

**BIOLOGÍA DE MACHOS DE *PROTANDRENA EVANSI* RUZ Y CHIAPPA
(HYMENOPTERA: ANDRENIDAE) (FARELLONES, REGIÓN METROPOLITANA, CHILE)**

**ON BIOLOGY OF MALE *PROTANDRENA EVANSI* RUZ Y CHIAPPA (HYMENOPTERA:
ANDRENIDAE) (FARELLONES, REGION METROPOLITANA, CHILE)**

ELIZABETH CHIAPPA*,¹ LUISA RUZ² y VOLTAIRE GARCÍA¹

RESUMEN

Se estudió la biología y la conducta reproductiva de los machos de *Protandrena evansi*, en un área de nidificación en Farellones, Región Metropolitana, (Chile Central), a 2.612 msnm. Los datos entregan una proporción de sexos que cambia a través de la temporada, pero la especie no presenta protandria. La abeja es oligolética y está asociada a poblaciones de *Senecio polygaloides*, donde los machos seleccionan perchas para copular. Se discute el sistema reproductivo de estos machos como una poliginia tipo lek temporal.

PALABRAS CLAVE: Conducta reproductiva de machos, cópula, *Protandrena evansi*, Andrenidae, Chile Central.

ABSTRACT

The biology and reproductive behavior in males of the solitary bee species *Protandrena evansi* was investigated for one nesting population in Farellones, Region Metropolitana, (Central Chile) at 2,612 m above sea level. Data showed changes in sex ratio but this species not displays protandry. The bee is oligolectic and related to *Senecio polygaloides*, where males select perches to copulate. The mating system of this species is discussed as a male dominance polygyny and occurrence of temporals lek.

KEY WORDS. Males reproductive behavior, copulation, *Protandrena evansi*, Andrenidae, central Chile.

INTRODUCCIÓN

La conducta reproductiva de machos de abejas y avis-
pas ha sido extensamente estudiada en especies soli-
tarias de otras latitudes (Turrilazzi y Cervo, 1982), lo
que no ocurre en nuestro país donde las investigacio-
nes sobre la biología y el comportamiento reproduc-
tivo de abejas y avispas han sido bastante escasas. Así
es que poco se conoce acerca del comportamiento re-
productivo de las especies chilenas de Protandrenini
(Toro *et al.*, 2004).

* A quién dirigir la correspondencia.

¹ U. de Playa Ancha, casilla 34-V, Valparaíso, Chile;
e-mail: echiappa@vtr.net

² Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, casilla
2950, Valparaíso, Chile.

Fecha de recepción : 16 de agosto de 2005.

Fecha de aceptación : 9 de noviembre de 2005.

P. evansi es una abeja univoltina recién descrita
para la fauna chilena (Ruz y Chiappa, 2004), que se
encontró nidificando en la Cordillera de los Andes a
2.612 msnm en Farellones, zona central de Chile. Per-
tenece a la tribu Protandrenini, una de las más pri-
mitivas de Panurginae (Asher, 2003). Al igual que otros
Panurginae es una especie oligolética (Munster-
Swendsen, 1968; Tengó *et al.*, 1988), asociada estre-
chamente con *Senecio polygaloides* Phil. (Asteraceae,
Compositae) una planta endémica de Los Andes, cuya
distribución va desde el Aconcagua hasta Talca en la
zona central de Chile, mide entre 20-40 cm de altura
y presenta capítulos amarillos, con corola tubular de
7 mm de longitud (Hoffmann *et al.*, 1998). Machos
y hembras de la abeja utilizan esta planta para alimen-
tarse y forrajear pero no se observó cópula sobre ellas.

El presente trabajo es un reporte con observacio-
nes de campo sobre la biología de los machos de es-
tos Hymenoptera, sus actividades diarias, preferencia

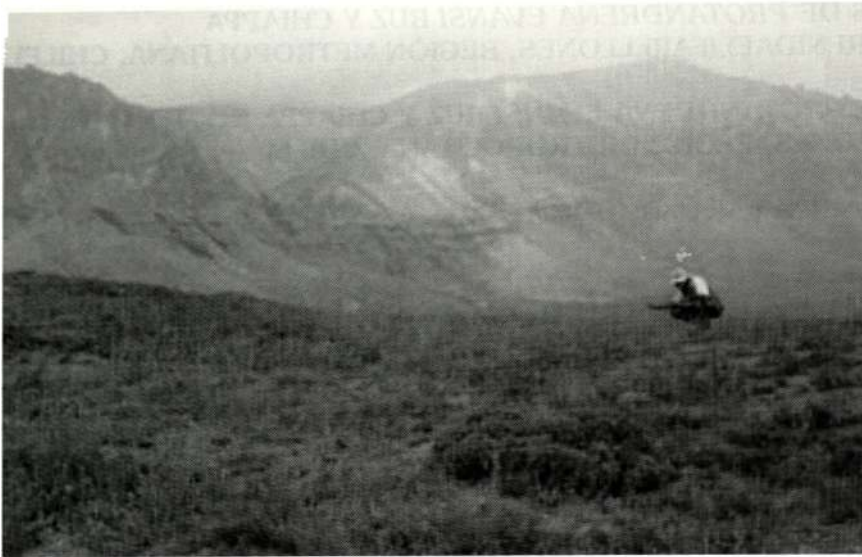


Fig. 1
Vista general del área de estudio
en Farellones.

sobre lugares de espera de las hembras (perchas), descripción de la cópula y experiencias realizadas para verificar si la atracción de los sexos es química o visual. Este trabajo forma parte del estudio del comportamiento reproductivo de la especie, cuyos hábitos de nidificación y comportamiento de hembras serán descritos próximamente (Chiappa en preparación).

MATERIALES Y MÉTODOS

Las observaciones se realizaron entre los días 14 de enero y el 8 de febrero de 2004 y entre el 25 de enero y el 7 de febrero de 2005, en Farellones ($33^{\circ} 21' 71''$ S - $70^{\circ} 18' 13''$ W), Región Metropolitana, en un área de nidificación de aproximadamente 100 m^2 ubicada a 2.612 msnm, en la Cordillera de los Andes (Fig. 1).

Se registró la temperatura, humedad relativa y velocidad del viento, cada media hora durante 5 días de ambas temporadas, para lo cual se usó un termómetro-higrómetro digital y un anemómetro, respectivamente. Un GPS, Magellan 2000 sirvió para establecer la posición geográfica, la altura y las dimensiones del área.

Además, se colectaron y determinaron todas las especies vegetales con flores que se encontraron en el área de nidificación durante el estudio.

Se realizaron diariamente capturas con red entomológica 2 colectores por 15 minutos a las 12:00 hrs durante 10 días, para verificar cambios en la proporción de sexos durante la temporada.

Para cuantificar y determinar situaciones individuales de territorialidad y otras conductas de machos y hembras se marcaron, en la primera temporada, 122

individuos en el tórax con pintura acrílica especial. Estos individuos marcados también se utilizaron para aplicar el método de captura y recaptura para estimar el tamaño poblacional, entre el 23 y el 28 de enero del año 2004 y para una apreciación tentativa acerca del tiempo de vida de los individuos.

Se registraron las preferencias por perchas durante 20 minutos, durante 4 días. Se midió la altura de las perchas preferentes y secundarias. Se agregó una rama en forma artificial para corroborar preferencia. Se registró el número de visitas a dos perchas a lo largo del día, entre las 9:30 y las 16:30 horas, durante 10 minutos cada hora.

Se midió el tiempo de permanencia de los machos sobre las flores para medir el tiempo de la actividad de alimentación, por 20 minutos durante 7 días.

Para determinar oligolectia, se contabilizaron en un cuadrante de 1 m^2 las visitas de *P. evansi* a *S. polygaloides* y *S. triodon* durante 3 días.

En un cuadrante de 1 m^2 , se registró el número de visitas durante 10 minutos cada hora, por 4 días, para 7 individuos de *S. polygaloides*.

Se observó y registró la duración de cópulas naturales y se indujeron algunas cópulas artificialmente, para determinar atracción de sexos (acercamiento químico o visual). Para esto, se realizaron experiencias con hembras y machos recién muertos, los que fueron pegados a una "percha" muy visitada y en una secundaria, sobre estos individuos se realizaron observaciones durante 10 minutos al mediodía cuando hay más actividad en el área y se anotaron los intentos de cópula cambiando, además, los sexos de percha.

También se registraron las siguientes conductas asociadas:

- conductas de rechazo a la cópula por parte de la hembra,
- intentos de cópula con individuos de otras especies,
- predación.

RESULTADOS

En la época de reproducción, el promedio de temperatura mínima fue de 15° C y 19° C de máxima, con 45% HR a las 10:00 horas, sin grandes variaciones durante el día (Fig. 2) aunque, excepcionalmente, en el caso de una tormenta, hubo 0° C y 98% de HR. Debido al brusco cambio, este fenómeno alteró en forma importante la población de *Senecio polygaloides*, destruyendo las flores y matando gran cantidad de individuos, lo que influyó también en las abejas que dependen de la planta.

La vegetación en el área de estudio es de tipo herbácea, poca riqueza de especies con flores (n = 13) y no hay plantas de altura mayor a 40 cm, que es la altura promedio de *S. polygaloides* (Tabla 1).

Con relación a las visitas de *P. evansi* a *S. polygaloides* y *S. triodon*, que estaban en la misma área observada, la proporción de visitas fue de 10:1, lo que muestra una clara oligolectia de parte de la abeja.

El método de captura y recaptura dio como resultado una población en el primer día de 1.114, con un máximo de 15.750 y una baja posterior de 4.900 individuos, incluyendo ambos sexos.

PROTANDRIA. No es claro establecer el fenómeno de protandria en esta especie, puesto que desde los primeros momentos de la época de reproducción se encon-

TABLA 1
LISTA DE LAS PLANTAS CON FLORES QUE SE ENCONTRÓ EN EL ÁREA DE ESTUDIO

<i>Adesmia landbeckii</i> Phil.
<i>Alstroemeria versicolor</i> Ruiz & Pav.
<i>Anarthrophyllum gayanum</i> (A. Gray) B.D. Jacks.
<i>Chaetanthera lycopodioides</i> (Remy) Cabr.
<i>Chaetanthera planiseta</i> Cabr.
<i>Chuiraga oppositifolia</i> Don.
<i>Perezia cartamooides</i> (D. Don).
<i>Rodophiala andicola</i> (Poepp.) Traub.
<i>Senecio laetivirens</i> Phil.
<i>Senecio neaei</i> DC
<i>Senecio polygaloides</i> Phil
<i>Senecio triodon</i> Phil
<i>Stachis grandidentata</i> Lindl

traron hembras volando (Gráfico 2). Probablemente la corta duración de la temporada reproductiva (aproximadamente un mes) puede influir en que las hembras emerjan simultáneamente con los machos y la protandria no signifique una ventaja adaptativa en estas condiciones, tal como ocurre en la mayor parte de las abejas (Thornhill y Alcock, 1983); sin embargo, hay un escaso número de hembras al principio de la temporada. Esto ocurrió en ambas temporadas de observación, aunque en el año 2005, además, hubo un comportamiento errático debido a la tormenta que destruyó y maltrató las plantas de *S. polygaloides*, por lo que la población se vio notablemente alterada en su comportamiento, incluyendo el hallazgo de machos que presentaban problemas al volar y que se encontraban cubiertos de hongos. Además, se observó un continuo nacimiento de machos hasta el último día de observación (n = 28).

FIG. 2

SE MUESTRA EL ESCASO CAMBIO DE LAS VARIABLES AMBIENTALES A LO LARGO DEL DÍA. ESTO MISMO OCURRE A TRAVÉS DE LA TEMPORADA DE REPRODUCCIÓN

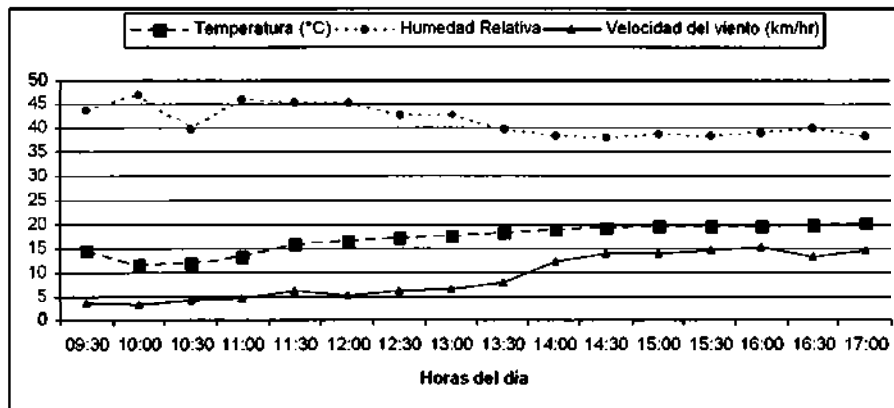
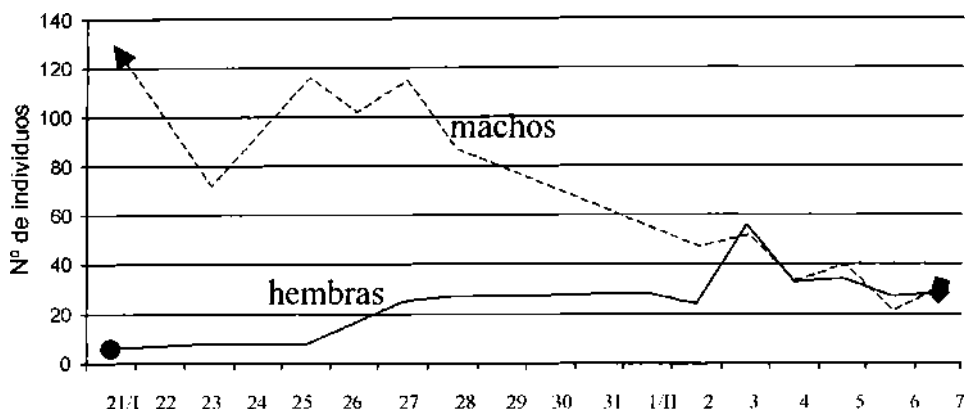


FIG. 3
SE MUESTRA EL ESCASO NÚMERO DE HEMBRAS AL COMIENZO DE LA TEMPORADA REPRODUCTIVA DEL AÑO 2004, ENTRE EL 21 DE ENERO Y EL 7 DE FEBRERO. ESTO CAMBIA RADICALMENTE CUANDO LUEGO SON LAS HEMBRAS LAS QUE REEMPLAZAN A LOS MACHOS QUE, PRÁCTICAMENTE, DESAPARECEN AL FINAL DEL PERÍODO



ACTIVIDADES DIARIAS DE LOS MACHOS. Los machos vuelan sobre la zona de emergencia de las hembras a partir de las 9:30-9:51 A.M. y con una temperatura promedio de 14° C (n = 5 días); en estas primeras horas de la mañana se encuentran alimentando en las flores de *S. polygaloides* hasta aproximadamente las 11:00 horas, más tarde también patrullan lugares donde hay nidos, buscando visualmente a las hembras desde lugares o perchas prominentes. La mayor actividad es a la hora de mayor temperatura, entre las 12:30 y 14:30, luego se observa una baja presencia de individuos, la que va disminuyendo a medida que avanza la tarde y entre las 17:00 y 17:30 horas ya no quedan ejemplares en el área.

Los machos que están sobre las flores no siempre se están alimentando, de 93 machos observados 52% estaba succionando néctar, los que demoraron un promedio de 12,8 segundos; 41% no se estaban alimentando y se posaron en promedio 8,7 segundos. La frecuencia de visitas a *S. polygaloides* a lo largo del día está relacionada con la actividad máxima de los individuos a la hora de mayor temperatura (Tabla 2).

Al atardecer los machos se disponen a descansar, posados en las plantas de *S. polygaloides* sin movimiento, por lo que se pueden tomar fácilmente con la mano. Diariamente, para ubicar dormitorios, se dirigen varios a la vez en la misma dirección (aunque no se encontraron durmiendo agrupados), buscan un lugar bajo plantas de baja altura (10-15 cm), vecinas al área de nidificación. Excavan entre las ramas se-

TABLA 2
VISITAS DE *PROTANDRENA EVANSI* A *SENECIO POLYGALOIDES*, A LO LARGO DEL DÍA. SE REGISTRÓ EL NÚMERO DE VISITAS DURANTE 10 MINUTOS CADA HORA, DURANTE 4 DÍAS, PARA 7 INDIVIDUOS DE *S. POLYGALOIDES* EN 1 M²

Hora	Promedio visitas a <i>S. polygaloides</i>
09:30 - 09:40	0
10:30 - 10:40	16
11:30 - 11:40	46
12:45 - 12:55	48
13:30 - 13:40	23
14:30 - 14:40	13
15:30 - 15:40	9
16:30 - 16:40	6
17:30 - 17:40	0

cas hasta quedar protegidos, no obstante, lo más frecuente es que demoren varios minutos en encontrar el lugar adecuado y se cambien en varias ocasiones antes de encontrar el definitivo.

DESCRIPCIÓN DE PERCHAS. Los lugares de espera o perchas, son ramas secas de *Acaena sp.* o de *S. polygaloides*, allí el comportamiento de los machos es de un ir y venir desde y hacia la percha, se posan por breves segundos mirando hacia el suelo donde se encuentran los nidos, en una postura muy característica (Fig. 4).

Tal como se describió, en las primeras horas del día los machos no se encuentran en las perchas y su pre-



Fig. 4
Macho posado en una percha de *Acaena* sp. en postura característica a la espera de hembras.

sencia alrededor de ellas, aumenta progresivamente hacia el mediodía para disminuir en el atardecer, cuando nuevamente se dirigen hacia las flores (Tabla 3).

Cada percha es usada por los mismos machos durante el día, los que realizan cortos vuelos desde y hacia distintas perchas vecinas, cuando están posados levantan el vuelo por la presencia y la llegada de otros machos que comparten la percha, por lo que se alternan de manera muy rápida. Son selectivos con respecto a las perchas, ya que a pesar de la gran cantidad de ramas con las mismas características, los machos van sólo a algunas de ellas, las que denominamos preferidas y secundarias de acuerdo al número de machos que las sobrevolaban y visitaban. El largo promedio de las perchas preferidas fue de 41,3 cm ($n = 3$) rango 23-52 cm y, la altura promedio, desde el suelo al extremo de la rama, fue de 31 cm ($n = 6$), con un rango de 18 a

42 cm, por lo que estas variables no se pueden considerar determinantes en la selección de las perchas. La preferencia está definida por la cercanía de estas ramas a grupos de nidos donde había movimiento de entrada y salida de hembras (Tablas 4 y 5).

TABLA 3
PROMEDIO DE VISITAS DE *PROTANDRENA EVANSI*
A DOS PERCHAS, A LO LARGO DEL DÍA

Hora	Promedio visitas a la percha
09:30 - 09:40	0
10:30 - 10:40	8
11:30 - 11:40	34
13:30 - 13:40	9
14:30 - 14:40	5
15:30 - 15:40	4
16:30 - 16:40	3

TABLA 4
PREFERENCIAS POR PERCHAS (20 MINUTOS,
DURANTE 4 DÍAS): SE MUESTRA EL NÚMERO
DE VISITAS A UNA PERCHA PREFERIDA VS
UNA PERCHA SECUNDARIA

Fecha	Visitas percha preferida	Visitas Percha 2 ^{da} **	Total visitas
25/1	14	1	15
26/1	11	10	21
27/1	37	3	40
28/1	6	5	11

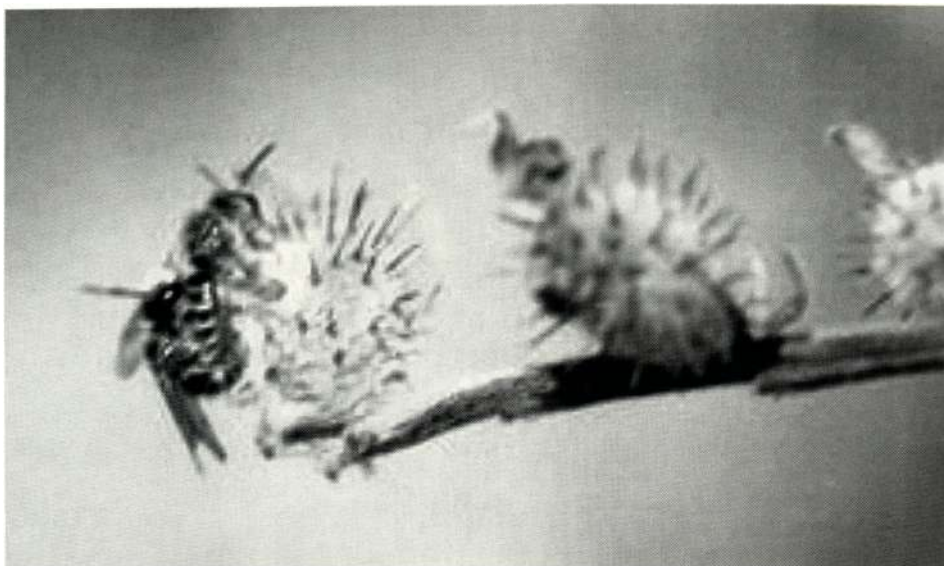
* 2^{da}: secundaria.

TABLA 5
INTENTOS DE CÓPULA CON HEMBRAS Y MACHOS
RECIÉN MUERTOS, LOS QUE FUERON PEGADOS
A UNA PERCHA PREFERIDA Y UNA SECUNDARIA.
OBSERVACIONES DURANTE 10 MINUTOS AL MEDIODÍA
CUANDO HAY MÁS ACTIVIDAD EN EL ÁREA

	Intentos con ♀ muerta	Intentos con el ♂ muerto	Total
Percha preferida	7	8	15
Percha 2 ^{da} **	4	1	5
Total	11	9	20

* 2^{da}: secundaria.

Fig. 5
Pareja de *Protandrena evansi* en cópula sobre una percha preferida (*Acaena sp.*)



Para comprobar lo anterior, se agregó muy cerca de la percha preferida una rama en forma artificial y se observó que aun así los machos iban a la "percha" preferida natural. En 20 minutos de observación, la percha artificial sólo fue visitada una sola vez y la natural 9 veces.

Un macho marcado volvió durante 18 días a las mismas perchas demostrando que la especie posee "home range" de aproximadamente 1,5-2,0 m, sin embargo, los machos comparten este rango de acción, ya que se encuentran varios sobrevolando las mismas perchas, como se dijo anteriormente.

EXPERIENCIAS DE ATRACCIÓN. Durante las colectas se observó que particularmente las hembras exhalan un intenso aroma cítrico, esto sugería que los sexos se atraían por medio de feromonas, por lo que se hicieron experiencias, pegando hembras y machos muertos en perchas preferidas y secundarias (Tabla 5).

Estos resultados muestran que la atracción química no es la que promueve la atracción de los sexos, los machos son atraídos por la visión, ya que tratan de aparearse con hembras y machos muertos, conducta corroborada por los intentos de cópula con hembras y machos vivos sobre las flores, incluyendo sobre un ejemplar de *Corynura chloris* y uno de la familia Braconidae. Además, en esta experiencia, un macho sostuvo una cópula prácticamente completa (3 minutos) con una hembra muerta, en la percha preferida. Tampoco el intercambio de sexos en las perchas secundaria y preferida determinó una atracción sesgada.

La secreción de la feromona podría entonces relacionarse con el marcaje de las hembras para inhi-

birlas en la aceptación de nuevos apareamientos y, para señalar situaciones de peligro, como ocurre cuando las hembras son capturadas con la red entomológica o son tomadas por el investigador, que fueron ocasiones cuando más feromonas secretaban.

Predación en el área de nidificación se observó en escasas ocasiones, sólo en dos oportunidades por lagartos y una vez por un ejemplar de *Vespula germanica*, especie introducida en Chile, que se puede considerar como un enemigo ocasional.

DESCRIPCIÓN DE LA CÓPULA. Todas las cópulas se observaron en plena temporada reproductiva, puesto que las hembras son menos frecuentes al principio y los machos al final. Claramente no se observa cortejo, como en gran parte de las abejas (Wisclow *et al.*, 1992; Eberhard, 1991), los machos esperan la llegada de las hembras en las perchas y las asaltan sin mayores preámbulos.

Nunca se observó cópula sobre las flores, la presencia de individuos en las flores obedece a conductas alimenticias y de acicalamiento, aunque sí hubo intentos en varias ocasiones ($n = 25$), tanto con hembras como con machos, sin embargo, las hembras que tenían polen en las patas, rechazaron invariablemente a los machos; el rechazo se produce levantando el par de patas posteriores o elevando el vuelo.

Los apareamientos fueron vistos en perchas preferidas en las cuales había una gran actividad de machos y visitadas por hembras. Para aparearse, el macho se posa sin preámbulos y muy rápido sobre la hembra, curvando el abdomen para introducir la genitalia como ocurre en Apoidea (Tuxen, 1970). Por

tener un tamaño menor a la hembra, el macho permanece casi totalmente sobre el abdomen de la hembra (Fig. 5). Las cópulas tuvieron una duración promedio de 3 minutos ($n=3$), no se observó ningún tipo de sonido, sólo se advirtieron movimientos de bombeo del abdomen del macho, luego de lo cual la hembra agita fuertemente su abdomen para que el macho se retire, éste levanta la cabeza y agita las patas y alas; terminada la cópula, el macho levanta rápidamente el vuelo y la hembra permanece unos segundos moviendo y acicalándose el abdomen con las patas traseras, tras lo cual emprende el vuelo. A pesar de haber otros machos en las cercanías, la pareja no es molestada durante la cópula por otros machos.

DISCUSIÓN

Emlen y Oring (1977) propusieron una directa relación entre las variables ambientales, la selección sexual y los tipos de sistemas de apareamiento que se dan en los diferentes grupos animales, idea que puede ser aplicada también a los insectos. Esta misma asociación con las condiciones climáticas, podría establecerse con respecto a la ausencia de protandria en *P. evansi*, aunque hay autores que consideran que este fenómeno puede presentarse en lapsos de tiempo tan cortos como algunas horas o muy pocos días de diferencia en la emergencia de machos y de hembras (Barrows, 1978). En este sentido es importante conocer la biología de las especies para comprender la manera cómo explotan los recursos, porque la distribución espacial y temporal de éstos influyen el tipo de sistema reproductivo.

S. polygaloides podría considerarse un recurso limitado temporalmente para *P. evansi*, puesto que la floración, asociada con buen clima en el área de nidificación, es muy corta. Estas características determinarían, según lo observado, una nidificación comunal, con poliginia de parte de los machos, liberados totalmente del cuidado parental, que no defienden ni controlan a las hembras o los recursos, ya que significaría un gasto energético innecesario.

La baja predación en el área estudiada no justifica las agregaciones comunales de estas abejas, por lo que habría que considerar otras ventajas y beneficios. Habitualmente ha sido aceptado que los parches de recursos usados por las hembras para nidificar, han sido establecidos como sitios de encuentro entre los sexos (Parker, 1978) como ocurre con *P. evansi*, don-

de los machos sobrevuelan el área de nidificación para buscar hembras.

Las condiciones que sugieren Alcock *et al.* (1978) para favorecer la presencia de uso de radio de acción en vez de territorio, se cumplen bastante bien en esta abeja, porque tanto los sitios de nidificación como las áreas de forrajeo se presentan agregadas y hay siempre muchos machos competidores que se establecen cerca de las áreas donde hay nidos, por lo tanto, con gran emergencia y actividad de hembras.

Como en esta especie las hembras se movilizan con relación al abastecimiento de los nidos, una buena probabilidad de encuentro entre los sexos es alrededor de sitios de espera, vecinos a los nidos (Alcock *et al.*, 1978). El escaso número de hembras al comienzo de la temporada reproductiva, no concordante con la alta cantidad de machos, hace que defender un territorio sea innecesario. Bajo esa situación, el logro de obtener una cópula para los machos es más posible, agrupados o en concentraciones en un lugar de espera, lo que también se ha constatado para especies de Andrenini, como *Andrena erigeriae*, *A. perpleja*, *A. vaga*, *A. erithronii* (Barrows, 1978). Esto hace una diferencia con otras especies de Andrenidae, sobre las que se ha reportado cópulas principalmente sobre las flores, debido a que las áreas donde se encuentran los nidos están bastante ocultas por la espesa vegetación, situación que no ocurre con las zonas de nidificación de *P. evansi*, que son muy despejadas y lo único que, a veces, protege la entrada a los nidos son pequeñas piedras o plantas de baja altura.

También, distinto de otras especies de Panurgini poliándricas (Tengö *et al.*, 1988) las hembras, en este caso, basan el éxito reproductivo en aparearse en el más corto tiempo luego de su emergencia del nido, con machos que pueden seleccionar de acuerdo a la posición que tienen respecto de las mejores perchas. Luego del apareamiento, las hembras rechazan reiteradamente a los machos, particularmente en las flores, por lo que es muy probable que las abejas que colectan polen hayan sido fecundadas y ya no sean receptivas sexualmente, lo que sugiere que, para este sexo, el sistema reproductivo es monogámico. Por lo demás, la limitada receptividad de las hembras también se evidencia por la poca frecuencia de cópulas observadas en el área durante el estudio.

Los machos de esta especie tienden a reunirse alrededor de perchas, volando continuamente desde y hacia ellas a la espera de hembras, constituyendo de esta manera lugares de reunión (leks) a los cuales

acuden repetidamente los mismos machos. Una diferencia estableció Alexander (1975) entre leks no asociados y leks asociados a recursos, estos últimos serían, según Cade (1977) agregaciones de tipo pasivo.

En el caso de *P. evansi* los lugares de espera son temporales y no podrían ser considerados como territorios. Los lugares con perchas adecuadas, cerca de la entrada a los nidos, son utilizados desde la mañana, pero no son los mismos durante el día, además se observa una alternancia de machos en las perchas más sobresalientes, lo que sugiere un comportamiento de lek temporal, asociado a recursos y agregación de tipo pasivo, donde los machos en forma sucesiva, y a veces simultánea, ocupan el mejor lugar de espera de hembras.

Estos sitios de encuentro o leks, constituirían una forma de explotar, los temporalmente limitados recursos, optimizando el éxito reproductivo de los machos de *P. evansi*.

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección General de Investigación de la Universidad de Playa Ancha que financió esta investigación, bajo el proyecto CNEI 030405. También agradecemos al profesor Rigoberto Ambiado, del Departamento de Biología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, quien identificó las plantas colectadas en el área de estudio.

REFERENCIAS

- ALCOCK, J., E.N. BARROWS, G. GORDH, L.J. HUBBARD, L. KIRKENDALL, D.W. PYLE, T.L. PONDER y F.G. ZALOM, 1978. The ecology and evolution of male reproductive in the bees and wasps. *Zool. J. Linn. Soc. London* 64: 293-326.
- ALEXANDER, R.D., 1975. The evolution of mating behavior in arthropods. *Symp. Entomol. Soc. London* 2:78-94.
- SHER, J.S., 2003. Evidence for the phylogenetic position of *Nolanomelissa* from nuclear EF-1 α sequence data, pp. 107-108 in J.G. Rozen. A new tribe, genus and species of South American panurgine bee (Andrenidae: Panurginae) oligolectic on *Nolana* (Nolanaceae). In G.A.R. Melo and I. Alves dos Santos (eds.) *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*. Pp. 93-108. Editora UNESC, Criciúma, Brasil.
- BARROWS, E.M., 1978. Male behavior in *Andrena erigeniae* (Hymenoptera: Andrenidae) with comparative notes. *Journal of the Kansas Entomological Society* 51(4): 798-806.
- CADE, W., 1977. The evolution of alternative reproductive strategies in male field crickets. En *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Eds. M.S. Blum and N.A. Blum. New York, Academic Press, 343-380.
- CHIAPPA, E. (en preparación). Conducta de nidificación de una nueva especie de Panurginae en la localidad de Farellones (Región Metropolitana, Chile).
- EBERHARD, W.G., 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. *Biological Reviews*, 66: 1-31.
- EMLEN S.T. y L.W. ORING, 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197 (4300): 215-223.
- HOFFMANN, A., M. K. ARROYO, F. LIBERONA, M. MUÑOZ y J. WATSON, 1998. Plantas alto-andinas en la flora silvestre de Chile. Ediciones Fundación Claudio Gay, Santiago de Chile, 281pp.
- MUNSTER-SWENDSEN, M., 1968. On the biology of the solitary bee *Panurgus bankasianus* Kirby (Hymenoptera: Apidae), including some ecological aspects. *R. Vet. Agr. Coll. Yearbook, Copenhagen*:215-241.
- PARKER, G.A., 1978. Evolution of competitive mate searching. *Ann. Rev. Entomol.* 25:173-196.
- RUZ, L. y E. CHIAPPA, 2004. *Protandrena evansi*, a new Panurginae bee from Chile (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 77(4): 788-795.
- TENGÓ, J., J. ERICKSON, A.K. BORG-KARLSON, B. H. SMITH, y H. DOBSON, 1988. Mate-locating strategies and multimodal communication in male mating behavior of *Panurgus bankasianus* and *P. calcaratus* (Apoidea, Andrenidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 61(14):388-395.
- THORNHILL, R. AND J. ALCKOCK, 1983. *The evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press 547 pp.
- TORO, H., E. CHIAPPA y C. TOBAR, 2004. *Biología de Insectos*. Ediciones Universitarias de Valparaíso 244 pp.
- TURRILAZZI, S. y R. CERVO, 1982. Territorial behavior in males of *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 58:174-80.
- TUXEN, S.L., 1970. *Taxonomists Glossary of Genitalia in Insects*. 2^o edition. S-H Service Agency, Inc. Darien, Conn. USA 359 pp.
- WISLO, W.T., R.L. MINCKLEY, y H.C. SPANGLER., 1992. Pre-copulatory courtship behavior in a solitary bee, *Nomia triangulifera* Vachal (Hymenoptera: Halictidae). *Apidologie* 23: 431-442.