

COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE *CENTRIS MIXTA TAMARUGALIS* (HYMENOPTERA, ANTHOPHORIDAE). I PARTE¹

REPRODUCTIVE BEHAVIOUR OF *CENTRIS MIXTA TAMARUGALIS* (HYMENOPTERA, ANTHOPHORIDAE). I. PARTE

H. TORO², E. CHIAPPA², L. RUZ², y V. CABEZAS²

SUMMARY

Centris mixta breeds in permanent nesting sites in a desert area of northern Chile. Males and females exhibit little sexual dimorphism in size. Some males hover at aerial stations; this type of hovering flight has no relation with mating behavior. The activity in the whole study area starts from 8.00 to 9.00 hr, at a temperature of about 15° C. The few individuals that do not spend the night in burrows, are the first that start flying in the morning. By spending the night above ground, they remain exposed to low temperatures and predators. From 10.00 to 11.00 hr, at a temperature somewhat lower than 30° C, thousands of males patrol the nesting area; at the same time females start provisioning the nests. Males fly more slowly against the wind, landing over the ground and forming groups that wait for an emergent individual. While waiting, males fight in order to get as close as possible to the emerging bee but they do not dig down toward the bee as occurs in *C. pallida*. Upon emergence of a new individual, males aggregate around it; if the emerging bee is a female, one male takes her away from the group for mating. While waiting in groups, males do not react well to environmental stimuli, and become prey for several predators. Early in the morning males are more likely to emerge than females. The number of male groups waiting for emerging individuals, as well as the number of "mating balls" increases from 1100 to 1200 hr. Reproductive activity over the ground ends from 1200 to 1300 hrs, at the time when the soil surface temperature reaches 50° C. There are some shared behavioral patterns between *C. pallida* (a North American species), and *C. mixta*, although the latter exhibits some distinctive traits.

Key words: Reproductive behavior, *Centris*, Anthophoridae, *Prosopis tamarugo*, Atacama desert, Chile.

INTRODUCCION

La presencia de algunas áreas de bosque nativo y el desarrollo de plantaciones de tamarugos y algarrobos (*Prosopis tamarugo* y *Prosopis alba*), en la Pampa del Tamarugal, I Región de Chile (entre los paralelos 19 y 21), ha permitido el crecimiento de una fauna asociada con alguna importancia económica para el hombre (por ejemplo, la crianza de ganado ovino) y otra que, por sobre todo, presenta gran interés biológico, debido a las asociaciones ecológicas que, junto a procesos evolutivos y respuestas adaptativas, permiten el estudio comparativo con otras especies presentes en ambientes semajantes.

Entre estas especies asociadas se incluye *Centris mixta tamarugalis*, Anthophoridae, recientemente separada en una subespecie propia de la Pampa del Tamarugal (Toro y Chiappa, 1989).

Esta especie parece ser el polinizador más importante de *Prosopis* (Klein y Campos, 1978; Cogollor *et al.*, 1982; Bobadilla *et al.*, 1987) y es, prácticamente, el único presente en el periodo de floración de septiembre a noviembre, sin considerar a *Apis mellifera*, introducida en los últimos años.

Las condiciones abióticas, presentes en la Pampa, determinan un ambiente de selectividad muy riguroso, en donde muy pocas especies logran responder con éxito a los requerimientos ambientales. En los vegetales, aparte de *Prosopis*, sólo han podido sobrevivir unas cuatro especies más, de los géneros *Tessaria*, *Atriplex*, *Distichlis* y *Caesalpinia* (observación personal), mientras que en animales (Bobadilla *et al.*, 1987) se eleva a 144 el número de especies encontradas. Los métodos utilizados por estos autores, no aprecian la alta densidad poblacio-

¹Trabajo financiado por Proyecto FONDECYT 0644-88 y Dirección de Investigaciones de la Universidad Católica de Valparaíso.

²Departamento de Zoología, Universidad Católica de Valparaíso. Casilla 4059. Valparaíso, Chile.

nal que hemos encontrado en las áreas de nidificación de *C. mixta*.

Los factores más limitantes parecen ser: falta de agua, por carencia casi absoluta de precipitaciones y sólo neblinas ocasionales (Klein y Campos, 1978); humedad relativa generalmente muy baja durante el día, con un promedio de las mínimas de 15% en el día y 80% en la noche, durante el mes de octubre de 1989 (observación personal); alta radiación solar, con un promedio de 250 días despejados al año; temperaturas generalmente altas, vecinas a 32° C., entre 12 y 17 hr, con un descenso nocturno apreciable, llegando aproximadamente a 8° C (Bobadilla *et al.*, 1987).

Aparte de estos factores, hay grandes depósitos de sal a niveles variables de la superficie, los que además de constituir una barrera por su calidad química, forman una gruesa capa prácticamente impenetrable para las especies de insectos que desarrollan parte o todo su ciclo biológico bajo la superficie.

A pesar de la reconocida importancia de *C. mixta* en la polinización de *Prosopis*, no se habían hecho, hasta ahora, esfuerzos por estudiar y conocer parte del repertorio conductual reproductivo; la información que se tiene sobre material chileno corresponde sólo a los trabajos realizados por Claude Joseph (1926), en dos especies de la zona central, *C. nigerrima* Spin. y *C. cineraria* Smith, con respecto al comportamiento de nidificación y desarrollo larvario.

En U.S.A., en cambio, los estudios sobre el comportamiento reproductivo de Apoidea han alcanzado un desarrollo considerable en estos últimos años (Eickwort y Ginsberg, 1980), particularmente en relación a la ecología y evolución del comportamiento exhibido por los machos (Alcock *et al.*, 1978) ampliando el enfoque tradicional, que centraba fundamentalmente su atención en la conducta de nidificación, aprovisionamiento y desarrollo larvario (McGinley & Rozen, 1987; Rozen, 1989; Stephen *et al.*, 1969; McGinley, 1989). Principalmente los trabajos de Alcock (1976, 1979 y 1989) y Alcock y colaboradores (1976, 1977, 1978), han permitido ampliar notablemente los conocimientos que se tenían sobre *Centris pallida* Fox del desierto de Arizona.

El presente trabajo corresponde a una serie de observaciones sobre el comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* realiza-

das en el desierto de Atacama, en una extensa área de bosque nativo, donde se ha desarrollado, además, un programa de reforestación de algarrobos y tamarugos.

MATERIALES Y METODOS

Durante más de 15 años se han realizado observaciones prospectivas del comportamiento reproductivo de *C. mixta tamarugalis* y en los últimos años (1987, 1988 y 1989) se ha hecho un estudio sistemático, que comprendió un número variable de días entre los meses de agosto a febrero, prestando especial atención a las actividades de los machos.

Se trabajó en un bosque natural de *Prosopis* (*P. alba* y *P. tamarugo*) y en un área de nidificación adyacente (Fig. 1), ubicados en la I Región, 6 km al este de La Tirana, en el camino a Pica (20°16' de latitud S; 69°48' de longitud W).

Se tomaron registros de temperatura del aire a la sombra, de arena superficial al sol y a 5 cm bajo la superficie del terreno. Los registros de humedad relativa obtenidos, así como los de temperatura máxima, concuerdan con los datos generales dados por Bobadilla *et al.* (1987), por lo que no serán anotados en el presente trabajo.

Con el objeto de poder establecer comparaciones, cuando fuese necesario, se realizaron también observaciones en la II Región, en Quillagua (21°39' de latitud S y 69°33' de longitud W), en un área de nidificación ubicada en la ladera de acceso sur al pueblo.



Figura 1. Vista panorámica del área de nidificación de *Centris mixta*, limitada por un bosque natural de *Prosopis* (*Prosopis alba* y *P. tamarugo*), 6 km al este de La Tirana.

En la zona de estudio, cerca de La Tirana, se delimitó un área de nidificación de aproximadamente 300 m de ancho por 800 m de largo, en la que se apreciaban tres sectores de nidificación natural, que denominamos A, B y C (Fig. 2). La zona está atravesada por un camino elevado, a manera de muralla, de aproximadamente 1 m de altura. El terreno se caracteriza por presentar una superficie arenosa, compacta, de espesor variable (aproximadamente 10 cm), dispuesta sobre una capa de sal dura, que aflora en algunos lugares.

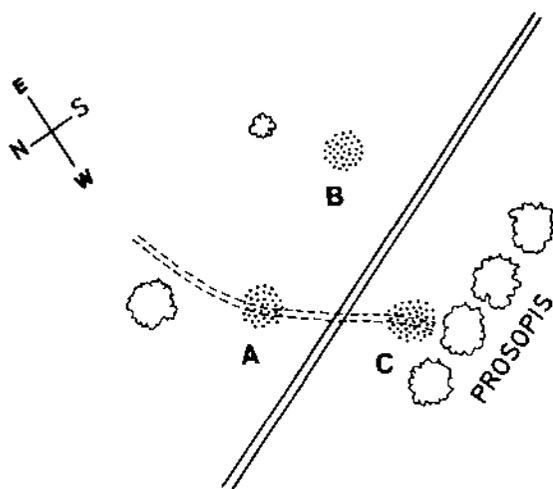


Figura 2. Diagrama del área de estudio cerca de La Tirana mostrando la ubicación de las zonas de nidificación A, B y C, donde se realizaron las observaciones. Próxima al área B se muestra un matorral de *Caesalpinia aphylla*, que existió durante algunos años. Entre los sitios A y C se observa un sendero de tránsito ocasional (línea cortada), que aparece cruzado por un camino elevado de aproximadamente 1 m de altura. A ambos lados de éste, y entre los sitios A y B, no existían nidos.

El área más densa, donde se realizó el mayor número de observaciones, estaba vecina a un bosque de *Prosopis* spp. Las áreas de nidificación A y B estaban separadas por más de 150 m de desierto, donde no habían perforaciones de nidos visibles. Relativamente cerca del área B, existió durante algunos años un matorral de *Caesalpinia aphylla*; los sitios A y C eran cruzados por un sendero de tránsito ocasional.

Se consideraron como territorios distintos las áreas separadas por el camino elevado; a cada

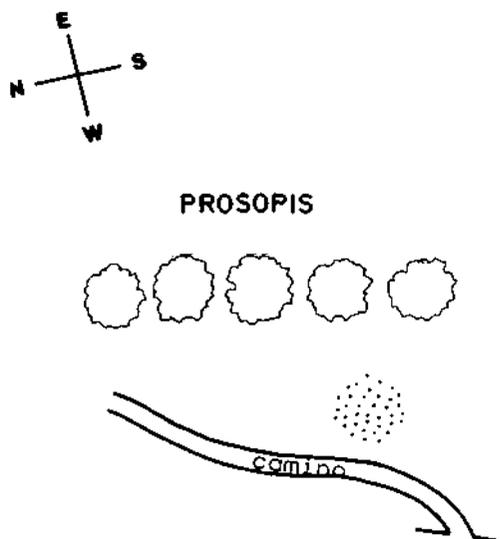


Figura 3. Diagrama mostrando la ubicación del área de nidificación estudiada en Quillagua, adyacente a un camino y a 200 m de un bosque de *Prosopis* y de algunos cultivos de alfalfa (*Medicago sativa*).

lado de éste existía una zona sin nidos, de aproximadamente 10 m de ancho (Fig. 2: A, B y C).

El área de nidificación de Quillagua estaba ubicada en una ladera de exposición este (Fig. 3), de pendiente suave, de 15 a 20°, absolutamente sin vegetación, separada del bosque de *Prosopis* y pequeños cultivos de alfalfa (*Medicago sativa*), por una distancia de aproximadamente 200 m. Las características del terreno son superficialmente semejantes a las de La Tirana y permiten reconocerlo típicamente como áreas de nidificación de *Centris*.

La marcación de machos, para estudios de "home range", se hizo colectando ejemplares con red y encerrándolos 15 a 20 segundos en un frasco que contenía pintura en polvo (Fig. 4). Inicialmente se utilizaron 4 colores: blanco, azul, verde y rojo; el colorante verde fue desechado, por resultar tóxico para los individuos.

Para obtener hembras vírgenes se excavaron, superficialmente, los sitios de emergencia de los ejemplares que hibernaron en las celdillas subterráneas, estos sitios son detectados normalmente por machos patrulleros, acción que nos indicaba el lugar apropiado para excavar. Algunas de las hembras se expusieron a machos activos, atadas de la zona peitoral, con un hilo plástico fino, de 0,12 mm de diámetro y



Figura 4. Dos machos, de los cuales uno aparece marcado, esperan individuos emergentes.

4 m de largo, para permitir un vuelo autónomo considerable; esta atadura no molestaba mayormente al apareamiento, debido a que el ajuste mecánico en esta especie se produce a nivel mandibuloprotorácico. Con el objeto de realizar observaciones de vuelo rasante, se usó el mismo tipo de hilo, pero de un metro de largo y fijo al suelo, para que la hembra no se elevara mucho del sustrato.

A fin de determinar conductas en relación a formación de pareja, se liberaron en territorios reconocidos por un macho, tanto hembras vírgenes como supuestamente fecundadas. Separadamente, y en las mismas áreas ya señaladas, se liberaron machos, tanto individualmente como en grupos.

En experiencias destinadas a detectar estímulos de atracción de emergentes vivos por parte de machos patrulleros, se encerraron individuos de ambos sexos en cápsulas Petri con papel filtro, para tratar de determinar si éste absorbía algún olor que pudiera atraer a otros individuos. También se colocó, directamente sobre el terreno, a hembras seccionadas en varias partes, para verificar si la atracción estaba relacionada con forma o movimiento.

El tamaño de los machos se midió en 41 ejemplares, los que fueron colectados al pasar, con golpes de red, en el área de nidificación y en sitios donde había individuos volando en punto fijo. Aunque la medida de longitud total no es exacta, por los problemas de estiramiento de los segmentos o distinta curvatura del abdomen, se ha preferido consignarla, porque a pesar de sus deficiencias, ella proporciona una mejor idea de tamaño que otras medidas.

Se midió, además, el ancho máximo de la cabeza, como una medida que permite hacer buenas comparaciones con otras especies (Alcock *et al.*, 1977).

La información correspondiente a mediciones en hembras está basada en 31 especímenes, a los cuales sólo se midió el ancho de la cabeza.

El recuento de grupos de ejemplares que muestran un mismo tipo de comportamiento, como espera de emergentes (machos al acecho, en este trabajo) y grupos de machos alrededor de un emergente (= aglomerados), se hizo diariamente cada una hora, durante 5 minutos, en el período de actividad reproductiva de los machos (8 a 13 hr).

Disponiéndose actualmente de los cuidadosos estudios de Coville *et al.* (1983, 1986), Frankie *et al.* (1980), Vinson y Frankie (1988) y particularmente de Alcock (1976) y Alcock y colaboradores (1977) sobre *Centros pallida*, parte de la presentación de estas observaciones se hará desde un punto de vista comparativo.

Para probar diferencias entre mediciones de hembras y machos, se utilizó el test de t de Student (Dagnelie, 1970).

Por ventajas de espacio, *Centris mixta tamarugalis* será llamada *C. mixta* en la mayor parte de este trabajo.

RESULTADOS Y DISCUSION

Centris mixta nidifica en agregados, en zonas desérticas abiertas, sin vegetación, pudiéndose encontrar algunos nidos incluso entre los árboles.

Los individuos muestran una apreciable uniformidad de tamaño, tanto en la longitud total (Fig. 5), como en el ancho de la cabeza (Fig. 6), a no ser por la variación típica presente en la mayoría de las poblaciones monomórficas. En promedio, los machos son levemente más pe-

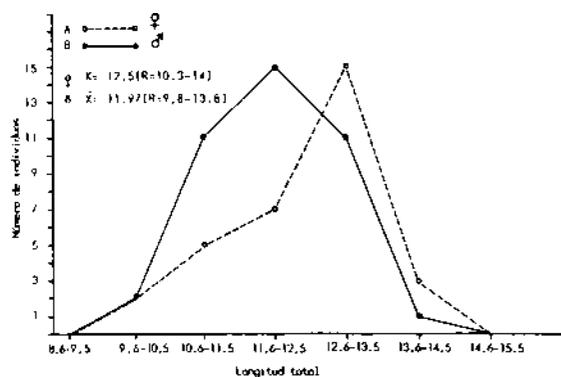


Figura 5. Distribución de longitud total del cuerpo, en mm, para hembras y machos. En el eje de las abscisas, los puntos corresponden a clases de tamaño, cuyos límites se representan para cada caso.

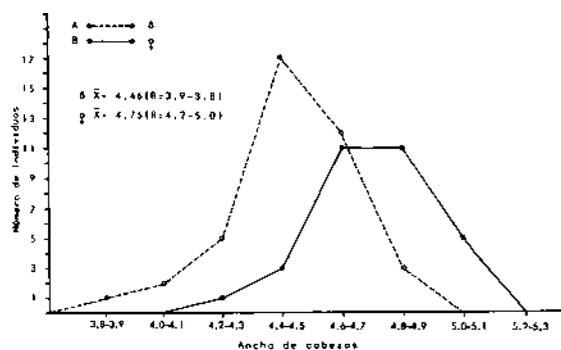


Figura 6. Distribución del ancho de la cabeza en hembras y machos. En el eje de las abscisas, los puntos corresponden a clases de tamaño, cuyos límites se representan para cada caso.

queños que las hembras, con un ancho de la cabeza igual a $\bar{X} = 4,46$ mm, un $s = 0,21$ y rango: 3,9 - 4,8 mm para $n = 41$; mientras que las hembras tienen un $\bar{X} = 4,76$ mm, un $s = 0,19$ y rango: 4,2 - 5,0 mm para $n = 31$. Sin embargo, esta diferencia es estadísticamente significativa para $p = 0,01$.

En cuanto a longitud corporal, también se encuentra una diferencia significativa entre hembras y machos, para $p = 0,05$; la descripción de los datos nos indica, para machos: $\bar{X} = 11,97$; $s = 0,87$ y valores extremos 9,8 y 13,8 mm; para las hembras: $\bar{X} = 12,50$; $s = 0,94$ y rango entre 10,3 y 14,0 mm. Esta situación difiere de lo observado en *C. pallida* (Alcock et al., 1977), *C. flavofasciata* (Chemsak, 1985) y *C.*

segregata (Coville et al., 1983), donde se reconocen claramente dos tamaños en los machos.

En términos de interpretación, la uniformidad presente en *C. mixta* tiene alcances importantes, ya que debe responder evolutivamente a la mayor diferencia entre costos y beneficios (Forrest, 1987), y no justifica distintas estrategias reproductivas, como es el caso de *C. pallida*, ni tampoco inversión parental diferenciada. En ambos aspectos, el comportamiento de *C. mixta* corresponde a la condición plesiomórfica presente en la mayoría de los ápidos, donde hay una variación monomodal de tamaño y, aparentemente, una inversión parental semejante para toda la descendencia.

Vuelo en punto fijo

Varios machos se observaron volando en áreas fijas, entre las ramas de *Prosopis*. Este tipo de vuelo comienza al mismo tiempo que el patrullaje en la zona de nidificación y que la visita a las flores, entre 8:00 y 8:30 hr, con una temperatura mínima de 10° a la sombra. El número de individuos aumenta notoriamente a lo largo de la mañana, de modo que es posible contar, volando en punto fijo, hasta 4 ejemplares en 4 m², con un aumento de la densidad coincidente con un mayor número de aglomerados de machos.

Estos machos se posan sobre una rama, lo que es más frecuente temprano en la mañana, cuando la temperatura es menor a 20° C. Sin embargo, no se observaron conductas particulares que hicieran pensar en una marcación química del territorio (Frankie et al., 1980) y, por lo tanto, el comportamiento parece estar más relacionado con un mecanismo de calentamiento, aprovechando los rayos del sol. Esta interpretación encuentra también apoyo en las detenciones sobre la arena que hacen los ejemplares que comienzan a patrullar temprano el área de nidificación.

El vuelo en punto fijo termina alrededor de las 12:00 hr, con temperatura a la sombra de 29° C, cuando ya no hay actividad de apareamiento.

Observaciones realizadas en los meses de septiembre y octubre, permitieron determinar que: a) algunos individuos que pasaban por el área de vuelo eran perseguidos; b) los nuevos ejemplares que llegaban como residentes al

área interactuaban varias veces con el primer residente, hasta que sus nuevas áreas eran delimitadas y c) era frecuente que dos ejemplares persiguieran al mismo tiempo a un individuo que atravesaba el territorio.

Tratando de averiguar si existía un distinto comportamiento frente a la eventual formación de parejas, se colectaron 16 hembras vírgenes y se liberaron, una por vez, bajo un territorio determinado, de manera que al volar atravesaran alguna de las áreas reconocidas por un macho volando en punto fijo; sólo una de estas hembras fue perseguida por un corto tiempo, sin haber apareamiento. Lo mismo se hizo con 8 hembras colectadas en labores de aprovisionamiento del nido, por lo que se supone que estaban fecundadas. El resultado también fue negativo, ya que ninguna de ellas fue perseguida.

Se expuso 4 hembras vírgenes (cada una en tres ocasiones, durante un minuto), atadas con un hilo que les permitía volar lentamente dentro del área reconocida por el macho. No se observó persecución ni tampoco agresión en ninguno de los casos.

De 25 machos liberados, de a uno por vez, y en las mismas condiciones anteriormente señaladas para hembras vírgenes, 21 fueron perseguidos. Se liberaron también 4 grupos de 8 machos cada uno y en todos los casos hubo persecución de algún ejemplar.

De las observaciones anteriores se puede deducir que el vuelo en punto fijo de *C. mixta* no está relacionado directamente con el apareamiento; este comportamiento difiere de lo apreciado en otras especies de *Centris* (Alcock, 1976; Coville *et al.*, 1986; Frankie *et al.*, 1980), donde el territorio vigilado parece jugar un rol importante, ya sea como única posibilidad de encuentro de sexos o como táctica reproductiva (Beani y Trillazi, 1988). Por el contrario y de acuerdo a nuestras observaciones, este tipo de vuelo en punto fijo de machos de *C. mixta* se ve relacionado con la presencia de otros machos; sin embargo, las ventajas o significado de la conducta de persecución o de agresión observada sobre estos individuos, no pudo ser interpretada en relación con reproducción.

Alcock (comunicación personal) piensa que de todas maneras es posible una función de apareamiento, que no ha sido observada, a pesar de las experiencias realizadas.

Actividad diaria

Los primeros ejemplares machos comenzaban a volar alrededor de las 8:00 hr, con una temperatura de 10° C a la sombra, cuando el sol comenzaba a entibiar la arena superficial. El número de individuos activos aumentaba bruscamente entre 15 y 20° C, de manera que a las 10:00 hr, con una temperatura a la sombra de 24 a 26° C y de 38° C en la superficie del suelo y al sol, el número de machos patrullando el terreno era muy elevado.

Los primeros machos en vuelo parecen ser: a) individuos que no encontraron túnel de alojamiento en la noche anterior y quedaron durmiendo en terreno abierto y b) ejemplares que durmieron a la entrada de un túnel.

En ambos casos, los individuos quedan expuestos, desde temprano, a los rayos del sol, lo que aparentemente facilita la elevación de la temperatura corporal. En nuestra observación, los individuos comenzaban a mover el abdomen con un pequeño desplazamiento dorsoventral y, al mismo tiempo, de acortamiento y alargamiento, seguido de vibración de las alas, que producían un sonido claramente audible, iniciando posteriormente el vuelo.

Un comportamiento semejante se observaba durante la excavación de los nidos, cuando se encontraron machos (1 a 5), durmiendo en fila a lo largo del túnel, a una profundidad de 5 a 10 cm. Los ejemplares, al ser iluminados por la luz ambiental o directamente por el sol, realizaban los mismos movimientos descritos anteriormente y justo antes de emprender el vuelo hacían, además, algunos movimientos laterales de cabeza, rápidos y poco perceptibles.

De acuerdo a lo anterior, los factores luz y temperatura son los estímulos que activan los mecanismos desencadenantes de término de sueño e inicio de vuelo en *C. mixta*. Los movimientos laterales de cabeza fueron interpretados como consecuencia de la iluminación unilateral que recibía el ejemplar: ella dejaba bien iluminado el ojo próximo a la luz, mientras que el otro, al lado de la pared del túnel, no recibía ningún estímulo luminoso.

Todos estos individuos madrugadores mostraban alguna ventaja reproductiva, respecto a la mayoría de actuación tardía, ya que fueron observados algunos apareamientos cuando la

actividad general todavía no había comenzado. En estos casos, la cópula se realizaba directamente sobre el terreno, en el mismo punto donde fue encontrada la hembra; tal situación no era posible más tarde, por la interferencia provocada por otros machos competidores. Desde otro punto de vista, existe aun otra ventaja, ya que pueden ocupar esta hora temprana en alimentarse, dejando el tiempo más favorable libre para conseguir pareja; un buen número de machos y hembras de actividad temprana se observaron forrajeando sobre *Prosopis*.

Sin embargo, esta ventaja reproductiva podría tener un costo muy alto, debido a la falta de protección frente a: temperaturas bajas (mínimo observado: 6° C), vientos fuertes que los arrastren lejos del área, presencia de depredadores, además de otros factores menores. Los depredadores presentes en la zona y que actúan sobre estos machos no protegidos son escorpiones durante la noche y aves insectívoras en la mañana.

Tres especies de aves fueron observadas depredando en el área de nidificación de *C. mixta*: *Muscisaxicola rufivertex*, *M. maculirostris* y *Upucerthia dumetaria*, las dos primeras permanecían en la zona hasta alrededor de las 11:00 hr, mientras que *U. dumetaria* soló hasta antes de las 8:00 hr.

Se encontraron varias marcas de puntos recién escarbados, temprano en la mañana, y se observó a algunos ejemplares de *U. dumetaria* en esta actividad. Estos lugares se interpretaron como posiciones donde hubo ejemplares de *C. mixta* ligeramente visibles, que fueron descubiertos a la entrada de un túnel. La ausencia de *U. dumetaria* en horas posteriores se interpretó como un comportamiento muy tímido de los ejemplares, que los hacía esconderse en el bosque ante la presencia de extraños.

No se observaron ejemplares de *M. maculirostris* escarbando, sino recorriendo el área en cortas carreras o realizando cortos vuelos mientras encontraban comida. Esta especie, por su escaso tamaño, no parece depender fundamentalmente de *C. mixta*: en el estómago de un ejemplar se encontraron numerosos restos de Mutillidae. *M. rufivertex* es un depredador importante, particularmente en las horas de mayor actividad. Los datos para esta especie, tomados en diferentes fechas, se indican en Tabla I:

Tabla I
NUMERO DE EJEMPLARES DE *M. RUFIVERTEX*
PRESENTES EN EL AREA DE NIDIFICACION
A DIFERENTES HORAS DEL DIA

Fecha	Nº de ejemplares	hora
14-09-86	8	8:00- 9:30
15-09-86	14	11:30-12:15
18-10-88	2	6:45- 8:30
2-10-89	5	6:30- 7:30
3-10-89	7	9:00-11:00
4-10-89	5	6:15- 7:55
5-10-89	8	8:00-10:15
6-10-89	5	17:00-18:10
7-10-89	7	7:00- 8:30

Estos datos muestran un número relativamente alto de aves en un área totalmente desértica, donde sólo es posible encontrar ejemplares de *C. mixta* muertos en el día anterior, o individuos que no encontraron túneles donde dormir (además de Mutillidae o Bombyliidae parásitos).

Ninguna de estas 3 especies de aves es citada, en la literatura ornitológica, como abundante o bien conocida para la zona (Godall *et al.*, 1946; Araya y Millie, 1986), lo que hace pensar que su presencia, durante este período, puede estar reducida sólo a las áreas de nidificación de *C. mixta* y dependen, en buena parte, de esta última para su sobrevivencia, ya sea en forma directa o a través de sus mutilidos parásitos.

Haciendo una evaluación de costos, frente a las ventajas selectivas que, en este caso, tiene para los machos de *C. mixta* dormir "fuera de casa", los costos parecen mayores; la posibilidad de encontrar pareja potencial es muy baja, debido a la tardía aparición de las hembras vírgenes en la mañana (Fig. 7) o a la escasa receptividad que muestran los ejemplares fecundados; por otra parte, los individuos están muy seriamente expuestos a los riesgos de factores abióticos adversos o a la acción de depredadores. Si esta interpretación es correcta, este tipo de comportamiento es sólo accidental y no representa una tendencia evolutiva; la condición estable, de dormir protegido y desarrollar actividad relativamente tardía, corresponde a una conducta bien adaptada a las condiciones ambientales de la zona.

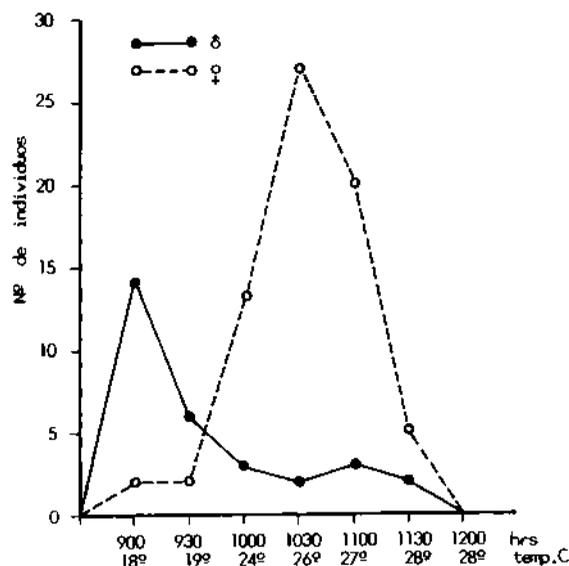


Figura 7. Número de individuos que emergen en relación a tiempo y temperatura.

“Home range” de los machos

A fin de determinar el “home range” de los machos patrulleros, se marcaron 160 ejemplares del área B (Fig. 2). Los recuentos hechos en los días siguientes, se indican en Tabla II:

Tabla II
PRESENCIA DE MACHOS MARCADOS
EN DISTINTAS ÁREAS DE PATRULLAJE

	Area A	B	C
Día 1	0	160	0
Día 2	4	20	3
Día 3	0	10	1
Día 4	0	8	3

Los datos obtenidos no permitieron establecer límites claros del “home range”, probablemente debido al método de marcación en grupo. Dado que no se utilizaron marcas individuales, los datos son poco confiables, existiendo mayores posibilidades de error en el recuento de individuos del área B. Esta dificultad se produjo debido principalmente a dos factores: a) el enorme número de individuos que vuela en un área relativamente grande y b) la gran movilidad de los machos, que desarrollan un desplazamiento continuo durante el patrullaje.

Debido a estas circunstancias, estimamos posible dos tipos de errores: 1) por incapacidad de visualizar individuos marcados en la masa que se desplazaba y 2) por contar más de dos veces el mismo ejemplar marcado.

La experiencia desalentó a intentar cambios de técnica, con marcas individuales, por la difícil localización de un ejemplar particular en una masa de miles de individuos que se desplazan con rapidez.

En estas condiciones, sólo nos parece posible indicar que no existe una territorialidad marcada de los individuos patrulleros, presentándose, en cambio, un cierto grado de desplazamiento. Desde un punto de vista genético, esta tendencia dispersionista disminuye las posibilidades de “inbreeding”.

Reposo en horas de calor

Todas las actividades de apareamiento se realizaban en el área de nidificación hasta mediodía, más tarde, la temperatura superficial de la arena se elevaba hasta 60° C, con 45° C a 5 cm de profundidad, lo que parece imposibilitar la emergencia de cualquier insecto. En estas condiciones de temperatura exageradamente alta, tanto machos como hembras de *C. mixta* se posan, en gran número a la sombra, en las ramas bajas de los árboles que rodean el área de nidificación. Algunos individuos también se encuentran forrajeando en las flores.

Estos ejemplares muestran cierta preferencia por algunos árboles, y una tendencia por reposar agrupados; se contaron hasta 15 ejemplares posados sobre una misma rama, separados, unos de otros, por una distancia mínima de 3 cm. La mayor parte de los individuos se posan sobre sus patas medias y posteriores, manteniendo el primer par levantado y semiflectado. Si uno de ellos vuela, debido a una perturbación del medio, también lo hacen otros, desarrollando un comportamiento similar al de persecución.

Uno de los aspectos más interesantes observados en estos ejemplares, fue la presencia de una gota de líquido hacia la base de la lengua, que permanece flectada y algo expuesta; la posición de la gota corresponde bien a lo descrito por Heinrich (1979) para *Apis mellifera* y, probablemente también, al mismo tipo de termorregulación.

Este sistema de regulación térmica podría ser, entonces, más generalizado de lo que hasta ahora se ha supuesto, presentando para *C. mixta* mayores ventajas que para *A. mellifera*, ya que permitiría, al mismo tiempo, almacenar en las celdillas néctar de mayor concentración. Este mecanismo de evaporación permitiría explicar la concentrada papilla observada en las celdillas de crianza de Quillagua y la aún más densa encontrada en La Tirana.

En las observaciones hechas en terreno sólo pudo utilizarse lupa de bolsillo (10x), las dificultades de aproximación y limitadas condiciones de visión impidieron realizar una apreciación más fina, como para poder detectar, como Heinrich (1979), algunos movimientos de agitación de la glosa.

Tácticas reproductivas de los machos

Los machos ubican a las hembras aparentemente por el olfato, de manera semejante a lo descrito por Alcock *et al.*, (1976), para *C. pallida* y Schöne & Tengö (1981) para *Bembix rostrata*. Miles de individuos patrullan el área de nidificación, volando relativamente lento, en contra del viento y a corta distancia del suelo. Esta altura es algo variable, 2 a 4 cm, en la mañana, temprano, cuando comienza la actividad y aproximadamente a 10 cm cuando aumenta la emergencia de nuevos individuos, y hasta mediodía, cuando la actividad termina y la temperatura del suelo aumenta.

Dado que la aparición de hembras vírgenes es, en su mayor parte, relativamente tardía en la

mañana (Fig. 7), es frecuente que la presión que ejercen estos primeros machos por aparearse, cause algunos problemas en las hembras que están construyendo o abasteciendo sus nidos. Ellos se lanzan ocasionalmente sobre ejemplares que vienen llegando con polen o que están sacando tierra de los túneles, tratando de entrar en cópula; estos machos son normalmente rechazados. Sin embargo, en algunas ocasiones hemos visto formación de parejas, en estas circunstancias, el comportamiento de rechazo se manifiesta elevando el vuelo, hasta unos 15 a 20 cm, cuando es acosada. Los escasos apareamientos observados fueron de corta duración, haciendo suponer que no hubo contacto genital.

A medida que avanza la mañana, los machos que patrullan son capaces de descubrir un mayor número de individuos emergentes. El estímulo inicial parece ser olfativo, aunque no corresponde a una respuesta específica para una feromona femenina; los individuos detectados pueden ser machos, hembras u otros insectos, como por ejemplo pupas de *Bombyliidae* (Tabla III).

Durante el patrullaje en contra del viento, uno o varios machos comienzan a volar en un punto, muy cerca del suelo, al extremo de dejar el área limpia de polvo, por la corriente de aire generada; luego, uno o varios de ellos bajan y apegan su cabeza contra el suelo, con las antenas dirigidas hacia abajo y separadas aproximadamente en ángulo de 45° (Fig. 8). El número de individuos que forma cada grupo varía ampliamente, sin importar el sexo del emergente (Tabla III).

Tabla III
NUMERO DE MACHOS EN GRUPOS AL ACECHO Y TIPO DE INDIVIDUO EMERGENTE

Tipo de emergente	N° de machos constituyendo el aglomerado										N° de observaciones
♀ de <i>C. mixta</i>	5	6	6	7	10	8	2	10	6	6	10
♂ de <i>C. mixta</i>	9	2	7	2	5	6	5	9	4	7	10
<i>Bombyliidae</i>	4										1
sin emergente	5 6 5										3
											Total = 24



Figura 8. Grupo de machos al acecho de individuos emergentes. Estos machos, al bajar al suelo, apegan su cabeza y dirigen sus antenas hacia abajo, como se aprecia en el segundo individuo (de arriba hacia abajo, en el costado superior derecho). Durante la espera los individuos muestran constantes signos de agresión de unos contra otros, especialmente mordiendo patas o antenas.

Mientras dura la espera, los individuos permanecen aparentemente quietos al mirarlos desde alguna distancia, pero la observación con lupa muestra una constante y fuerte agresión entre ellos, tratando de desplazarse mutuamente fuera de un punto particular o mordiendo patas o antenas, sin cambiar mayormente de sitio; al mismo tiempo hay una constante vibración de las alas.

A diferencia de *C. pallida* (Alcock *et al.*, 1977) o *C. caesalpinia* (Rozen, com. personal), los machos no excavan galerías tratando de encontrar el individuo emergente, sino que esperan que éste salga al exterior por sus propios medios; debido a las dificultades que les presenta el terreno, ha sido posible observar, en algunas oportunidades, la cabeza de un individuo emergente que trata de salir, mientras los machos que esperan muerden sus antenas o cabeza, sin escarbar en ningún momento.

La actividad de los grupos al acecho se realiza

a lo largo de la mañana, hasta el momento en que la arena alcanza temperaturas muy elevadas, por sobre los 40° C, apareciendo con mayor frecuencia entre 10:30 y 12:00 hr (Fig. 9). Esta situación está altamente correlacionada con la mayor emergencia de las hembras, que se produce entre 10:30 y 11:30 hr.

Si bien es cierto que los machos se reúnen a la espera de cualquier individuo emergente, la clara tendencia de los machos emergentes es aparecer temprano, en su mayor parte antes de las 10:00 hr (Fig. 7), cuando buena cantidad de la población de machos maduros está comenzando a patrullar o está alimentándose en las flores, evitando así una importante pérdida de energía a los grupos al acecho, que compiten más tarde es espera de hembras.

Si se considera la tendencia cronológica de emergencia, el número total de ejemplares que espera a un individuo macho es apreciablemente menor que aquellos que están a la espera de una hembra virgen, como se puede inferir al comparar las Figuras 7 y 9.

Para aquellos machos que esperan antes de las 10:30 hr, no todo es pérdida de energía, ya que su posición en el suelo, calentado por el sol, les permite ganancia de temperatura cuando el ambiente todavía es relativamente frío.

La mayor frecuencia de machos, esperando en un punto donde no hay emergentes, es cercana a mediodía, cuando el número de ejemplares que nace es muy escaso. Estas agrupaciones fueron interpretadas como respondiendo a un

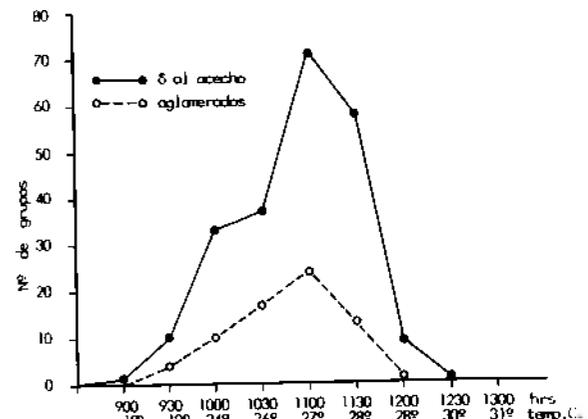


Figura 9. Número de grupos de machos al acecho (línea continua) y número de machos aglomerados (línea cortada), en relación al tiempo.

estímulo dejado por un ejemplar que ya había salido un tiempo antes, o por detección de un ejemplar que aún no estaba listo para nacer. La emergencia de pupas de Bombyliidae se observó en forma muy ocasional, por lo que no fue posible establecer ninguna relación significativa.

Es interesante señalar también que, en la mayoría de los casos, cuando por manipulación es disuelto el grupo de machos que espera, no hay formación de una agrupación nueva de reemplazo o regreso de los machos involucrados, sino que, simplemente, el lugar es abandonado; allí, pronto emerge un nuevo ejemplar sin que nadie lo espere.

Los individuos emergentes presentan, a lo menos, los siguientes caracteres que nos parecieron importantes como posibles estímulos para los machos en acecho: 1) olor; 2) movimientos durante la emergencia; 3) forma corporal y 4) tipo de vuelo.

En experiencias prospectivas, se colocaron 1 a 7 machos, hembras o de ambos sexos a la vez, todos emergentes vivos en una cápsula de Petri con papel filtro, hasta que el olor se adsorbiera en el papel, luego, éste se expuso al patrullaje de los machos; solamente en dos oportunidades hubo aproximación a la cápsula. Celdillas recién abiertas tampoco fueron atractivas a los machos patrulleros.

Cuatro hembras fueron seccionadas en cabeza, tórax y abdomen, y cada una se expuso al patrullaje de los machos. Cabeza y abdomen nunca fueron atractivos, en cambio sí que lo fue el tórax con sus patas, siendo descubierto varias veces por los machos. Cuando se sacaron los apéndices y se expusieron separadamente del tórax, este último no provocó respuesta y tampoco hubo ningún reconocimiento hacia las patas.

De acuerdo con las experiencias realizadas, no se tuvo una comprensión acabada de la detección de las hembras por el olfato, pero los siguientes antecedentes parecen ser claros y podrían permitir algunas posibles hipótesis:

- El vuelo contra el viento de los machos y la ubicación a distancia, sugieren la existencia de un mecanismo olfativo.
- La detección de machos u otros insectos emergentes indica que no se trata de una feromona femenina.

— Considerando que no hay una zona particular del cuerpo del individuo que ya ha emergido que origine un estímulo olfativo particularmente apreciable, o un olor que se adsorba en el papel, es probable que el olor crítico sea liberado dentro de la celdilla o al salir de ella.

La importancia de los movimientos de emergencia puede explicar la atracción que ejerce la aparición de una cabeza, ya sea de macho o hembra y, particularmente, permite entender la buena acogida que reciben las pupas de Bombyliidae; una vez que estas últimas han emergido son, a veces, tomadas por un agregado de machos, del cual, sin embargo, se liberan con bastante facilidad.

El valor de las formas puede explicar la formación de agregados alrededor de individuos muertos, el mayor interés por el tórax con apéndices y la falta de atractivo que tienen las pupas de Bombyliidae una vez que se han liberado, así como también la formación de agregados alrededor de una feca de oveja (Fig. 10), u otras estructuras esferoidales del tamaño de un *Centris*, situación que es frecuente ver alrededor de mediodía.

La observación de la dirección de vuelo de los ejemplares emergentes (sin diferenciar sexos), mostró una tendencia bien definida (Tabla IV).

Tabla IV
DIRECCION DE VUELO DE INDIVIDUOS
EMERGENTES*

Nº de individuos observados	Vuelo en dirección este	Vuelo en otra dirección
47	31	16

*Datos tomados entre 10:30 y 11:00 hr.

Considerando la hora en que se tomaron estos datos, la mayoría de los ejemplares deben haber sido hembras (Fig. 7). La dirección del vuelo parece haber estado fuertemente influida por la posición del sol e independiente de la ubicación del observador, ya que se tuvo cuidado de observar en distintas posiciones con respecto al sitio de emergencia.

Si bien la dirección no fue constante, hubo un patrón común en cuanto a altura, ya que el



Figura 10. Agregado de machos alrededor de una fecas de oveja. Esta conducta también se manifiesta alrededor de individuos muertos, lo que pareciera indicar que los machos son atraídos por ciertas formas que muestran semejanza con el cuerpo de individuos emergentes.

primero o los dos primeros metros, siempre se recorrieron en vuelo bajo; este hecho puede ser significativo, tomando en cuenta que la elevación de vuelo en las hembras, significa rechazo.

La importancia del vuelo bajo como estímulo, (posiblemente en conjunto con la forma), se ve confirmada por la atracción que ejercen las hembras dañadas (viejas o mal conformadas), que sólo realizan cortos vuelos apegadas al suelo; estos ejemplares son tomados muchas veces por grupos de machos patrulleros. El mismo tipo de vuelo y el mismo efecto se produce al experimentar con una hembra atada con un hilo que la mantenía a baja altura.

Durante el patrullaje de los machos y cuando hay mayor frecuencia en la formación de aglomerados, los Bombyliidae parásitos son perseguidos, debiendo reducir su tiempo de postura a las horas de mayor calor, con grave riesgo de desecación de los huevos, si ellos no son lanzados hasta las zonas sombrías del túnel que con-

duce a las celdillas. La inspección con lupa, a estas horas de la tarde, permitió encontrar varios huevos al lado de las entradas, expuestos al sol, sobre una arena con 60° C de temperatura.

Alrededor del individuo recién emergido se forma un aglomerado de machos, de número muy variable, con frecuentes deserciones o incorporaciones de nuevos individuos, que en algunas ocasiones, especialmente hacia el mediodía, alcanza hasta unos 40 ejemplares (Fig. 11). Los machos compiten allí activamente, mordiendo y empujándose, para quedar en una buena posición relativa con respecto a la hembra. Hay cambios y desplazamientos dentro del agregado, mientras el grupo a veces se traslada sobre el suelo, probablemente movido por la vibración de las alas que realizan los individuos.

La posición óptima relativa la tiene el ejemplar montado sobre la hembra que ha logrado realizar una buena fijación mandibuloprotorácica (Toro *et al.*, 1975, 1979); esta pareja que es, en general, ubicable por el observador dentro



Figura 11. Aglomerado de machos en el suelo. Este se forma alrededor de un individuo recién emergido, el número de individuos que lo conforman es variable, pudiendo llegar hasta 40. Los machos compiten activamente por lograr una buena posición relativa a la hembra, cuyo abdomen se visualiza en el centro hacia la derecha.

del aglomerado, es capaz de escapar del resto en algún momento y volar hasta un punto alejado para copular. No fue posible determinar variables de tamaño que tuvieran ventajas ni en lograr ni en mantener la posición óptima. Durante la espera, los machos pueden reemplazarse en el punto exacto de emergencia; en los agregados, también hemos observado individuos que son desplazados (en relación a la hembra) por presión lateral o por machos que han logrado introducirse por debajo del individuo montado.

Siendo evidente que la formación de aglomerados es un mecanismo de competencia de machos por descendencia, el sistema no parece tener ventajas claras para *C. mixta*, a diferencia de lo interpretado para *C. pallida* (Alcock *et al.*, 1976) o para *C. flavofasciata* (Chemsak, 1985). Se trata, por lo demás, del estado más vulnerable de la vida adulta, ya que los ejemplares

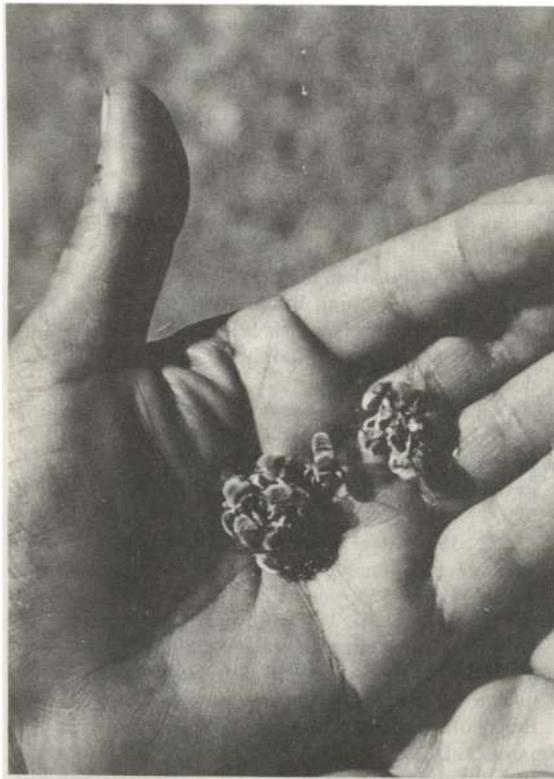


Figura 12. Los aglomerados pueden ser tomados con la mano sin mostrar reacción alguna de perturbación. De esta manera, los machos, por formar la mayor parte del conjunto, son los más expuestos a cualquier acción lesiva del medio.

involucrados no reaccionan ante situaciones lesivas del medio, a tal extremo, que pueden ser pisados o tomados con la mano (Fig. 12). En estos casos, el mayor daño recae sobre los machos, ya que son ellos los que forman la mayor parte del aglomerado. Las hembras, por lo tanto, resultan poco afectadas, ya que en el aglomerado participa sólo una de ellas, o ninguna.

Esta falta de sensibilidad favorece la acción depredadora de aves o lagartos (Iguanidae) (Toro *et al.* en prep.), de lo que resulta una acción selectiva importante en favor de los machos tempraneros, debido a que el número de lagartos y la depredación, aumentan gradualmente a lo largo de la temporada. Los machos más tardíos encuentran a las hembras ya fecundadas y representan, por otra parte, una fuente de competencia por el recurso alimento, cuando éste se va haciendo escaso y hay muchas celdillas que deben ser aprovisionadas.

Se observa a través de la curva de frecuencia de formación de aglomerados, que hay una clara correspondencia con la emergencia de hembras vírgenes (Figs. 7 y 9); sin embargo, el número relativamente alto de aglomerados que pueden observarse en ambos extremos de la curva, es decir, temprano o en las últimas horas de la mañana cuando ya no hay emergencia, no tiene prácticamente incidencia en la fecundación, puesto que los primeros se forman preferentemente alrededor de machos emergentes y los últimos incluyen fundamentalmente individuos dañados.

Los aglomerados presentes hacia el mediodía, se forman generalmente con un mayor número de machos, lo que produce básicamente dos tipos de problemas: a) que se divida en dos grupos menores, de los cuales, por lo menos uno, no tiene hembra o, incluso, ninguno pudiera tener hembra y b) mayores dificultades de separación de una eventual pareja.

Un rol selectivo importante puede ser dado por la acción que tienen los aglomerados sobre individuos mal conformados o viejos; como se indicaba más arriba, éstos son probablemente atractivos por su vuelo bajo y provocan la formación de aglomerados de larga duración. Las continuas agresiones producidas entre los participantes del grupo dañan cada vez más al ejemplar deficiente; si, ocasionalmente, éste puede escapar, es pronto incorporado en un

nuevo aglomerado, hasta que termina perdiendo las alas y la cabeza (Fig. 13). Si el emergente es macho, es agredido y mordido como cualquier otro macho del aglomerado, al mismo tiempo que los individuos que estaban inicialmente esperándolo, lo tratan como hembra, es decir, tratan de lograr una fijación mandibular, dañando las pleuras cervicales.

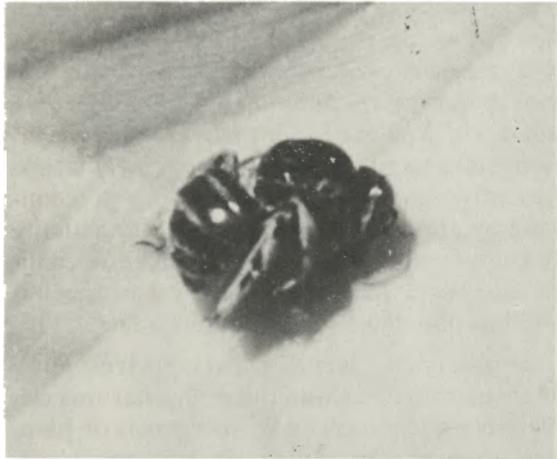


Figura 13. Hembra dañada por los machos de un aglomerado. Los ejemplares mal conformados o viejos provocan la formación de agregados de larga duración, los que pueden ocasionar la pérdida de alas y cabeza.

Otros insectos que penetran en el área de nidificación pueden ser incorporados dentro de un aglomerado, tal es el caso de ejemplares de abeja de miel y de Bombyliidae. La vecindad al área de nidificación, de un panal de abejas de miel, posibilitaba la llegada a la zona, de vez en cuando, a una obrera atraída probablemente por el olor de alguna celdilla abierta; estos ejemplares, al volar bajo, eran tratados como hembras de *C. mixta*. Debido posiblemente a la imposibilidad de un buen ajuste mandibulo-protorácico, la pleura cervical era gravemente dañada, quedando la cabeza desprendida o dislocada con respecto a su posición natural. Muy ocasionalmente se observó un Bombyliidae capturado, ya que probablemente su vuelo rápido les permite normalmente huir y alejarse del área de nidificación en la hora de patrullaje de los machos.

El comportamiento de cópula es interesante, por presentar varias características comunes con *C. pallida* Fox; sin embargo, hay varias particularidades propias de *C. mixta* que serán tratadas en un próximo trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al personal de la Estación El Refresco de CONAF (I Región) por las facilidades otorgadas; a los Sres. Héctor Vargas y Dante Bobadilla, de la Universidad de Tarapacá, por la colaboración prestada para la realización de este trabajo y muy especialmente a las siguientes personas, por su revisión crítica y sugerencias, la mayoría de las cuales fueron tomadas muy en cuenta en la redacción de este manuscrito: Dr. J. Alcock, de la Arizona State University; Dr. R. Covarrubias y Dr. D. Frías, de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación.

LITERATURA CITADA

- ALCOCK, J. 1976. The social organization of male populations of *Centris pallida* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Psyche*, 83(2): 121-131.
- . 1979. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. M.S. Blum, N.A. Blum Eds. Academic Press, 463 pp.
- . 1989. Freedom Fighters. *Natural Hist.*, 3: 68-74.
- ALCOCK, J., JONES, C. and BUCHMANN, S. 1976. Location before emergency of the female bee, *Centris pallida*, by its male (Hymenoptera: Anthophoridae). *Jour. Zool. London*, 179: 189-199.
- ALCOCK, J., BARROWS, E., GORDH, G., HUBBARD, L., KIRKENDALL, L., PYLE, D., PONDER, T. and ZALOM, F. 1978. The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. *Zool. Jour. Linn. Soc.*, 64: 293-326.
- . 1977. Male mating strategies in the bee *Centris pallida* Fox (Hymenoptera: Anthophoridae). *Amer. Natur.*, 111: 145-155.
- ARAYA, B. y MILLIE, G. 1986. *Guta de Campo de las Aves de Chile*. Ed. Universitaria, Santiago, 389 pp.
- BEANI, L. and TRILLAZZI, S. 1988. Alternative mating tactics in males of *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae). *Behavioral Ecol. and Sociobiol.*, 22: 257-264.
- BOBADILLA, D., CORTÉS, R. y VARGAS, H. 1987. Estudio de Insectos que atacan al tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.) y algarrobo (*Prosopis chilensis* (Mol.) Stuntz). Informe Univ. de Tarapacá. 168 pp.
- CHEMSAK, J. 1985. Observations on adult behavior of *Centris flavofasciata* Friese (Hymenoptera: Anthophoridae). *Pan Pacific Ent.*, 6(3): 265.

- COGOLLOR, G., CHEUL, M. y POBLETE, M. 1982. Evaluación del daño producido por insectos en tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.). Informe CONAF: 46 pp.
- COVILLE, R., FRANKIE, G. and VINSON, B. 1983. Nests of *Centris segregata* (Hymenoptera: Anthophoridae) with a review of the nesting habits of the Genus. Jour. Kansas Ent. Soc., 56(2): 109-122.
- COVILLE, R., FRANKIE, G., BUCHMANN, S., VINSON, S. and WILLIAMS, H. 1986. Nesting and male behavior of *Centris heithausi* (Hymenoptera: Anthophoridae) in Costa Rica with chemical analysis of the hindleg glands of the males. Jour. Kansas Ent. Soc., 59(2): 325-336.
- DAGNELIE, P. 1970. *Théorie et Méthodes Statistiques*. Ed. Duculot. Gembloux. Belgique. Tome II. 451 pp.
- EICKWORT, G. and GINSBERG, H. 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. Ann. Rev. Ent., 25: 421-446.
- FORREST, T.G. 1987. Insect size tactics and developmental strategies. Oecologie, 73: 178-184.
- FRANKIE, G., VINSON, S. and COVILLE, R. 1980. Territorial behavior of *Centris adani* and its reproductive function in the Costa Rican dry forest (Hymenoptera: Anthophoridae). Jour. Kansas Ent. Soc., 53(4): 837-857.
- GODALL, J., JOHNSON, A. y PHILIPPI, R. 1946. *Las Aves de Chile, su conocimiento y sus costumbres*. Buenos Aires, T.I., 358 pp.
- HEINRICH, B. 1979. Keeping a cool head: Honeybee thermoregulation. Science, 4412: 1269-1271.
- JOSEPH, C. 1926. Etude biologique de quelques hyménoptères du Chili. Ann. Sc. Nat. Zool., 16(10): 209-235.
- KLEIN, C. y CAMPOS, L. 1978. Biocenosis del Tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.), con especial referencia de artrópodos fitófagos y sus enemigos naturales. Zeits. f. angew. Ent., 85(1): 86-108.
- MCGINLEY, R. 1989. A Catalog and Review of Immature Apoidea (Hymenoptera). Smithsonian Contr. Zool., 494: 24 pp.
- MCGINLEY, R. and ROZEN, J. 1987. Nesting biology, immature stages and phylogenetic placement of the Palearctic bee *Pararhophites* (Hymenoptera: Apoidea). Amer. Mus. Nov., 2903: 21 pp.
- ROZEN, J. 1989. Life History Studies of the "Primitive" Panurginae Bees (Hymenoptera: Andrenidae: Panurginae). Amer. Mus. Nov. 2962: 27 pp.
- SCHÖNE, H. and TENGÖ, J. 1981. Competition of Males, Courtship Behaviour and Chemical Communication in the Digger Wasp *Bembix rostrata* (Hymenoptera, Sphecidae). Behaviour, 77(1-2): 44-66.
- STEPHEN, W., BOHART, G. and TORCHIO, P. 1969. *The biology and external morphology of bees with a synopsis of the genera of Northwestern America*. Corvallis Oregon: Agricultural Experimental Station, Oregon State University. 140 pp.
- TORO, H. y DE LA HOZ, E. 1975. Factores mecánicos en la aislación reproductiva de Apoidea (Hymenoptera). Rev. Soc. Ent. Argentina. 35: 193-202.
- TORO, H. y CHIAPPA, E. 1989. Nueva especie y subespecie de *Centris* (Hymenoptera: Apoidea), asociadas a *Prosopis tamarugo*. Acta Ent. Chilena, 15: 243-248.
- TORO, H., MAGUNACELAYA, J.C. y DE LA HOZ, E. 1979. Factores mecánicos en la aislación reproductiva de Thynninae (Hymenoptera: Tiphiidae). Acta Zool. Lilloana. 35: 475-498.
- VINSON, S. and FRANKIE, G. 1988. A comparative study of the ground nests on *Centris flavifrons* and *Centris aetiocesta* (Hymenoptera: Anthophoridae). Ent. exp. appl., 49: 181-187.