temperatura (°C)	N° de flores abiertas	N° de visitas/arbusto
09.00-11.00	17	149	29
11.00-13.00	26	201	53
14.00-16.00	28	304	25
16.00-18.00	18	397	35

La especie es una excelente voladora y se desplaza rápidamente a través de las áreas visitadas, permaneciendo poco tiempo sobre las flores. Se registró un tiempo promedio de permanencia de la abeja por flor de 3,5 segundos y de 40,68 segundos por arbusto, y un promedio de número de flores visitadas por arbusto de 11,77 para las 3 áreas estudiadas.

En cada una de las localidades los aspectos registrados para *C. rodophthalma* se manifiestan de diferente forma en la conducta de forrajeo de esta abeja (Fig. 1). En Varillar y Andacollito hay una escasa expresión de cada uno de los aspectos de la conducta, sin dominancia de ninguno de ellos, probablemente debido a lo avanzado de la temporada de floración, a una baja densidad de arbustos de *Adesmia* y un alto nivel de intervención humana. Hurtado presenta una condición opuesta, con floración abundante, gran cantidad de arbustos de *A. pedicellata* y condiciones ambientales menos intervenidas, lo que se reflejaría en los mayores valores para cada uno de los aspectos de la conducta de visita de *C. rodophthalma* revisados. El alto tiempo de permanencia en este lugar se po-

dría explicar en relación al escaso aporte hecho por el néctar en la determinación de conductas, por lo que *C. rodophthalma* debiera requerir un mayor tiempo de manipulación para obtener recompensas florales (ver Tabla 5C).

El análisis de regresión múltiple, con procedimiento de selección "stepwise", entregó los resultados presentados en Tablas 5A, 5B y 5C.

En Varillar (Tabla 5A) la frecuencia de visita de *C. rodophthalma* se explica por la variable presencia de néctar en las flores. El tiempo de permanencia es explicado significativamente por las variables actuando en conjunto.

En Andacollito (Tabla 5B) solamente la acción conjunta de ambos rasgos permite definir la frecuencia de visita y el tiempo de permanencia y, en forma independiente, el número de flores abiertas determina el tiempo de permanencia.

En Hurtado (Tabla 5C) la frecuencia de visita es explicada por ambas variables en conjunto; el tiempo de permanencia es levemente definido por el número de flores abiertas como variable aislada.

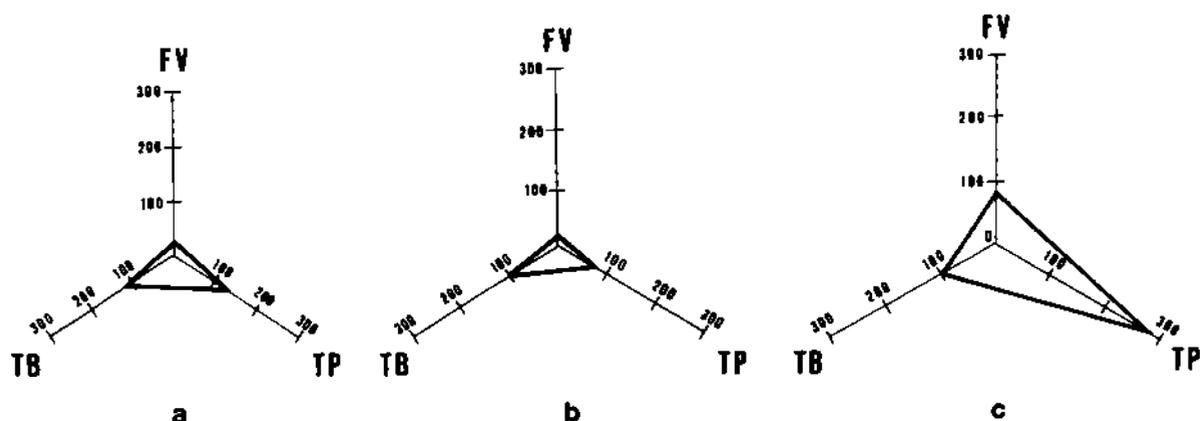


Figura 1. Representación de la conducta de visita de *C. rodophthalma* sobre *Adesmia* en (a) Varillar (b) Andacollito y (c) Hurtado, utilizando 3 componentes: FV (frecuencia de visita), TP (tiempo de permanencia) y TB (tiempo de búsqueda). Se puede notar la semejanza en las localidades de Varillar y Andacollito, que presentan características climáticas, geográficas y de intervención humana semejantes, a diferencia de Hurtado que tiene condiciones distintas.

TABLA 5

A (VARILLAR), B (ANDACOLLITO) Y C (HURTADO). ANÁLISIS DE REGRESIÓN MÚLTIPLE STEPWISE MOSTRANDO LA RELACIÓN ENTRE RASGOS FLORALES DE *ADESMIA* Y CARACTERES CONDUCTUALES DE LA ABEJA. LOS VALORES EN CADA CELDA INDICAN LOS VALORES DEL COEFICIENTE DE DETERMINACIÓN (R^2) Y SU PROBABILIDAD (P-VALOR). VARIABLES INDEPENDIENTES: NÚMERO DE FLORES ABIERTAS (FA), PRESENCIA DE NÉCTAR (N) DE *A. GLUTINOSA* Y *A. PEDICELLATA*; VARIABLES DEPENDIENTES: FRECUENCIA DE VISITA (FV), TIEMPO DE PERMANENCIA (TP), TIEMPO DE BÚSQUEDA (TB) DE *C. RODOPHTHALMA*.

TABLA 5A	FA		N		FA + N	
Varillar	R^2	P-valor	R^2	P-valor	R^2	P-valor
FV	0.4871	0.9917	0.6237	0.0113	0.6306	0.0504
TP	0.8344	0.0006	0.7313	0.033	0.8697	0.0022
TB	0.0445	0.5858	0.0477	0.5722	0.0509	0.8475
TABLA 5B	FA		N		FA + N	
Andacollito	R^2	P-valor	R^2	P-valor	R^2	P-valor
FV	0.0138	0.7637	0.0275	0.6698	0.4596	0.1578
TP	0.4052	0.0653	0.3436	0.0972	0.4054	0.2103
TB	0.0385	0.6131	0.1141	0.374	0.1894	0.5327
TABLA 5C	FA		N		FA + N	
Hurtado	R^2	P-valor	R^2	P-valor	R^2	P-valor
FV	0.5569	0.0209	0.0696	0.4929	0.6555	0.0409
TP	0.5446	0.0232	0.1798	0.2554	0.553	0.125
TB	0.1317	0.337	0.0284	0.6645	0.1415	0.6328

Según los resultados, el tiempo de búsqueda en las 3 localidades no fue resuelto por ninguna de las variables florales observadas, respondiendo aparentemente a variables no consideradas en este estudio, por lo que es necesario aumentar el número de rasgos florales que permitan interpretar en mejor medida la conducta de forrajeo de la especie.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

De acuerdo con lo planteado por algunos autores, las abejas generalmente muestran preferencia por un tipo de flor en particular (Free, 1963; Macior, 1968; Kendall y Smith, 1975). También *C. rodophthalma* muestra cierto grado de oligolecía en las zonas de estudio, visitando casi exclusivamente *Adesmia glutinosa*, *A. pedicellata* y, menos frecuentemente, *Geoffroea decorticans* y *Stachys albicaulis*, existiendo acoplamiento entre los períodos de floración de esas plantas, la actividad de la abeja y condiciones ambientales, lo que promueve la manifestación de restricciones en el rango de recursos. Esto refleja las es-

trategias altamente adaptativas de especies que se desenvuelven en condiciones de selectividad extrema, como también ocurre en otra especie chilena, *Centris mixta tamarugalis*, asociada exclusivamente a especies de *Prosopis* (Toro *et al.*, 1993) en la Pampa del Tamarugal, corroborando las estrechas relaciones insecto-planta en situaciones ambientalmente estrictas (Arroyo *et al.*, 1983).

Aunque no se puede generalizar ya que este estudio preliminar se realizó en una sola temporada, sin embargo es interesante que los rasgos de *Adesmia* estudiados definen la conducta de visita de *C. rodophthalma*, originando respuestas conductuales muy similares en localidades semejantes que presentan los parámetros ambientales y geográficos más parecidos, como Varillar y Andacollito (Fig. 1) y, aunque en ambas existen distintas especies de *Adesmia*, las flores de las especies visitadas son estructuralmente muy semejantes (Chiappa *et al.* 2000). Por otro lado, concordando con la idea de la importancia de la estructura del hábitat y de los recursos (Hassell y Southwood, 1978), la diferencia de la conducta de forrajeo de *C. rodophthalma* en Hurtado, responde-

ría a una situación climática y geográfica muy distinta de las otras dos localidades (Tabla 1), lo que sugiere variación y flexibilidad conductual en el forrajeo, probablemente establecidas a nivel poblacional (Tabla 5). Aunque no fue constatada, la influencia climática y la ubicación geográfica debieran pesar fuertemente en la concentración del néctar debido a la evaporación.

Estos resultados concuerdan con la hipótesis planteada, ya que *C. rodophthalma* presenta respuestas distintas de acuerdo a diferentes condiciones ambientales, las que incluyen las variables florales registradas. Sin embargo, hay que recalcar que se hace necesario aumentar el número de temporadas de estudio que se sumen a estas primeras observaciones, para incluir variaciones estacionales y condiciones climáticas diferentes, agregar nuevas variables, principalmente volumen y concentración de néctar, que permitan aumentar la comprensión de la conducta de búsqueda de esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por Fondo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico, FONDECYT 1971141. Las autoras agradecen al Dr. Emilio A. Ulibarri, del Instituto de Botánica Darwinion de Buenos Aires, Argentina, por la determinación de las especies de *Adesmia*. A las alumnas de la Universidad de Playa Ancha, Rossana Bascuñán, Jessica Fuentes y Gina Jorquera, colaboradoras en las observaciones en terreno, así como a dos correctores anónimos, quienes mejoraron el manuscrito.

REFERENCIAS

- ARROYO, M.T.K., J. ARMESTO y R. PRIMACK. 1983. Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica. *Revista Chilena de Historia Natural* 56:159-180.
- BELL, W.J. 1991. Searching Behaviour: The behavioural ecology of finding resources. Chapman & Hall Animal Behaviour Series. 358 pp.
- CHIAPPA, E. 1998. Redescrición de *Centris rodophthalma* Pérez (Hymenoptera: Anthophoridae). *Acta Entomológica Chilena*. 22:87-96.
- CHIAPPA, E., S. RODRÍGUEZ y R. BASCUÑÁN. 2000. Preferencia y manipulación floral de *Centris rodophthalma* Pérez (Hymenoptera: Anthophoridae). *Gayana*, 64(2):135-138.
- CONNER, J.K. & S. RUSH. 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 105:509-516.
- CONNER, J.K., R. DAVIS & S. RUSH. 1995. The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. *Oecologia* 104:234-245.
- DIGGLE, P.K. 1995. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 26:531-552.
- FREE, J.B. 1963. The flower constancy of honey bees. *J. Anim. Ecol.*, 32:119-131.
- HASSELL, M.P. & T.R.E. SOUTHWOOD. 1978. Foraging strategies of insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:75-98.
- HERRERA, C.M. 1995a. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76(5):1516-1524.
- HERRERA, C.M. 1995b. Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology* 76(1):218-228.
- KENDALL, D.A. & B.D. SMITH. 1975. The foraging behaviour of honeybees on ornamental *Malus* spp. used as pollinizers in apple orchards. *J. Appl. Ecol.* 12:465-471
- LINHART, Y.B. & M.C. GRANT. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27:237-277.
- MACIOR, L.W. 1968. *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) queen foraging in relation to vernal pollination in Wisconsin. *Ecology* 49:20-25.
- MINCKLEY, R.L., J.H. CANE & L. KERVIN. 2000. Origins and ecological consequences of pollen specialization among desert bees. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences* 267:265-271
- MITCHELL, R.J. & N.M. WASER. 1992. Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: Pollination success of single flowers. *Ecology* 73(2):633-638.
- MURCIA, C. 1990. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa*. *Ecology* 71(3):1098-1109.
- OHASHI, K. & T. YAHARA. 1999. How long to stay on, and how often to visit a flowering plant? A model for foraging strategy when floral displays vary in size. *Oikos* 86(2):386-392.
- REAL, L.A. & B.J. RATHCKE. 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72(1):149-155.
- ROUBIK, D.W. 1992. Loose niches in tropical communities: Why are there so few bees and so many trees? In: *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*, pp: 327-353. Academic Press, Inc.
- Statistica for Windows. 1997. Versión 5. StatSoft, Inc.
- STOUT, J.C. 2000. Does size matter? Bumblebees behavior and the pollination of *Cytisus scoparius* L. (Fabaceae). *Apidologie* 31(1):129-139.
- TORO, H., E. CHIAPPA, R. COVARRUBIAS & R. VILLASEÑOR. 1993. Interrelaciones de polinización en zonas áridas de Chile. *Acta Ent. Chilena* 18:19-30.
- YOUNG, H.J. & M.L. STANTON. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 71(2):536-547.