



UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA

**“ESTUDIO COMPARADO DE LA RELACIÓN *CENTRIS TAMARUGALIS*
(APIDAE) Y *PROSOPIS TAMARUGO* (FABACEAE) EN DOS FORMACIONES
ARBORESCENTES ECOLÓGICAMENTE CONTRASTANTES DE LA PAMPA
DEL TAMARUGAL”**

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE MAGÍSTER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN
ENTOMOLOGÍA

Por:

FRANCISCO SANTANDER ZAPATA

Director de Tesis

Dr. LUIS ANTONIO FLORES-PRADO

SANTIAGO – CHILE

Mayo 2023

INSTITUTO DE ENTOMOLOGIA
UMCE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGISTER

Se informa al Instituto de Entomología que la Tesis de Magíster presentada por el candidato

FRANCISCO SANTANDER ZAPATA

Ha sido aprobada por la comisión de evaluación de la tesis como requisito para optar al Grado de Magíster en Ciencias con Mención en Entomología en el examen de Defensa de Tesis rendido el día....., de mes..... del año.....

Director de Tesis:

Dr. Luis Flores-Prado

Calificación:

Firma:

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Antonio Hutinel

Calificación:

Firma:

Dra. Maureen Murúa

Calificación:

Firma:



IDENTIFICACIÓN DE TESIS/INVESTIGACIÓN

Título de la tesis: Estudio comparado de la relación *Centris tamarugalis* (Apidae) y *Prosopis tamarugo* (Fabaceae) en dos formaciones arborescentes ecológicamente contrastantes de la Pampa del Tamarugal.

Fecha:

Facultad: Ciencias Básicas

Departamento: Instituto de Entomología.

Carrera: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología.

Título y/o grado: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología.

Profesor Guía: Luis Flores Prado.

AUTORIZACIÓN

Se autoriza la reproducción total o parcial de este trabajo de investigación para fines académicos por cualquier medio o procedimiento, siempre que se haga la referencia bibliográfica que acredite el presente trabajo y sus autores/as, y a su vez el alojamiento de éste en el repositorio institucional SIBUMCE del sistema de bibliotecas UMCE.

Francisco Santander Zapata

Santiago de Chile, 26 de mayo, 2023.

DEDICATORIAS

A mi padre y madre.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco al Profesor Luis Flores quién me recibió en su Laboratorio de Biología de la Sociabilidad para poder realizar esta tesis. Sin su apoyo y valiosas conversaciones sobre abejas y ecología no hubiese podido completar esta tesis.

Agradezco también a mi madre y padre por su apoyo durante el desarrollo de este postgrado y los trabajos de campo y gabinete.

Agradezco también a los profesores del Instituto de Entomología que me ayudaron durante el desarrollo de los cursos y me orientaron durante todo este proceso. Especialmente agradezco al profesor Antonio Rivera y profesora Maureen Murúa quienes con sus valiosos comentarios permitieron mejorar este trabajo

Particularmente agradezco a geobiota consultores por darme el tiempo y facilidades de desarrollar mis estudios y trabajo de tesis.

Por último y no menos importante, agradezco a SQM S.A. por permitir utilizar los datos del Programa de Apoyo al Control Fitosanitario en la Pampa del Tamarugal que se enmarcan en el proyecto Pampa Hermosa.

ÍNDICE

RESUMEN	7
I. INTRODUCCIÓN.....	8
II. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	15
III. HIPÓTESIS	17
IV. OBJETIVOS	18
V. METODOLOGÍA	19
VI. RESULTADOS	25
VII. DISCUSIÓN	29
VIII. CONCLUSIONES	35
IX. REFERENCIAS.....	36

RESUMEN

En términos generales, los bosques ofrecen una mejor calidad de hábitat para la fauna silvestre que las plantaciones. Por otra parte, estudios realizados sobre insectos sugieren que bosques y plantaciones proveen un hábitat adecuado para muchas especies. Uno de los grupos de insectos comunes de observar en formaciones arborescentes son las abejas. En este escenario, es probable esperar una mayor abundancia de abejas en bosques naturales que en plantaciones. Adicionalmente, las abejas buscan su alimento muy cerca de donde nidifican y su actividad de forrajeo depende de la abundancia y dispersión de las plantas desde donde obtienen alimento. Considerando que el tamaño corporal de las abejas ha sido utilizado como un estimador de distancias de vuelos de forrajeo, es posible esperar diferencias en los tamaños corporales entre poblaciones que nidifican y forrajean en ambientes contrastantes, en cuanto a la oferta de recurso. La Pampa del Tamarugal de Chile se presenta como un escenario propicio para estudiar la variación en la abundancia y en el tamaño corporal de una especie de abeja, *Centris tamarugalis*, en dos formaciones arborescentes ecológicamente contrastantes, las cuales están separadas por cerca de 35 kilómetros de desierto: un remanente de un bosque natural de tamarugos, con baja densidad arbórea y alta dispersión de árboles (sector Llamara), y una plantación de tamarugos, cuya densidad de árboles es mayor y la distancia entre ellos es menor (sector Pintados-Bellavista), en comparación con el remanente natural. En este estudio se comparó la abundancia de *C. tamarugalis*, y sus tamaños corporales, entre ambas formaciones arborescentes. Adicionalmente, se evaluó la incidencia de las variables meteorológicas y del estado de los tamarugos, sobre la abundancia de *C. tamarugalis* en ambos sectores. Los principales resultados muestran que no existe diferencia en la abundancia de *C. tamarugalis* entre ambos sectores. Esto puede ser debido principalmente a una combinación de efectos vinculados con la oferta de recursos y la disponibilidad de sitios de nidificación. Además, las abejas del sector de Llamara son significativamente más grandes que las abejas de Pintados-Bellavista. Esto se puede explicar por la alta fragmentación y una mayor diversidad floral en el sector de Llamara. La humedad relativa fue la única variable meteorológica que presentó un efecto significativo sobre la abundancia, lo que puede explicarse principalmente por las características del ambiente. Por último, se detectó un efecto positivo del porcentaje de copa verde de los tamarugos sobre la abundancia de las abejas, pero no ocurrió lo mismo con el vigor del árbol. Es probable que la copa verde este ocultando el efecto del vigor, debido a que ambas variables presentan una asociación en cuanto a la floración.

I. INTRODUCCIÓN

1. Efectos de las plantaciones forestales sobre la biodiversidad

La fragmentación de los bosques y el deterioro del hábitat producto de la expansión humana y su acción como agente modificador del paisaje mediante la intensificación de la agricultura y silvicultura, son las principales causas de pérdida de la biodiversidad (Simonetti et al. 2012, Bonilla-Bedoya et al. 2014). Respecto de la silvicultura, se ha planteado que el constante incremento de las plantaciones forestales debido a la demanda por los productos derivados de la madera aumenta la amenaza hacia los sistemas naturales (Brockhoff et al. 2008, Paquette & Mesier 2010, Meynard et al. 2014). Sin embargo, existe un importante debate en cuanto al efecto de las plantaciones forestales sobre la biodiversidad (Brockhoff et al. 2008, Gómez-Aparicio 2009). Por una parte, persiste la idea de que las plantaciones son “desiertos verdes”, presentando un ambiente muy empobrecido en comparación a los ecosistemas originales (Carrere 2004, Bremer & Farley 2010, Simonetti et al. 2012). Por otra parte, de manera creciente numerosos estudios demuestran que las plantaciones pueden tener un rol importante en la conservación de la biodiversidad (Estades & Temple 1999, Lindenmayer et al. 2003, Brockhoff et al. 2008, Paquette & Messier 2010, Meynard et al. 2014). Al respecto, se ha planteado que la biodiversidad se ve aumentada en plantaciones de especies nativas, plantaciones mixtas de especies nativas y exóticas y plantaciones de especies de hojas en comparación con plantaciones de coníferas (Brockhoff et al. 2008, Bremer & Farley 2010). Además, influye el tipo vegetación del ambiente que estas plantaciones reemplazan; si son ambientes empobrecidos como áreas agrícolas con escasa vegetación nativa, la biodiversidad será mayor en las plantaciones que rodean a estos ambientes (Felton et al. 2010). Así, existen evidencias que indican que las plantaciones sí presentan un ambiente adecuado para ciertas especies, e incluso, pueden originar ecosistemas nuevos que no han sido registrados previamente (Hobbs et al. 2006, Lindenmayer 2012). Estos nuevos ecosistemas son importantes porque pueden proporcionar hábitats para especies que se encuentran en declinación (Lindenmayer 2012), en forma complementaria a la conservación en áreas protegidas (Simonetti et al. 2012). Al respecto, se ha planteado que la abundancia de diversas especies pertenecientes a vertebrados e invertebrados puede ser mayor al interior de las plantaciones en comparación con los bosques forestales, incluyendo especies de insectos, pero dependiendo de las especies estudiadas los resultados varían (Bustamante-Sánchez et al. 2004, Pawson et al. 2010).

2. Fauna en plantaciones forestales

En general, los bosques naturales ofrecen una mejor calidad de hábitat para la fauna silvestre que las plantaciones (Lindenmayer et al. 2003). Sin embargo, esta diferencia se debe principalmente a la intensidad de manejo y al grado del cual la plantación se desvía de la composición y estructura del bosque original en la misma área en donde se ubica la plantación (Borckerhoff et al. 2008). Por ejemplo, plantaciones exóticas industriales con fines de extracción rápida de la madera, presentan una gran intensidad en el manejo y un menor valor para la conservación en comparación con áreas de bosques naturales o semi-naturales dedicados a la extracción de madera pero con una baja intensidad y diferentes método de cosecha (Simonetti et al. 2012). La riqueza y composición de especies animales, así como su grado de especialización trófica, varía en las plantaciones en comparación con bosques naturales. Por ejemplo, en plantaciones de pino, se ha encontrado que la riqueza de micromamíferos es menor en comparación con bosques nativos (Muñoz & Murúa 1989, Saavedra & Simonetti 2005). Por otra parte, la abundancia de micromamíferos al interior de las plantaciones es mayor en comparación con el bosque nativo, aunque no todas las especies responden de la misma forma (Saavedra & Simonetti 2005). Sin embargo, existe aún poca información sobre los cambios en la biodiversidad dentro de sistemas de plantaciones de especies nativas y sus efectos sobre la fauna de vertebrados e invertebrados (Fuller et al. 2008, Pawson et al. 2008, Ogai & Kenta 2016).

Estudios realizados sobre insectos en plantaciones forestales sugieren que este tipo de ambientes proveen un hábitat adecuado para muchas especies, incluso para especies poco comunes y con problemas de conservación (e.g. Pawson et al. 2008, Estados et al. 2012). Existen estudios que indican que ciertas especies son más abundantes en las plantaciones con respecto a los bosques nativos, pero esto puede variar según el grupo al que pertenecen, al igual que la riqueza de especies (Bustamante-Sánchez et al. 2004, Pawson et al. 2010). Sin embargo, gran parte de los estudios se han llevado a cabo solo en plantaciones de especies exóticas de los generos *Pinus* y *Eucalyptus* (Lindenmayer et al. 2003, Brockerhoff et al. 2008, Fuller et al. 2008, Pawson et al. 2008; 2010, Estados et al. 2012). Debido a la escasez de información, es necesario investigar qué sucede en sistemas de plantaciones con especies nativas, en particular los efectos del manejo forestal y la presencia de sotobosque al interior de las plantaciones.

3. Tamaño corporal y actividad de forrajeo en abejas

En algunas especies solitarias se ha observado que la duración promedio de la conducta de forrajeo en las flores aumenta si la distancia al recurso es mayor a 100 m, lo cual no implica una mayor cantidad de polen colectado, pero si una mayor frecuencia o extensión del tiempo de búsqueda de néctar para suplir el mayor gasto energético (Zurbuchen et al. 2010a). Por otra parte, se ha planteado que la duración de los vuelos de forrajeo aumenta conforme disminuye la abundancia de las plantas de las que las abejas obtienen alimento (Gathmann & Tscharrntke 2002, Ohashi & Yahara 2002), así como también la distancia de los vuelos de forrajeo aumenta cuando las plantas se encuentran dispersas y en baja densidad, en comparación con ambientes con una mayor densidad de plantas (Zurbuchen et al. 2010a). La distancia de forrajeo entre las zonas de nidificación y la fuente de alimento es crucial para preservar las poblaciones de especies que se encuentran con problemas de conservación. Al respecto, estudios sobre la distancia de forrajeo de abejas (i.e. distancia entre los nidos y la fuente de recursos) sugieren que las especies de pequeño tamaño presentan una distancia máxima de forrajeo de 100 a 200 m, mientras que las abejas de gran tamaño pueden llegar hasta los 1.100 m (Zurbuchen et al. 2010b). Complementariamente, se ha informado que abejas más pequeñas tienen una capacidad de vuelo limitada en comparación con las abejas más grandes (Greenleaf et al. 2007). En abejas solitarias, la máxima distancia de forrajeo informada es de 6.040 m para la especie *Xylocopa flavorufa* (Pasquet et al. 2008). Sin embargo, se ha descrito que dentro de una población, la capacidad de realizar vuelos largos puede variar a nivel individual (Keil et al. 2001). En tal sentido, la proporción de individuos que alcanzan con éxito los recursos que se ubican a largas distancias de las zonas de nidificación es relativamente bajo, mientras que los individuos que alcanzan los recursos ubicados a distancias cortas es alto (Keil et al. 2001, Zurbuchen et al. 2010b). Este antecedente permite sugerir que las abejas nativas forrajean muy cerca de donde nidifican (Zurbuchen et al. 2010b), lo cual ha sido demostrado también en otros estudios de abejas solitarias (Revisión en Wcislo & Cane 1996).

El tamaño corporal ha sido considerado como una adaptación a la actividad de forrajeo (Roubik & Ackerman 1987) y ha sido utilizado como un estimador de distancias de vuelos de forrajeo, ya que las distancias de forrajeo disminuyen significativamente con el tamaño corporal (Gathmann & Tscharrntke 2002, Greenleaf et al. 2007, Ricketts et al. 2008). Considerando que la evidencia descrita previamente indica que las abejas buscan su alimento muy cerca de donde nidifican y que la actividad de forrajeo depende de la abundancia y dispersión de las plantas desde donde obtienen alimento, es posible esperar diferencias en los tamaños corporales entre poblaciones que nidifican y forrajean en ambientes contrastantes en cuanto a la oferta de recurso. Al respecto, en *Centris pallida* se

estudiaron dos poblaciones que nidifican en sectores separados por 90 km aproximadamente, en Arizona (USA). Se observaron diferencias significativas en los tamaños corporales entre las hembras de ambas poblaciones (Alcock 1979). Aunque Alcock et al. (1979) no proponen una explicación para esta diferencia, es altamente probable que las poblaciones de abejas que están separadas visiten especies vegetales distintas, que producen polen con diferente contenido de proteínas. Estas moléculas son relevantes para el crecimiento y sobrevivencia de las larvas, y un mayor consumo por parte de éstas tiene por consecuencia adultos de mayor talla corporal (Roulston et al. 2000, Roulston & Cane 2002, Weiner et al. 2010). Adicionalmente, en el abejorro *Bombus dahlbomii* se encontró que el tamaño corporal y el largo alar de los individuos que forrajearan en plantas dispersas de un paisaje fragmentado del bosque Maulino (Chile), fue mayor que en aquellos individuos que se encontraban en el bosque continuo donde las plantas están más cercas unas de otras (Murúa et al. 2011). Se propuso como explicación para tales diferencias que los abejorros en los ambientes fragmentados necesitarían volar largas distancias para adquirir recursos alimenticios, en comparación con aquellos que habitan el bosque continuo (Murúa et al. 2011).

4. Variables abióticas, visitas florales y abundancia de abejas

Las condiciones climáticas influyen en las comunidades o poblaciones de abejas de diferentes maneras (Polatto et al. 2014, Forrest 2016, Rafferty 2017). Cambios en los patrones del clima pueden generar cambios en los recursos florales, desequilibrios en los ciclos fenológicos de las plantas y sus polinizadores y cambios en los patrones de forrajeo de las abejas (Bartomeus 2011, Straka et al. 2014, Phillips et al. 2018, Kammerer et al. 2021). Por ejemplo, en praderas montañosas se ha documentado que cambios en el clima pueden alterar la abundancia y el tiempo de floración, lo que se asocia positivamente con la abundancia interanual de abejas (Aldridge et al. 2011, Ogilvie et al. 2017). Los principales factores abióticos que afectan la actividad de vuelo de las abejas y las visitas florales son la temperatura, intensidad de luz o radiación, humedad relativa y velocidad del viento (Wang et al. 2009, Polatto et al. 2014, Ruiz 2014).

La temperatura ambiental es una de principales variables abióticas que restringe la actividad de vuelo, en cuanto a los horarios en que se realizan y/o la duración de los mismos. Por ejemplo, se ha reportado en algunas especies que el rango de temperatura ambiental en que las abejas efectúan vuelos de forrajeo varía desde los 5°C a sobre los 40°C, pero la actividad máxima de vuelo no ocurre a las mismas temperaturas en todas las especies (Harrison & Fewell 2002, Rader et al. 2013.). Dicha variación puede ser explicada dada la existencia de especies que por capacidad metabólica y/o regulación térmica, están más o

menos restringidas por la temperatura ambiental (Heinrich & Heinrich 1983, Unwin & Corbet 1984, Roberts & Harrison 1999, Harrison & Fewell 2002). Considerando que las abejas necesitan una temperatura torácica mínima para volar y evitar el sobrecalentamiento durante el vuelo, la actividad de forrajeo está determinada por restricciones térmicas (Willmer 1983). A su vez, las capacidades termo-regulatorias de las abejas pueden estar asociadas con el tamaño del cuerpo (Stone & Willmer 1989, Bishop & Armbruster 1999).

Por otra parte, la actividad de abejas o insectos de otros grupos taxonómicos puede verse afectada negativamente cuando están expuestos a muy altas temperaturas que les pueden provocar un estrés térmico u ocasionar la muerte por deshidratación (Bishop & Ambruster 2009, Polatto et al. 2014, Sunday et al. 2014). Años calurosos pueden afectar negativamente la abundancia de abejas al año siguiente (Kammerer et al. 2021), por lo que temperaturas superiores podrían llevar a un cese del vuelo o a la búsqueda de microclimas con menor temperatura. Adicionalmente, se ha demostrado que cuando las temperaturas son muy altas, la actividad de forrajeo disminuye en el abejorro *Bombus terrestris* (Kwon & Saeed 2003). Estos cambios en la conducta producido por las altas temperaturas reducirían las cantidades de polen y néctar colectado por las abejas hembras para alimentar a sus larvas, lo cual deriva en una baja productividad (Kammerer et al. 2021).

Adicionalmente, se ha planteado que los efectos de la temperatura sobre la abundancia de las abejas varía entre las especies, lo que podría indicar que ciertos grupos de abejas son más propensas a modificar su fenología con cambios en la temperatura (Kammerer et al. 2021). Por ejemplo, se ha planteado para algunas especies que la temperatura durante la primavera parece no afectar la abundancia de abejas pero si la riqueza de especies (Kammerer et al. 2021). Un estudio realizado en dos localidades de Chile central (Región de Valparaíso), mostró una correlación negativa estadísticamente significativa entre la riqueza específica de un conjunto de abejas nativas visitantes de *Loasa tricolor* y la humedad relativa del ambiente, pero no se encontró correlación con la temperatura (González-Céspedes et al. 2019).

Respecto de la humedad relativa, esta variable puede tener efectos sobre la actividad de forrajeo de las abejas (Polatto et al. 2014). Se ha reportado una relación negativa entre la frecuencia de visitas florales de distintas especies de abejas y la humedad relativa (Wang et al. 2009). Alves et al. (2015) observaron que con valores de humedad relativa superiores al 81% la actividad de forrajeo de abejas melíferas se interrumpió por completo. Sin embargo, también se ha informado una ausencia de efecto significativo de la humedad ambiental sobre la frecuencia de visitas florales (González et al. 2006). En relación

con la intensidad lumínica, se ha reportado una correlación positiva y estadísticamente significativa con la frecuencia de visitas florales de distintas especies de abejas (Wang et al. 2009).

En cuanto a la cobertura forestal y su relación con la riqueza y abundancia de abejas, algunos estudios han descrito que una elevada cobertura forestal, o bosques más densos con una copa amplia, tendrán un efecto desfavorable para la persistencia de abejas (Hanula et al. 2015, Eckert et al. 2021). No obstante, estos efectos han sido descritos para bosques de coníferas, los cuales con el aumento de la edad tienden a ser menos favorables para el desarrollo del sotobosque y por lo tanto de las especies que sirven de alimento para las abejas (Eckert et al. 2021). Por otra parte, una mayor copa verde y vigor de los árboles, indicaría un mejor estado sanitario y fisiológico de los árboles, lo que tendría un efecto positivo sobre la cantidad de flores y la prolongación de la floración y por lo tanto una mayor abundancia de polinizadores (Neumüller et al. 2021).

5. *Centris tamarugalis* y su relación con el bosque de tamarugos.

El bosque de tamarugos es uno de los ecosistemas boscosos más conspicuos en el norte grande de Chile. Corresponde a un bosque tropical espinoso, abierto y dominado en el dosel superior por tamarugo, de hasta 20 m de altura, algarrobo y algarrobo blanco, dependiente exclusivamente de los niveles de agua freática (Luebert & Pliscoff 2006). Originalmente, este bosque cubría gran parte de la Pampa del Tamarugal (19° 30' 22" S, Región de Tarapacá, Chile). Sin embargo, durante la segunda mitad del siglo XIX y principios de XX, la intensa actividad salitrera desarrollada en la región conllevó a su inminente declive debido principalmente a su intensa explotación como fuente de energía o de materiales de construcción. Actualmente, en Chile los últimos bosques originales (2.400 ha) y plantaciones (18.113 ha) de tamarugo se encuentran protegidos dentro de la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal (102.264 ha) donde además se encuentra 1.950 ha de algarrobo chileno y 420 ha de plantaciones mixtas. Se pueden definir dos sectores principales: el sector de Pintados – Bellavista, el cual es una plantación de tamarugo y algarrobo blanco principalmente, y el sector de Llamara que es un remanente natural del bosque original de tamarugo, el cual presenta una baja densidad de árboles en comparación con el sector de Pintados – Bellavista (Carevic et al. 2012). También existe una población al sur de Toconao en la Región de Antofagasta, la cual presenta características fenológicas distintas a la población de la Pampa del Tamarugal (Chiappa et al. 1997). El tamarugo es una especie que depende exclusivamente de los insectos para su polinización y se ha propuesto que ésta podría ser realizada por unas 10 especies de insectos de distintos órdenes (Chiappa et al. 1997).

La abeja solitaria *Centris mixta tamarugalis* (Toro & Chiappa 1989), más recientemente reconocida como *C. tamarugalis* (Moure & Melo 2022), es una especie nativa que se distribuye en las regiones de Tarapacá y Antofagasta. Es abundante en la Pampa del Tamarugal y se ha descrito una asociación floral con el tamarugo (*P. tamarugalis*), algarrobo blanco (*P. alba*) y la especie *Caesalpinia aphylla* (Vivallo et al. 2003), siendo un efectivo polinizador del género *Prosopis* (Chiappa et al. 1997). A pesar de su abundancia local, *C. tamarugalis* se encuentra clasificada en categoría Vulnerable según la Resolución de Clasificación de Especies en Chile (MMA 2018). Nidifica en agregados, en zonas desérticas abiertas y arenosas, en terrenos levemente compactados y de baja humedad (Toro et al. 1991) y también en suelo entre los árboles (Chiappa & Toro 1994). Cada nido consiste en un túnel oblicuo con un solo orificio de entrada, y un pequeño montículo lateral de arena formado por la excavación de las hembras, nido que permanece abierto durante el abastecimiento de las celdillas y es cerrado por las hembras cuando termina el proceso de abastecimiento (Chiappa & Toro 1994). Al final del túnel suele encontrarse las celdillas que pueden variar entre 4 y 8 unidades (Chiappa & Toro 1994). Al parecer, esta especie reutilizaría los sitios de nidificación, conducta que podría deberse a la limitada disponibilidad de fuentes de alimentación, poca disponibilidad de sustrato óptimo y la alta cantidad de parásitos que se puede encontrar en la Pampa del Tamarugal (Chiappa & Toro 1994).

El ciclo biológico de la especie es anual; los adultos están presentes entre los meses de septiembre y noviembre, siendo los meses de septiembre y octubre donde se encuentran las mayores abundancias (Toro et al. 1991, Chiappa & Toro 1994). Estos meses coinciden con la floración principal de las especies arbóreas y arbustivas que se encuentran en la Pampa del Tamarugal. Las hembras adultas emergen a principios de septiembre aprovechando la floración de los tamarugos, durante los meses de septiembre – noviembre se dedican a construir los nidos y a coleccionar néctar y polen para alimentar a las larvas. No existe evidencia de que los adultos pasen por un estado diapáusico. Sin embargo, Chiappa & Toro (1994) proponen que la diapausa ocurre en estado larval completamente desarrollado a la espera de los recursos que ofrecen los tamarugos durante la primavera. Esto debido principalmente a que la dormancia en estado de huevo o larva no desarrollada se hace imposible debido a la fácil fermentación de la mezcla de néctar y polen. Por otra parte, la diapausa en estado de pupa o adulto tampoco parece ser ventajoso por razones energéticas (Chiappa & Toro 1994).

II. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

De acuerdo con los antecedentes expuestos previamente, en las plantaciones forestales existe menor abundancia de insectos que en bosques naturales. Junto con esto, en los bosques con mayor densidad de vegetación y sotobosque existe mayor abundancia de insectos en comparación con los bosques con una menor densidad. La Reserva Nacional Pampa del Tamarugal, mantiene una de las últimas formaciones arborescentes de *Prosopis tamarugo* en el norte de Chile, esta se divide en dos sectores principales de los cuales uno corresponde principalmente a plantaciones de *P. tamarugo*, mientras que el otro sector es un remanente natural de *P. tamarugo*. La plantación fue desarrollada durante la década de 1960 y fue abandonada posteriormente durante los años 70, y ha sido utilizada de forma parcial y a baja escala con fines ganaderos y madereros (carbón), en base a planes de manejo forestal. La densidad de árboles en la plantación es mayor en comparación con el remanente natural, además el tipo de sustrato es diferente, lo que permite un desarrollo de vegetación acompañante distinta en ambos sectores. En este sistema, el principal polinizador del tamarugo es la abeja *Centris tamarugalis*, la cual realiza su temporada de vuelo durante la primavera, entre los meses de septiembre y diciembre. Considerando estas características, las dos formaciones arborescentes de la Pampa del tamarugal son ecológicamente contrastantes y cabe preguntarse en cuál ellas de existe mayor abundancia relativa de abejas de *C. tamarugalis* visitando los tamarugos.

Por otra parte, dado que existen estudios que muestran diferencias en las capacidades de vuelo de las abejas, dependiendo la densidad y/o dispersión de las plantas desde las que las abejas obtienen su alimento, y que el tamaño corporal de las abejas se correlaciona positivamente con la distancia de forrajeo, resulta interesante preguntarse si existe o no diferencia entre el tamaño corporal de las abejas de *C. tamarugalis* que forrajean en tamarugos de la plantación (con mayor densidad y menor dispersión de árboles) y del bosque natural (con menor densidad y mayor dispersión de árboles).

Por último, aunque existe evidencia respecto de la incidencia de variables abióticas sobre la abundancia y visitas florales de las abejas de diferentes especies, éstas responden de manera distinta en cuanto a sus horarios de actividad dependiendo, entre otras variables, de sus tamaños corporales. Por otra parte, variables bióticas de las plantas también inciden en las visitas florales de las abejas, como la abundancia y características de las flores y la oferta de recursos (polen y néctar, entre otros), sin embargo, atributos del individuo vegetal en su conjunto han sido menos estudiados. Considerando lo anterior, la pregunta que surge es si atributos de *P. tamarugo*, como su vigor y la cobertura de copa verde, así como las variables meteorológicas existentes en los sectores donde éstos se

encuentran, como la temperatura, humedad relativa y radiación solar, inciden en la abundancia de *C. tamarugalis* que habitan en la Pampa del Tamarugal.

Preguntas de investigación

- 1 ¿La abundancia de *C. tamarugalis* será diferente entre la plantación de tamarugos y el remanente natural debido a las diferencias de densidad de tamarugos?
- 2 ¿Existe diferencia en el tamaño corporal de *C. tamarugalis*, entre las que forrajeen en tamarugos de la plantación y aquellas que lo hacen en el remanente de bosque natural?
- 3 ¿Qué atributos de *Prosopis tamarugo* (vigor y cobertura de copa verde), y variables abióticas (temperatura, humedad relativa y radiación solar) inciden en la abundancia de *C. tamarugalis*?

III. HIPÓTESIS

H1. Las formaciones arborescentes de *Prosopis tamarugo* con distinto origen (remanente natural o plantación) y densidad de árboles, influyen de manera diferencial sobre la abundancia y tamaño corporal de *Centris tamarugalis* que habitan en la Pampa del Tamarugal.

En consecuencia, se espera que:

- a) Debido a la mayor densidad de *P. tamarugo* en el sector de la plantación, la abundancia relativa de machos y hembras de *C. tamarugalis* será mayor que en el remanente natural.
- b) Dado que el recurso alimenticio en el sector de Llamara se encuentra más disperso, el tamaño corporal de hembras y machos de *C. tamarugalis* colectadas en Llamara será mayor que en las abejas colectadas en la plantación.

H2. Las características bióticas de *P. tamarugo* así como las variables meteorológicas existentes en los sectores donde éstos se encuentran, inciden en la abundancia de *C. tamarugalis* que habitan en la Pampa del Tamarugal. En consecuencia, se espera que:

- a) La cobertura de copa verde y el vigor de *P. tamarugo* se asocie positivamente con la abundancia de *C. tamarugalis*, tanto en la plantación como en el remanente natural de *P. tamarugo*.
- b) La temperatura y la radiación solar se asocie positivamente, y la humedad relativa se asocie negativamente, con la abundancia de *C. tamarugalis*, tanto en la plantación como en el remanente natural de *P. tamarugo*.

IV. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la incidencia de una plantación y un remanente natural de *Prosopis tamarugo* sobre la abundancia y tamaño corporal de *Centris tamarugalis*, así como el efecto de variables bióticas de los tamarugos y abióticas de la Pampa del Tamarugal, en la abundancia de esta especie de abeja.

Objetivos específicos

1. Comparar la abundancia de *C. tamarugalis* entre dos sectores con distinta densidad y origen (plantación y remanente natural) de *P. tamarugo*.
2. Comparar los tamaños corporales de *C. tamarugalis* en dos sectores con distinta densidad y dispersión de *P. tamarugo*.
3. Determinar si existe asociación de la cobertura de la copa verde y del vigor de *P. tamarugo* con la abundancia de *C. tamarugalis* en dos sectores de la Pampa del Tamarugal.
4. Determinar si existe asociación de las variables meteorológicas temperatura, humedad relativa y radiación, con la abundancia de *C. tamarugalis* en la Pampa del Tamarugal.

V. METODOLOGÍA

1. Área de estudio

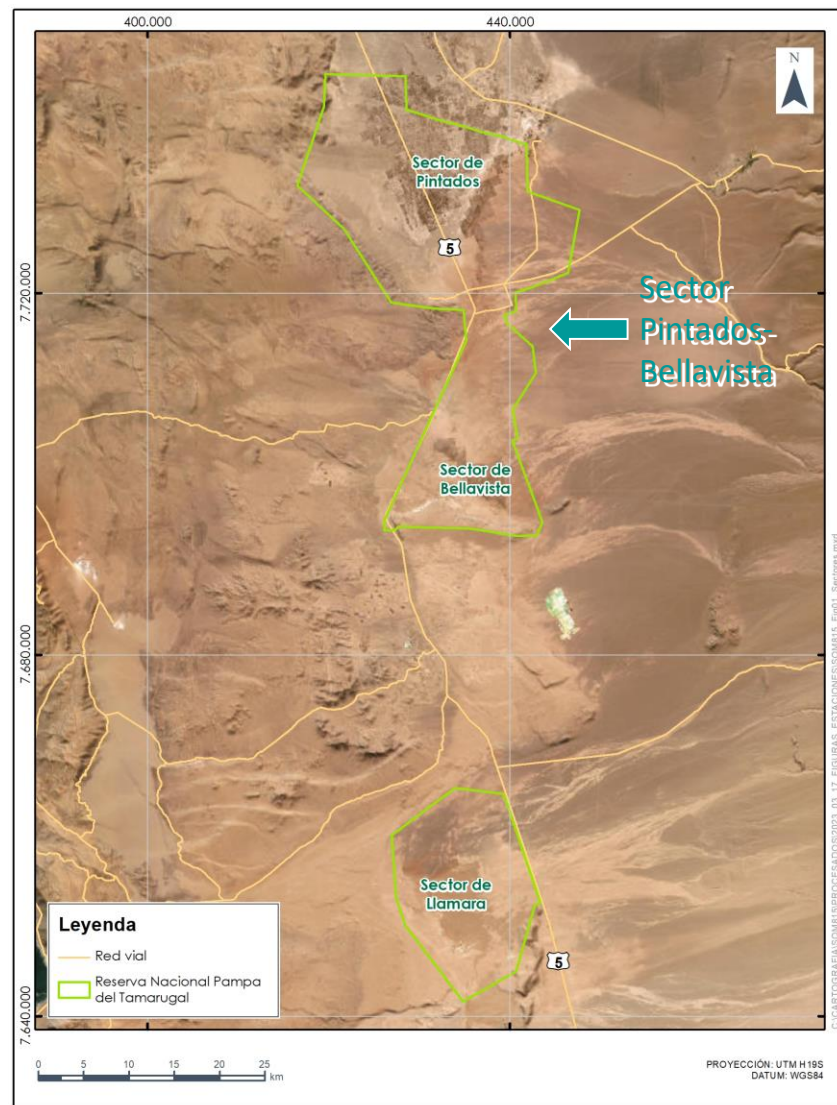
El área de estudio se localiza en la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal (RNPT) en la Región de Tarapacá. La Reserva fue creada a través del D.S. N°207 del Ministerio de Agricultura el 18 de diciembre de 1987. Fue ampliada el año 1994 por medio del D.S. N°310 del año 1994, y finalmente vuelta a ampliar por medio del D.S. N°9 del año 2013, incorporando el Salar de Llamara. Actualmente cuenta con una superficie de 134.000 ha. La RNPT se encuentra en la Depresión Intermedia y se caracteriza por una extensa llanura de materiales depositados por los procesos de erosión. Esta área posee numerosos salares que alguna vez fueron grandes lagos interiores, con importantes concentraciones de cloruros y otras sales (CONAF 2013). El área posee un clima que corresponde a la sub-región del desierto absoluto, con una temperatura media de 17,9 °C y temperaturas de alrededor de 30°C durante el día y de 0°C durante la noche, alcanzado máximas durante el día de 32°C entre las 12 y 17 hs (Chiappa et al. 1997, Lanino 2004). Las precipitaciones promedio son de 2,1 mm al año (Di Castri & Hajek 1976, Gajardo 1994) y la humedad relativa puede variar entre un 15% durante el día y un 80% durante la noche (Chiappa et al. 1997).

La RNPT se encuentra en la zona de Desierto Absoluto, la que se caracteriza por presentar condiciones limitantes y adversas para el desarrollo de la vegetación. Sin embargo, en algunos lugares el nivel de las aguas subterráneas, producto de las precipitaciones que caen en las partes altas del territorio y que fluyen hacia el oeste, se encuentra lo suficientemente cerca de la superficie para permitir el desarrollo de algunas especies vegetales (CONAF 2013). La vegetación predominante corresponde a plantaciones de tamarugo (*Prosopis tamarugo*) y algarrobo blanco (*Prosopis alba*), aunque también se pueden encontrar individuos de algarrobo chileno (*Prosopis chilensis*), fortuna (*Prosopis strombulifera*) y churqui (*Prosopis burkartii*). Otros representantes de la vegetación del sector son: *Caesalpinia aphylla*, *Tagetes glandulosa*, *Atriplex atacamensis*, *Tessaria absinthioides*, *Euphorbia tarapacana*, *Cressa cretica* y *Distichlis spicata* (Gajardo 1994, Chiappa et al. 1997). La vegetación presente en el área de prospección de la RNPT corresponde a formaciones arborescentes naturales de Tamarugo, Tamarugo-Retama, plantaciones de Tamarugo y una superficie menor de plantaciones de Algarrobo (Santander et al. 2020).

2. Diseño de muestreo

Se muestreó en dos sectores la RNPT (Figura 1) claramente diferenciados en cuanto a la estructura arborescente y su composición: el primer sector de Pintados-Bellavista que abarca al Salar de Pintados y Salar de Bellavista (79.289 ha) y el segundo sector que corresponde al Salar de Llamara y se encuentra a una distancia mínima de 35 km del Salar de Pintados, ambos separados por desierto absoluto.

Figura 1. Sectores de muestreo en la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal.



En el sector de Pintados-Bellavista existe una plantación mixta de tamarugo y algarrobo blanco, con áreas bien demarcadas para cada especie. La mayor parte de la plantación está compuesta por tamarugos, con una superficie aproximada de 11.121 ha, mientras que la superficie de algarrobo es de 1.939 ha (CONAF 1997, Santander et al. 2020). Además, se encuentra la especie herbácea *Distichlis spicata* o grama salada, la cual no es visitada por abejas. El sector de Llamara contiene un remanente natural de tamarugos con una densidad baja de árboles debido a que este sector fue explotado con fines industriales (minería y carbón) principalmente durante la “época del salitre”. Tiene una superficie total de 26.499 ha y es el límite sur de la reserva (Carevic et al. 2012). Existe retama (*Caesalpinia aphylla*), especie que florece durante la temporada de invierno y primavera-verano y es utilizada por *C. tamarugalis* como recurso alimenticio al igual que los tamarugos (Toro et al. 1993).

En ambos sectores, Pintados-Bellavista y Llamara, se establecieron 9 puntos de muestreo (Figuras 2 y 3) compuestos de 5 árboles cada uno, contabilizando un total de 45 tamarugos por sector. Los puntos de muestreo se seleccionaron de forma aleatoria en ambos sectores con una separación mínima entre puntos de 600 metros en línea recta. En cada uno de los árboles seleccionados se instaló 1 tablero cromático de color amarillo de 25 x 10 cm, cuya superficie adherente permite coleccionar los insectos voladores. Cada tablero se instaló entre las 07:00 AM y 10:00 AM, se mantuvo durante 24 h continuas y posteriormente se retiró para contabilizar el número de abejas colectadas.

Figura 2. Puntos de muestreo en el sector Pintados (a) Bellavista (b).

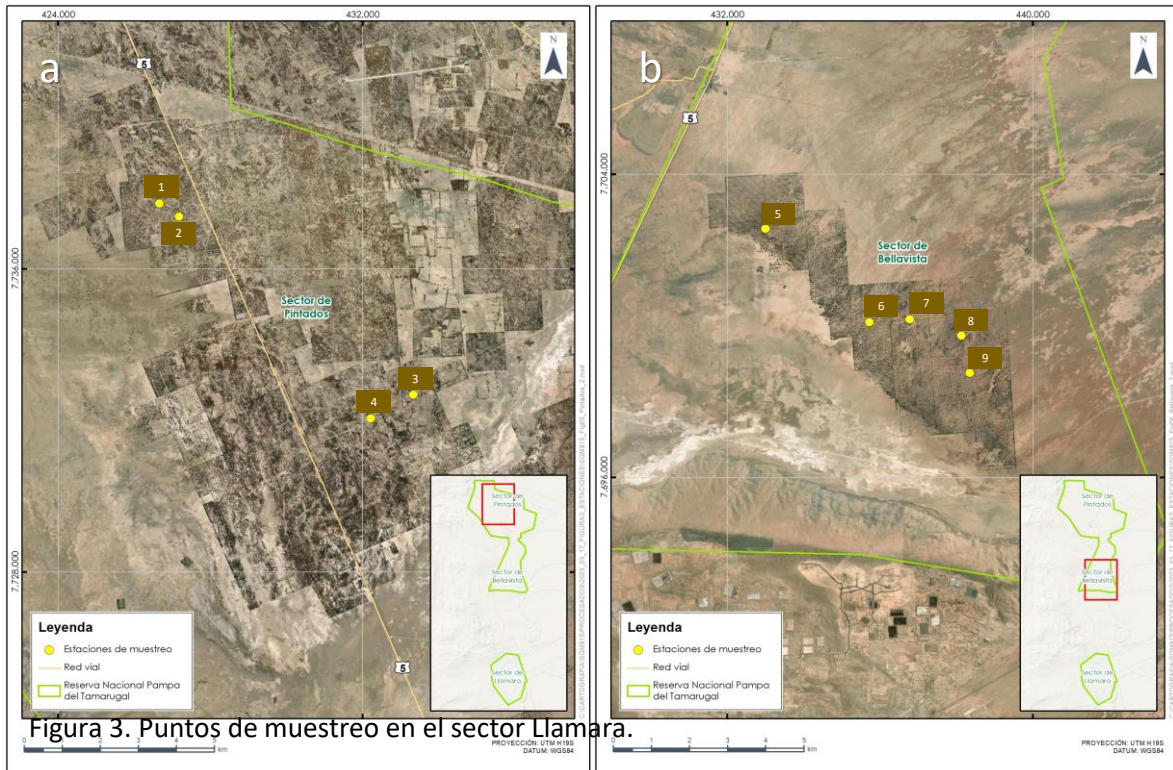
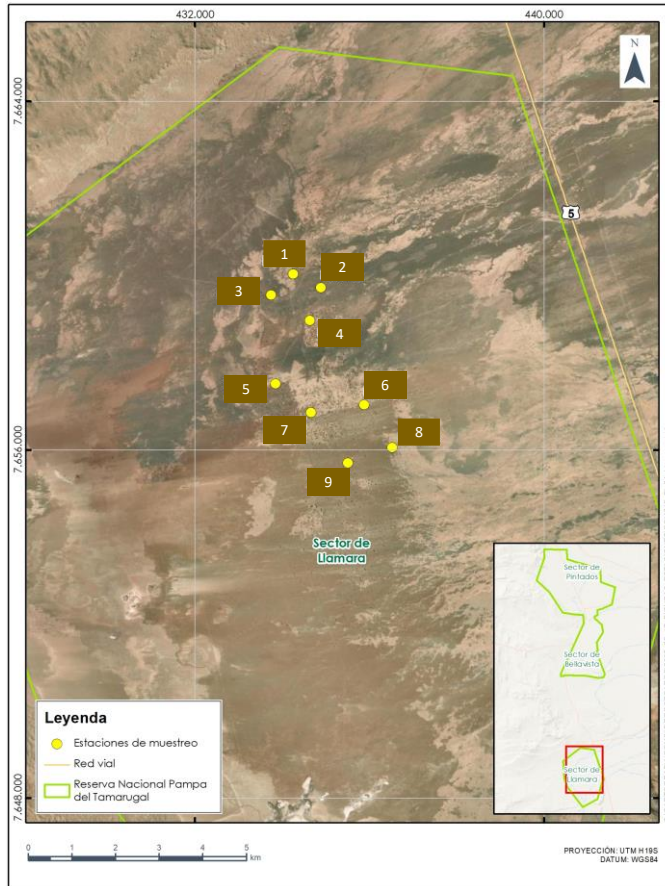


Figura 3. Puntos de muestreo en el sector Llamara.



3. Abundancia de abejas

Se contabilizó el número de abejas, machos y hembras, de *C. tamarugalis* que fueron colectadas en los tableros cromáticos de captura, durante 50 días en total, de acuerdo con la siguiente programación:

- 5 días durante octubre y 5 días durante diciembre de 2015 (N= 18; 9 en Pintados-Bellavista y 9 en Llamara).
- 5 días durante octubre y 5 días durante diciembre de 2017 (N= 18; 9 en Pintados-Bellavista y 9 en Llamara).
- 5 días durante octubre y 5 días durante diciembre de 2018 (N= 18; 9 en Pintados-Bellavista y 9 en Llamara).
- 5 días durante octubre y 5 días durante diciembre de 2019 (N= 18; 9 en Pintados-Bellavista y 9 en Llamara).
- 5 días durante octubre y 5 días durante diciembre de 2020 (N= 18; 9 en Pintados-Bellavista y 9 en Llamara).

4. Tamaños corporales

Se midió la distancia entre la bases de las alas, o distancia inter-tegular, a 30 individuos de *C. tamarugalis* (15 hembras y 15 machos) colectados tanto en el sector de Pintados-Bellavista, como en el sector de Llamara. También se midió la longitud alar, desde el punto de inserción alar en el tórax hasta el ápice alar, pues también se ha utilizado como un indicador de tamaño (Flores-Prado et al. 2008). El largo alar se midió utilizando las alas anteriores y posteriores de cada uno de los individuos (adaptado de Murúa et al. 2011). Para las mediciones se utilizó un estereoscopio de 10X acoplado a una cámara digital con un programa de medición para la lupa.

5. Variables meteorológicas y estado de los tamarugos

Se obtuvieron los datos de las variables meteorológicas durante el mes de octubre de los años mencionados anteriormente en el apartado 5.3. Los datos fueron obtenidos de la estación meteorológica Sur Viejo (ubicada entre ambos sectores de muestreo) perteneciente a la compañía minera SQM S.A. Los datos utilizados fueron la Temperatura máxima, mínima y media (°C); Humedad relativa máxima, mínima y media (% HR); Radiación diaria (KWH / m² día) y Evaporación (mm). Las variables que dan cuenta del estado de los tamarugos, vigor y copa verde, fueron registradas durante el desarrollo de las campañas de colecta de abejas. La variable de copa verde se categorizó en 6 niveles, sobre la base de la ausencia de hojas, y de porcentajes aproximados de cobertura de copa verde (Tabla 1). El vigor se categorizó en 5 niveles (Tabla 1): ejemplar muerto; ejemplar muy débil cuando el árbol presenta una mínima presencia de follaje verde (<5%), con predominancia de ramas secas; ejemplar débil si el árbol exhibe follaje verde en menor proporción que las ramas secas y no presenta botones florales; ejemplar normal en aquel caso en que el árbol presenta follaje verde en mayor porcentaje que ramas secas, y exhibe algunos(as) botones florales y/o flores y/o frutos, los cuales se encuentran dispersos y en baja densidad (al contabilizarlos en un área de 2m² escogida aleatoriamente en el árbol); ejemplar vigoroso si el árbol presenta predominantemente follaje verde y una gran cantidad de botones florales y/o flores y/o frutos, los que exhiben mayor densidad (al contabilizarlos en un área de 2m² escogida aleatoriamente en el árbol).

Tabla 1. Categorización de las variables de copa verde (porcentaje aproximado de cobertura) y vigor de los tamarugos

Copa verde	1	0%	Vigor	1	Ejemplar muerto
	2	<5%		2	Ejemplar muy débil
	3	5-25%		3	Ejemplar débil
	4	25-50%		4	Ejemplar normal
	5	50-75%		5	Ejemplar vigoroso
	6	75-100%			

6. Análisis de datos

Para comparar la abundancia de *C. tamarugalis* entre sectores (Pintados-Bellavista y Llamara) se realizó un diseño bifactorial mixto de medidas repetidas, incorporando los sectores como factor intra-grupos, y un factor intra-sujeto que corresponde a las medidas repetidas, que en este caso fue la abundancia de las abejas colectadas en los distintos años (Oberfeld & Franke 2013). Para evaluar la esfericidad se utilizó la prueba de esfericidad de Mauchly, la cual permite determinar si existe homogeneidad en la varianzas (Girden 1992).

Las diferencias de tamaños de *C. tamarugalis* entre sectores, fueron analizadas mediante una la prueba U de Mann-Whitney, debido a que los datos en ambos grupos presentaron distribución no normal. Para esto se comparó por separado cada una de las mediciones realizadas: distancia intertegular, largo del primer par de alas y largo del segundo par de alas.

Para evaluar los efectos de las variables meteorológicas y variables de copa verde y vigor de los tamarugos sobre la abundancia de abejas, se utilizaron Modelos Lineales Mixtos Generalizados (GLMM) con una distribución binomial negativa (log link) utilizando la función `meglm` (Forfert et al. 2017). Para evitar utilizar variables altamente correlacionadas en el modelo, se calculó la correlación entre las variables predictoras. Cuando dos variables estuvieron latamente correlacionadas ($r > 0.6$), solo se incluyó a una variable en el modelo. Se utilizó un modelo múltiple que incluye todas las variables e incorpora la abundancia de abejas obtenida mediante la captura de tableros cromáticos en 18 puntos de muestreo. Para considerar la dependencia espacial de las muestras del mismo sitio de estudio, se incluyeron el sector de estudio y los puntos de muestreo como efectos aleatorios. Las variables categóricas de vigor y copa verde de los tamarugos fueron transformadas en variable *dummy* para ser incorporadas al modelo (Wang et al. 2008). Los análisis fueron efectuados mediante el software STATA14 (StataCorp 2015) y STATISTICA v.7.1 (Statsoft 2005).

VI. RESULTADOS

1. Abundancia de *Centris tamarugalis* en dos sectores de la RNPT

En total se colectaron 1.499 individuos durante los 5 años de muestreo (2015, 2017, 2018, 2019 y 2020). En el sector de Pintados-Bellavista se colectó un total de 770 individuos, mientras que en el sector de Llamara se colectaron 729 individuos.

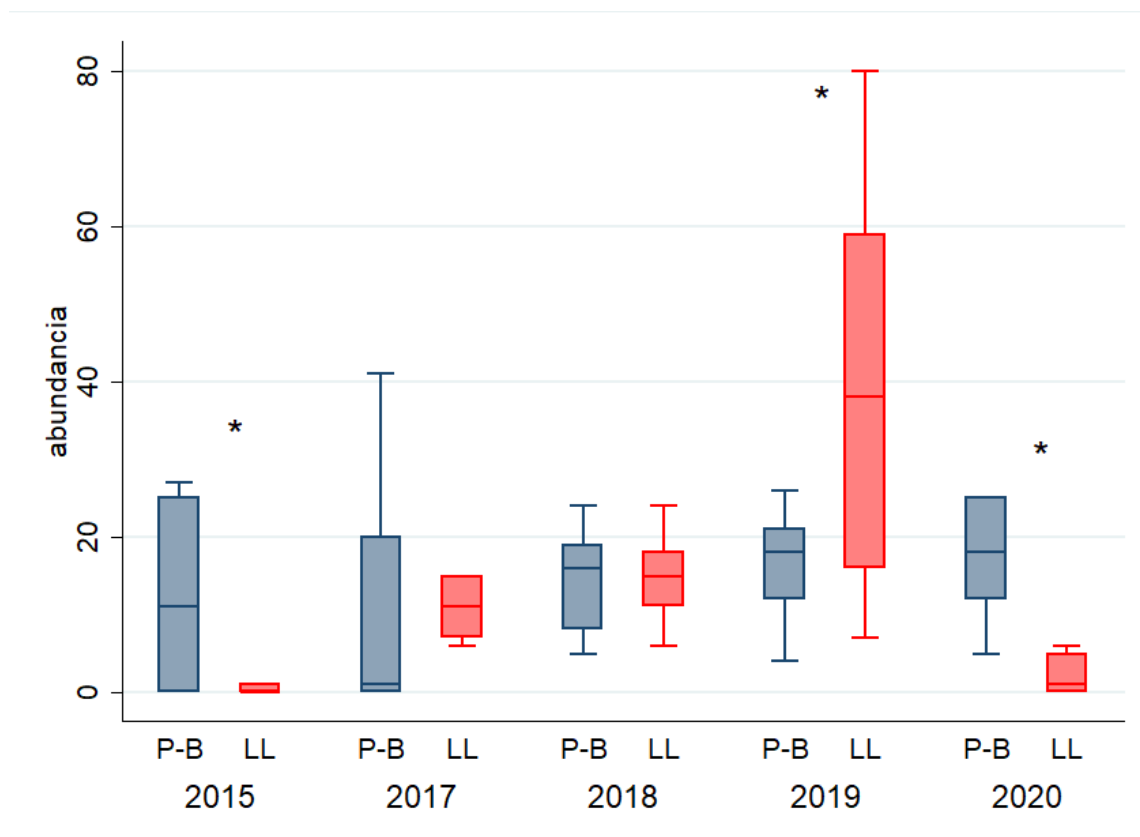
En la tabla 2 se muestran los resultados del análisis de medidas repetidas, que fue realizado debido a que se cumplió con el supuesto de esfericidad ($W = 0,703$; $df = 9$; $p = 0,828$). Los resultados indican que existen diferencias significativas en las abundancias entre años, y entre años y sectores, resultados que además se muestran en el gráfico 1.

Tabla 2. Resultados de la prueba univariada de medidas repetidas para las variable abundancia de abejas por años y sector de estudio.

	SS	D.F.	MS	F	p
AÑO	3104,16	4	776,039	2,897	0,028
AÑO*Sector	6761,27	4	1690,317	6,310	0,000
Error	17142,18	64	267,847		

Respecto al efecto de la interacción entre año y sector en la abundancia, con Test de Tukey se concluye que las diferencias se registran solo en los años 2015, 2019 y 2020 entre los sectores de Pintados-Bellavista (P-B) y Llamara (LL) ($p < 0,05$, ver Gráfico 1), siendo mayor la abundancia en la plantación durante el 2015 y 2020, y mayor en el remanente durante el 2019. En base los resultados se concluye que no hay diferencias de abundancia entre sitios que sean consistentes a lo largo de los años

Gráfico 1. Valores de abundancia de *C. tamarugalis* en los 5 años de muestreo para los sectores de Pintados-Bellavista y Llamara.



*representa diferencias significativas entre sectores para los años 2015, 2019 y 2020.

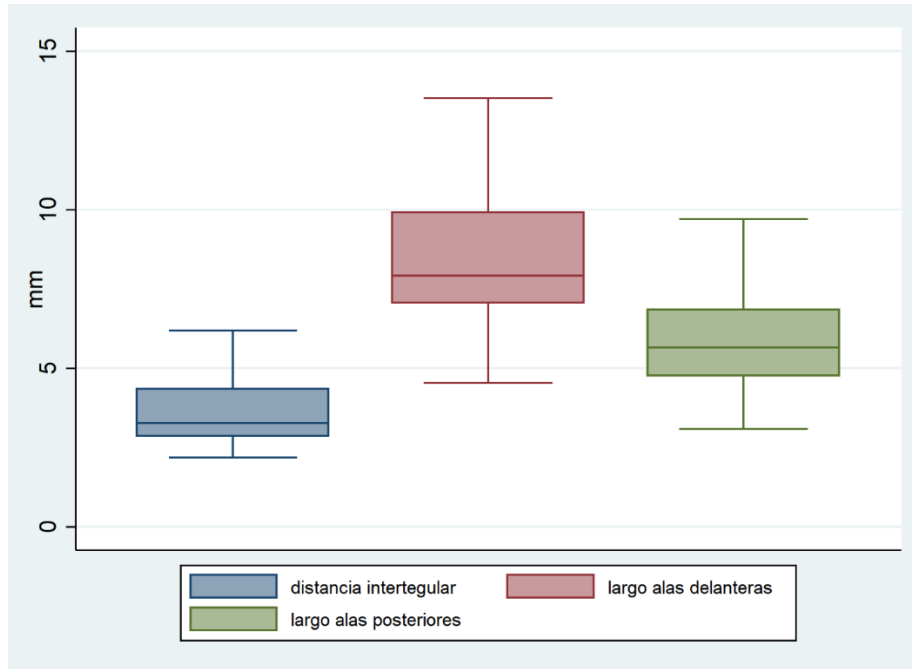
Las líneas horizontales dentro de las cajas corresponden al promedio de los rasgos morfológicos medidos, las cajas representan los valores mínimos y máximos, y las líneas verticales corresponden al valor adyacente inferior, que es la observación más lejana que está dentro del extremo inferior de la caja; y el valor adyacente superior es la observación más lejana que está dentro del extremo superior de la caja

2. Tamaños corporales de *Centris tamarugalis*

De los 30 individuos colectados en cada sector, 15 correspondieron a hembras y 15 a machos. A cada individuo se le midió la distancia intertegular y el largo del ala derecha, anterior y posterior. La distancia intertegular presentó un valor promedio de 3,775 mm \pm 1,277 mm (DS), con una distancia mínima de 2,184 mm y una máxima de 7,231 mm (Gráfico 2). El largo del ala derecha anterior presentó un promedio de 8,435 mm \pm 2,007 mm (DS), con longitud mínima de 4,537 mm y máxima de 13,524 mm (Gráfico 2). El promedio del

largo del ala derecha posterior fue de $5,886 \text{ mm} \pm 1,568 \text{ mm}$ (SD), con una longitud mínima de $3,086 \text{ mm}$ y una máxima de $10,985 \text{ mm}$ (Gráfico 2).

Gráfico 2. Boxplot de la distancia intertegular y longitud de alas derechas (anterior y posterior) para individuos de *C. tamarugalis* en la reserva RNTP.



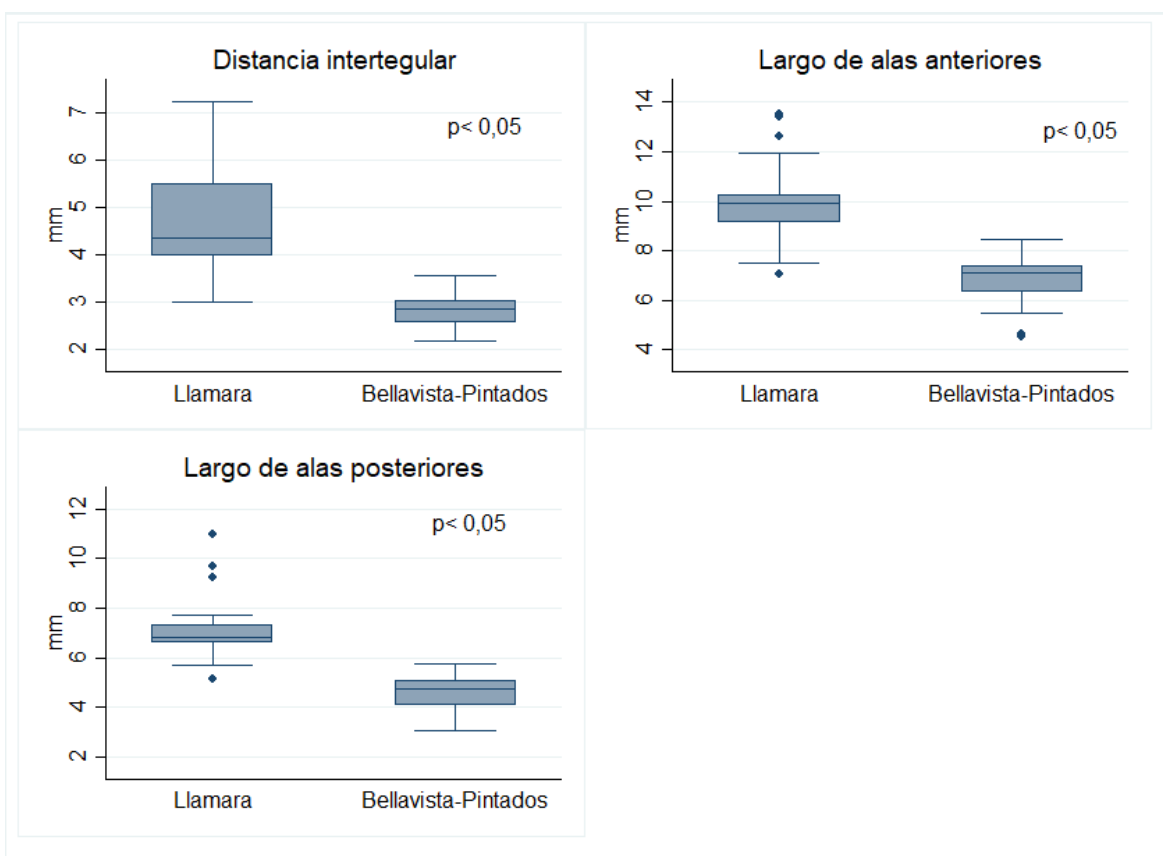
Las líneas horizontales dentro de las cajas corresponden al promedio de los rasgos morfológicos medidos, las cajas representan los valores mínimos y máximos, y las líneas verticales corresponden al valor adyacente inferior, que es la observación más lejana que está dentro del extremo inferior de la caja; y el valor adyacente superior es la observación más lejana que está dentro del extremo superior de la caja.

El promedio, Desviación Estándar (DS) y valores máximos y mínimos de las mediciones corporales, de las abejas colectadas en cada sector, se presentan en la tabla 3. Al realizar las comparaciones entre cada una de las variables mediante la prueba U de Mann-Whitney se detectaron diferencias significativas ($P < 0,0001$) en todas las variables, entre sectores. El sector de Llamara presentó los mayores tamaños en todas las variables corporales medidas (Gráfico3).

Tabla 3. Valores de distancia intertegular y largo de alas anteriores y posteriores de individuos de *C. tamarugalis* conectados en los sectores de Bellavista-Pintados y Llamara

Variable	Sector	Promedio	SD	Min	Max
Distancia Intertegular	Llamara	4,741	1,133	3,022	7,231
Largo ala anterior	Llamara	9,997	1,518	7,049	13,524
Largo ala posterior	Llamara	7,140	1,131	5,120	10,985
Distancia Intertegular	Pintados-Bellavista	2,811	0,333	2,184	3,568
Largo ala anterior	Pintados-Bellavista	6,874	0,920	4,537	8,456
Largo ala posterior	Pintados-Bellavista	4,632	0,688	3,086	5,765

Gráfico 3. Boxplot de la distancia intertegular y longitud de alas derechas (anterior y posterior) para individuos de *C. tamarugalis* en los sectores de Bellavista-Pintados y Llamara en RNPT.



3. Efecto de variables bióticas y abióticas sobre la abundancia de *Centris tamarugalis*

La temperatura promedio fue $17,5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,15$, con un valor máximo de $30,8^{\circ}\text{C}$ y un mínimo de $6,6\text{ }^{\circ}\text{C}$; la humedad relativa presentó un valor promedio de $39,23\% \pm 3,59$ con un máximo de $79,44\%$ y un mínimo de $8,44\%$. El valor promedio de la radiación diaria fue de $7,81\text{ W/m}^2$

día $\pm 0,71$, mientras que la evaporación alcanzó un valor promedio de 9,23 lt/m² día $\pm 1,81$. Por otra parte, las precipitaciones no presentaron valores de agua caída.

No se detectaron efectos significativos de la temperatura, radiación y evaporación sobre la abundancia de *Centris tamarugalis*. Las precipitaciones no fueron incluidas en el modelo debido a que su valor fue 0 durante todo el periodo. Por otra parte, la única variable atmosférica que presentó efectos positivos y significativos sobre la abundancia de *C. tamarugalis* fue la humedad relativa (tabla 4).

Las variables del estado de los tamarugos, copa verde y vigor presentaron efectos disimiles sobre la abundancia de *Centris tamarugalis*. El vigor no presentó efectos significativos sobre la abundancia, mientras que la copa verde si presentó un efecto positivo y significativo en sus rangos de copa verde de 25-50% y 50-75% (tabla 4).

Tabla 4. Resultados del Modelo Lineal Mixto Multinivel (GLMM) aplicado para la abundancia de *Centris tamarugalis*, en relación con las variables meteorológicas y del estado de los tamarugos que exhibieron valores estadísticamente significativos.

Abundancia de <i>Centris tamarugalis</i> en relación con las distintas variables				
Variabes	Coef.	S.E.	z value	p-value
Humedad relativa	0,164	0,041	4.00	0,000
Copa verde 25-50 %	0,944	0,040	2.33	0,020
Copa verde 50-75 %	1,255	0,388	3.23	0,001

VII. DISCUSIÓN

La abundancia de individuos de *C. tamarugalis* obtenida para ambos sectores fue similar. Contrario a lo esperado, no se registraron diferencias en las abundancias al comparar el sector correspondiente a la plantación de tamarugos con el sector del remanente natural. A pesar de las diferencias en la densidad de árboles entre ambos sectores, las abundancias de *C. tamarugalis* se mantuvieron similares entre los distintos sectores. Monitoreos asociados a proyectos mineros en el área establecen un número de tamarugos cercano a los 3.000 individuos en Llamara, mientras que en el sector de Pintados y bellavista existe un número superior a los 93.000 individuos. Esta similitud se puede explicar debido a una combinación de la oferta de recursos florales, por una parte, y a la disponibilidad de los lugares propicios para la nidificación, dependiente de las características del sustrato en ambos sectores. Respecto de la oferta de recursos florales, en el caso de Llamara, aunque su oferta sea menor en cuanto a la cantidad y densidad de tamarugos, al haber una menor cobertura de estos árboles, los árboles en flor se hacen más atractivo para los visitantes florales, lo que llevaría a una sobrestimación de la abundancia de *C. tamarugalis* en un paisaje más fragmentado (Kleijn & Van Langevelde 2006, Wright et al. 2015). Además, en Llamara existe la presencia de retama, especie que se encuentra asociada a los tamarugos y que podría ser un recurso alimenticio para *C. tamarugalis*. De todas formas, la densidad de retama es baja y no supera a los tamarugos.

En cuanto a la disponibilidad de sustratos de nidificación, en la plantación de Pintados-Bellavista la superficie está formada por depósitos de sal, los cuales constituyen una capa prácticamente impenetrable para los insectos que desarrollan su ciclo biológico bajo la superficie (Toro et al. 1991). En este sentido, a pesar de que en la plantación existe una mayor disponibilidad de alimento para *C. tamarugalis*, su abundancia estaría limitada por la disponibilidad de sustrato para la nidificación. Esta especie necesita sustratos levemente compactados, de baja humedad y una composición de arena, arcilla y limo (Chiappa y Toro, 1994), los cuales son escasos en este sector.

Por otra parte, el sector de Llamara mantiene las condiciones naturales de la Pampa, en donde es posible encontrar tamarugos y la especie *Caesalpinia aphylla* (retama) que es un recurso también visitado por *C. tamarugalis* en este sector (Obs. Personal). Existen extensos arenales en zonas cercanas a los tamarugos y retamas, de mayor extensión que en Pintados-Bellavista, lo que permite inferir una mayor disponibilidad de áreas adecuadas para la nidificación de *C. tamarugalis*. No obstante, la densidad de tamarugos es mucho menor que en el sector de Pintados-Bellavista. Por lo tanto, una hipótesis plausible es que la similitud

en la abundancia de *C. tamarugalis* en ambos sectores se debe al efecto de una alta agregación de abejas en los sectores con menor disponibilidad de sustratos de nidificación apropiados, pero con una alta oferta de recursos alimenticios (como es el sector de Pintados-Bellavistas), en conjunto con una nidificación menos agregada pero más extendida en superficies que ofrecen condiciones apropiadas para construcción de nidos, aunque la oferta de recursos alimenticios sea menor o, al menos, los árboles se encuentren distribuidos con menor densidad (como es el sector de Llamara). En tal sentido, se ha planteado que la distribución espacial y la disponibilidad de los sitios de nidificación, en paralelo con la disponibilidad de recursos alimenticios, juega un rol fundamental en la estructuración de la comunidad de abejas y su abundancia (Murray et al. 2009).

En el caso del sector de Llamara, la explotación histórica que sufrió el bosque de tamarugo producto de la actividad minera del salitre durante la mitad del siglo XX podría ser la causa de que la abundancia actual sea solo una parte de la abundancia potencial. Con una mayor densidad de tamarugos y retama, sumado a la mayor disponibilidad natural de sitios de nidificación, este sector podría tener una mayor población de *C. tamarugalis* que la actual.

Con respecto a las variables atmosféricas, los resultados obtenidos muestran un efecto de la humedad relativa sobre la abundancia de abejas en el ambiente desértico de la Pampa del Tamarugal durante los cinco años de colecta de abejas. No se detectó un efecto de la temperatura ni de la radiación. Estos resultados son contradictorios con aquellos obtenidos en otras especies de abejas, en los que se describen efectos significativos de la radiación solar y de la temperatura sobre la abundancia de abejas, pero no se reportan efectos de la humedad relativa (Herrera 1995). Estos resultados, pueden estar asociados con la conducta de forrajeo y actividad de las abejas, la cual es afectada por una gran variedad de variables que interactúan entre sí (Di Trani et al. 2022, Polatto et al. 2014). Las condiciones ambientales abióticas más importantes que afectan la conducta de forrajeo y actividad de las abejas son la temperatura, la radiación solar, la humedad y la velocidad del viento (Iwama 1977, Vincens and Bosch 2000, Hilário et al. 2007, De Oliveira et al. 2012, Reddy et al. 2015, Clarke and Robert 2018, Soares, et al. 2019).

Los efectos de estas variables abióticas ambientales sobre la conducta de forrajeo de las abejas pueden ser dependientes de la propia biología y de las características de las distintas especies de abejas especies (Di Trani et al. 2022, Kaluza 2017). Especies de gran tamaño pueden tener una mayor tolerancia a las bajas temperaturas en comparación con especies de menor tamaño, mientras que las especies de menor tamaño pueden soportar altas temperaturas sin correr el riesgo de aumentar demasiado su temperatura corporal (Di

Trani et al. 2022, Polatto et al. 2014.). Además, las altas temperaturas pueden restringir la actividad y duración del vuelo, y causar deshidratación (Di Trani et al. 2022), y las temperaturas muy bajas pueden afectar la función de la musculatura necesaria para el vuelo (Heinrich 1993, Polatto et al. 2014). Complementariamente, un factor limitante en el área de estudio es la disponibilidad de agua. La carencia casi absoluta de precipitaciones influye directamente sobre las especies arbóreas y animales del sector (Klein y Campos 1978, Toro et al. 1991, Carevic et al. 2012). El clima corresponde a un desierto extremo con condiciones de hiper-aridez, con solo 0,5 mm de precipitaciones anuales (Carevic et al. 2012). Durante la temporada de actividad entre septiembre y diciembre, las temperaturas pueden llegar a una mínima de 7°C y una máxima de 32° C a la sombra (Toro et al. 1991, Carevic et al. 2013). La temperatura en la superficie del suelo en los sitios de nidificación puede alcanzar los 38° C (Toro et al. 1991). Estos rangos de temperatura están dentro de los descritos para otras especies como óptimos para sus patrones de actividad. Especies de los de los genero *Augochlora*, *Augochloropsis* y *Nannotrigona* presentan su mayor actividad a temperaturas entre 34° C y 40°C (Di Trani et al. 2022), las especies *A. walteri* y *T. aethiops* a temperaturas entre 25 y 30 °C (González et al. 2006) y *Melissoides bimaculata* presenta su mayor actividad sobre los 30° C (Rader et al. 2013). En este sentido, los rangos de temperatura durante el periodo de actividad de *C. tamarugalis* no son tan extremos como los descritos para otras especies, por ejemplo, la abeja melífera puede estar activa a 40°C. En este sentido, la temperatura pareciera no ser una limitante para la actividad y abundancias registradas en ambos sectores de la Pampa del Tamarugal.

La radiación solar cumple un rol fundamental en la navegación y orientación de las abejas. Existen ciertas especies de abejas de las familias Colletidae y Halictidae que pueden volar y forrajear en condiciones crepusculares (Liporoni et al. 2020), por lo que su actividad de forrajeo se puede asociar principalmente a la intensidad de la luz, mientras que otras variables ambientales como la temperatura y la humedad no afectan su actividad (Liporoni et al. 2020). Sin embargo, la mayoría de las especies deben realizar sus actividades de vuelo y forrajeo durante los periodos del día en donde existe alta luminosidad (Heard and Jendrikz 1993, Wilmer and Stone 2004, Gouw and Gimenes 2013). El área de estudio, al ser un ambiente desértico, presenta una radiación homogénea durante el día y a lo largo de la temporada, en ambos sectores, por lo que es esperable que no tenga efectos sobre la abundancia de abejas en los distintos sectores. Más aún, la actividad de vuelo de las abejas en ambos sectores podría ocurrir principalmente en rangos medios de radiación, como lo descrito para otras especies (Di Trani et al. 2022).

La humedad presentó efectos positivos sobre la abundancia de abejas durante los años de muestreo. Esta variable puede alterar los patrones de forrajeo de algunas especies

de abejas de la familia Megachillidae y de algunas abejas sin aguijón de los géneros *Plebeia*, *Tetragonisca*, *Trigona*, *Geotrigona* y *Melipona* (Abou-Shaara et al. 2017, González et al. 2006). Por ejemplo, en algunos casos de baja humedad se puede producir la deshidratación (Polatto et al. 2014) y una alta humedad puede interferir con la capacidad de las abejas de manipular el polen (Corbett 1990). Especies como la abeja melífera (*Apis mellifera*) presentan una alta actividad en horas de la mañana con valores de humedad relativa entre 75 y 65% (Di Trani et al. 2022). Por otra parte, especies de los genero *Augochlora*, *Augochloropsis* y *Nannotrigona* presentan una mayor actividad cuando los valores de humedad relativa alcanzan un 45% (Di Trani et al. 2022). Para especies solitarias como *Anthophora walteri*, se ha descrito que el valor más alto de actividad ocurre durante la mañana, con bajas temperaturas y valores de humedad relativa entre 46-68% (González et al 2006). La humedad relativa en la Pampa del Tamarugal puede alcanzar valores máximos entre 70-80%, y un valor mínimo del 10%, durante la temporada de actividad de *C. tamarugalis*, debido a la alta variación diaria que es característica de ambientes desérticos (Carevic et al. 2012). Variaciones anuales en la humedad relativa producto de cambios en los patrones de neblinas (Toro et al. 1991) podrían también afectar la abundancia de abejas en la Pampa del Tamarugal y la concentración de néctar en las flores. Además, esta variable puede afectar directamente a la floración de los tamarugos o retamas que son la única fuente de alimento de esta especie, por lo que años con una menor humedad relativa podrían tener un efecto sobre la abundancia de abejas en el año siguiente.

El porcentaje de copa verde presentó efectos significativos, pero solo valores entre un 25-50 % y 50-75% de cobertura copa verde. Esto puede explicarse en parte porque estos dos valores de copa verde son los más frecuentes de encontrar en los tamarugos de la Pampa de Tamarugal. En general los árboles presentan valores de copa verde medios y bajos, y son escasos los árboles con una copa verde superior al 75%. Sin embargo, estos árboles florecen en gran cantidad y con un alto número de flores, lo que explicaría el efecto significativo que tienen sobre la abundancia de abejas. Al respecto, una mayor copa verde y vigor de los árboles, indicaría un mejor estado sanitario y fisiológico de los árboles, lo que tendría un efecto positivo sobre la cantidad de flores y la duración de la floración, y por lo tanto una mayor abundancia de polinizadores (Neumüller et al. 2021). Así, se ha indicado que, en general, una floración constante a través de la temporada es el factor más importante sobre la abundancia de abejas (Neumüller et al. 2021 Van Drunen et al. 2022),.

La variable que más influye en el rango de desplazamiento de las abejas es el tamaño corporal (Kendall et al. 2022). Mientras más grande es el tamaño de la abeja, mayor es la distancia a la que puede viajar en busca de flores (Wright et al. 2015). En este sentido, el rango de desplazamiento de las abejas es el resultado de las interacciones entre los factores

ambientales y los rasgos de la historia de vida de las especies (Schlägel et al. 2020, Kendall et al. 2022). En el Salar de Llamara, la densidad de tamarugos es menor en comparación con la densidad de la plantación de los sectores de Pintados-Bellavista, en donde se puede encontrar una cantidad de 25 árboles/ha (Klein y Campos 1978). Esta menor densidad de árboles y de recurso obligaría a las abejas del sector de Llamara a desplazarse mayores distancias para poder recolectar alimento, por lo que el mayor tamaño observado está asociado directamente a la disponibilidad de recurso. Las especies animales pueden alterar sus patrones de desplazamiento en relación con la disponibilidad de recursos, lo que ha sido observado en abejas sociales y solitarias (Minckley et al. 1994, Jha & Kremen 2013). Además, existe una relación positiva entre el tamaño corporal y el rango de forrajeo de distintos grupos de animales, lo que implica que especies o poblaciones de mayor tamaño tienen una mayor capacidad de desplazarse entre parches de hábitat dentro un ambiente determinado, lo que llevaría a reducir su vulnerabilidad ante posibles pérdidas de hábitat o cambios en el uso del suelo (Warzecha et al. 2016, Hartefelder et al. 2020). Esto podría estar ocurriendo en el sector de Llamara, en donde la densidad de tamarugos y retamas son bajas en comparación con Pintados-Bellavista, por lo que individuos de mayor tamaño como los registrados en Llamara no se verían afectados por la menor disponibilidad de alimento y la mayor fragmentación del recurso, ya que al tener un mayor tamaño pueden desplazarse mayores distancias para forrajear, y en consecuencia, la obtención de alimento y su distribución no se ve tan restringida por la distancia del recurso alimenticio (Wright et al. 2015). Por otra parte, los individuos de Pintados-Bellavista que presentan un menor tamaño, estarían en desventaja en un sector como Llamara, pero esto no ocurre debido a que la disponibilidad de recurso Pintados-Bellavista es mayor, debido a la alta densidad de árboles en comparación con Llamara.

Adicionalmente, los sectores muestreados en Pintados-Bellavista son principalmente un monocultivo de tamarugo, en cambio en Llamara además se desarrolla la retama (*C. aphylla*), otra especie que es altamente visitada por *C. tamarugalis*. Se desconoce si el polen de retama difiere en el contenido proteico en comparación con el polen de tamarugo. Solo en caso de que el contenido de proteínas sea mayor en el polen de retama que de tamarugo, se puede hipotetizar como otro factor que incide en el menor tamaño corporal de las abejas colectadas en Pintados-Bellavista, debido a que un mayor consumo de polen por parte de las larvas tiene por consecuencia adultos de mayor talla corporal (Roulston et al. 2000, Roulston & Cane 2002, Weiner et al. 2010). Así, este posible factor, junto con una mayor densidad de tamarugos en el sector de Pintados-Bellavista, podría estar influyendo en el menor tamaño registrado de los individuos de *C. tamarugalis*.

Por otra parte, las abejas solitarias y sociales exhiben preferencias por nidificar cerca del recurso floral (Suzuki et al. 2009), e incluso las abejas solitarias pueden desplazar sus nidos en respuesta a la disponibilidad de recursos o eventos de perturbación (Franzén et al. 2009). Esto, porque las hembras de las abejas, y por supuesto también las de *C. tamarugalis*, son las que aprovisionan el alimento para las larvas y están obligadas a desplazarse entre los sitios de nidificación y el recurso de polen, por lo que la distancia existente entre estos sitios tendría un rol crítico en el éxito del desarrollo de larvas que se convertirán en adultos que se reproducirán el año siguiente (Williams & Kremen 2007). En este sentido, la disponibilidad de sitios de nidificación podría tener un rol importante en el tamaño de las poblaciones. Esto se describe que *C. tamarugalis* reutiliza los sitios de nidificación años tras años (Chiappa et al. 1994), por lo que el desplazamiento de los sitios de nidificación no es una variable que pueda afectar el rango de hogar de la especie. Así, poblaciones que habitan en ambientes con menor disponibilidad de recursos, o una mayor fragmentación como el caso del remanente de tamarugos en Llamara, son más propensas a presentar variaciones intraespecíficas en el tamaño corporal de los individuos (Warzecha et al. 2016). Paisajes simplificados producto de actividades antrópicas como la agricultura, ganadería o explotación forestal, pueden impactar el desarrollo de las larvas y actuar directamente en el tamaño (Renauld et al. 2016). Por ejemplo, en el sector de Pintados-Bellavista se desarrollan actividades silvoagropecuarias como la producción de carbón y crianza de ganado ovino y caprino.

Finalmente, es necesario realizar estudios de calidad de polen de las diferentes especies hospederas de *C. tamarugalis*, incluir otro tipo de variables como la velocidad del viento y hacer mediciones de estas variables en cada uno de los sectores por varias temporadas, para poder entender con mayor profundidad la actividad de las abejas y su abundancia en los distintos sectores de la Pampa del Tamarugal. Respecto del tamaño corporal, además es necesario efectuar un detallado estudio de la morfología en las abejas que habitan ambos sectores, así como un análisis para detectar una posible diferenciación genética, entre ambas localidades, a objeto de poder obtener antecedentes que permitan corroborar o descartar un proceso de diferenciación genética y morfológica.

VIII. CONCLUSIONES

No se encontró diferencia en la abundancia de *Centris tamarugalis* entre los sectores de Pintados-Bellavista y Llamara. Esto puede ser debido principalmente a una combinación de efectos vinculados con la oferta de recursos y la disponibilidad de sitios de nidificación. La sobreestimación de la abundancia podría estar ocurriendo en el sector de Llamara, debido a la menor densidad de árboles, en comparación con Pintados-Bellavista, de modo que cuando algunos árboles se encuentran en floración pueden ejercer una alta atracción para las abejas que fueron colectadas en ellos.

Las abejas del sector de Llamara son significativamente más grandes que las abejas de Pintados-Bellavista. Esto se puede explicar por la alta fragmentación que existe en el sector de Llamara y la baja densidad del recurso alimenticio con una distribución en parches. En este sentido, las abejas del sector de Llamara tienen un mayor tamaño que les permite desplazarse por distancias más largas, entre sus sitios de nidificación y los recursos florales.

El efecto positivo del porcentaje de copa verde de los tamarugos fue el esperado, pero no ocurrió lo mismo con el vigor. Es probable que la copa verde este ocultando el efecto del vigor debido a que ambas variables presentan una asociación alta. Los altos porcentajes de follaje verde corresponden a árboles que, a su vez, exhiben una gran cantidad de flores, al igual que árboles considerados de a mayor vigor, por lo que un gran porcentaje de copa verde indicaría una floración abundante.

La temperatura y la radiación solar no tuvieron efectos sobre la abundancia de abejas en la Pampa del Tamarugal. Contrario a lo predicho, la humedad si presentó un efecto significativo sobre la abundancia. Esto puede explicarse principalmente por las características del ambiente, al ser un desierto casi absoluto la humedad podría jugar un rol en la termorregulación de las abejas por lo que su actividad podría ser más alta con una humedad relativa en valores entre 40 y 70%, como se ha descrito para otras especies.

IX. REFERENCIAS

- Abou-Shaara, H.F., Owayss, A.A., Ibrahim, Y.Y. & Basuny, N.K. 2017. Review of impacts of temperature and relative humidity on various activities of honey bees. *Insect. Sociaux* 65: 445-463.
- Alcock, J. 1979. The relation between female body size and provisioning behavior in the bee *Centris pallida* Fox (Hymenoptera : Anthophoridae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 52: 623–632.
- Aldridge, G., Inouye, D.W., Forrest, J.R.K, Barr, W.A. & Miller-Rushing A.J. 2011. Emergence of a mid.season period of low floral resources in a montane meadow ecosystem associated with climate change: Seasonal low in montane flowering. *J. Ecol.* 99: 905-913.
- Alves, L.H.S, Cassino, P.C. & Prezoto, F. 2015. Effects of abiotic factors on the foraging activity of *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 in inflorescences of *Vernonia polyanthes* Less (Asteraceae). *Acta Sci. Anim. Sci.* 37:405-409.
- Bartomeus, I., Ascher, J.S., Wagner, D., Danforth, B.N., Colla, S., Kornbluth, S. & Winfree, R. 2011. Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proc. Nat.l Acad. Sci. USA.* 108: 20645-20649.
- Bishop, J.A. & Armbruster, W.S. 1999. Thermoregulatory Abilities of Alaskan Bees: Effects of Size, Phylogenyand Ecology. *Funct Ecol* 13:711–724.
- Bonilla-Bedoya, S., Molina, J.R., Macedo-Pezzopane, J.E. & Herrera-Machuca, M.A. 2014. Fragmentation patters and systematic transitions of the forested landscape in the upper Amazon region, Ecuador 1990-2008. *J. Forestry. Res.* 25: 301-309.
- Bremer, L.L. & Farley, K.A. 2010. Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodivers. Conserv.* 19: 3893-3915.
- Brockhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P. & Sayer, J. 2008. Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? *Biodivers. Conserv.* 17:925-95.
- Buchmann, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. In: Jones C.E. & Little R.J. (eds.) *Handbook of experimental pollination biology.* Van Nostrand Reinhold, New York.

- Bustamante-Sánchez, M.A., Grez, A.A. & Simonetti, J. 2004. Dung decomposition and associated beetles in a fragmented temperate forest. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 77:107-120.
- Cane, J.H. 1987. Estimation of Bee Size Using Intertegular Span (Apoidea). *J. Kans. Entomol. Soc.* 60: 145-147.
- Carevic, F., Carevic, A. & Delatorre, J. 2012. Historia natural del género *Prosopis* en la Región de Tarapacá. *Idesia (Arica)*30: 113-117.
- Carrere, R. 2004. Plantations are not forests. *Watershed* 9:2-3.
- Chiappa, E., Cabezas, V., Toro, H. & Ruz, L. 1991. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis*: (Hymenoptera, Anthophoridae). I Parte. *Acta Entomol. Chil.* 16: 97-111.
- Chiappa, E., Villaseñor, R., Toro, H. & Covarrubias, R. 1997. Táctica reproductiva de *Prosopis* (Mimosaceae) y asociaciones ecológicas de sus polinizadores, en el desierto del Norte de Chile. *Multequina* 6: 9-20.
- Chiappa, E. & Toro, H. 1994. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). II parte: Nidificación y estados inmaduros. *Rev. Chil. Entomol.* 21: 99-115.
- Clarke, D. & Robert, D. 2018. Predictive modelling of honey bee foraging activity using local weather conditions. *Apidologie* 49:386-396.
- Corbet, S.A. 1990. Pollination and the weather. *Israel Journal of Plant Sciences* 39:13-30
- Di Trani, J.C., Meléndez, V., & Añino, Y. 2022. Environmental conditions and bee foraging on watermelon crops in Panama. *J. Anim. Behav. Biometeorology* 10:2234.
- De Oliveira, F.L., Días, V.H.P., Da Costa, E.M., Filgueira, M.A. & Sobrinho, J.E. 2012. Influência das variações ambientais na atividade de vôo das abelhas jandairas *Melipona subnitida* Ducke (Meliponinae). *Revista Ciência Agronômica* 43:598-603.
- Eckerter, T., Buse, J., Bauhus, J., Förschler I. & Klein, A.M. 2021. Wild bees benefit from structural complexity enhancement in a forest restoration experiment. *For. Ecol. Manage.* 496: 119412.

Estades, C.F. & Temple, S.A. 1999. Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecol. Appl.* 9: 573-585.

Estades, C.F., Grez, A.A., Simonetti, J.A. 2012. Biodiversity in Monterey pine plantations. In: Simonetti J.A., Grez A.A. & Estades C.F. (eds.) *Biodiversity conservation in agroforestry landscapes: Challenges and opportunities*, 1^a ed. Editorial Universitaria, Santiago.

Felton, A., Knight E., Wood, J., Zammit, C. & Lindenmayer, D. 2010. A meta-analysis of fauna and flora species richness and abundance in plantations and pasture lands. *Biol. Conserv.* 143:545-554.

Flores-Prado, L., Aguilera, D. & Niemeyer, H.M. 2008. Nest-mate recognition in *Manuelia postica* (Apidae: Xylocopinae): an eusocial trait is present in a solitary bee. *Proc. Royal Soc. B.* 275: 285-291.

Freitas, B.M. 1997. Number and distribution of cashew (*Anacardium occidentale*) pollen grains on the bodies of its pollinators, *Apis mellifera* and *Centris tarsata*. *J. Apic. Res.* 36: 15-22.

Forfert, N, Troxler, A, Retschnig, G, Gauthier, L, Straub, L, Moritz, R.F.A. et al. 2017. Neonicotinoid pesticides can reduce honeybee colony genetic diversity. *PLoS ONE* 12(10): e0186109.

Forrest, J.R. 2016. Complex responses of insect phenology to climate change. *Curr. Opin. Insect Sci.* 17:49-54.

Franzén, M., Larsson, M. & Nilsson, S.G. 2009. Small Local Population Sizes and High Habitat Patch Fidelity in a Specialised Solitary Bee. *J. Insect Conserv.* 13: 89–95.

Fuller, R.J., Oliver, T.H. & Leather, S.R. 2008. Forest management effects on carabid beetle communities in coniferous and broadleaved forests: implications for conservation. *Insect Conserv. Divers.* 1: 242-252.

Gathmann, A. & Tschardtke, T. 2002. Foraging ranges of solitary bees. *J. Anim. Ecol.* 71: 757-764.

Girden, E.R. 1992. *ANOVA: repeated measures*. Newbury Park, CA: Sage.

Gomez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Bonet, F.J. & Zamora R. 2009. Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecol. Appl.* 19:2124-2141.

González, V., Mantilla, B. & Palacios, E. 2006. Foraging activity of the solitary andean bee, *Anthophora walteri* (Hymenoptera: Apidae, Anthophorini) *Rev. Colomb. Entomol.* 32: 73-76.

González-Cesped, C., Flores-Prado, L. & Chiappa, E. 2019. Actividad de visita de abejas nativas (Hymenoptera: Apoidea) hacia *Loasa tricolor* Ker-Gawl. (Loasaceae) en relación con temperatura ambiental y recursos florales. *Rev. Chil. Entomol.* 45:451-462.

Gouw, M. & Gimenes, M. 2013. Difference of the daily flight activity rhythms in two neotropical stingless bees (Hymenoptera, Apidae). *Sociobiology* 60: 183-189.

Greenleaf, s., Williams, N., Winfrre, R. & Kremen C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecología* 153: 589-596.

Hanula, J.L., Horn, S. & O'Brien, J. 2015. Have changing forests conditions contributed to pollinator decline in the southeastern United States? *For. Ecol. Manage.* 348: 142-152.

Harrison, J.F. & Fewell, J.H. 2002. Environmental and genetic influences on flight metabolic rate in the honey bee, *Apis mellifera*, *J. Comp. Biochem. Physiol. A* 133, 323–333.

Hartfelder, J., Reynolds, C., Stanton, R.A., Sibiya, M., Monadjem, A., McCleery, R.A. & Fletcher, R.J. 2020. The Allometry of Movement Predicts the Connectivity of Communities. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 117:22274–80.

Heard, T.A. & Hendrikz, J.K. 1993. Factors influencing flight activity of colonies of the stingless bee *Trigona carbonaria* (Hymenoptera, Apidae). *Aust. J. Zool.* 41:343-353.

Heinrich, B. 1993. *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation.* Springer Science & Business Media.

Heinrich, B. & Heinrich, M.J.E. 1983. Size and Caste in Temperature Regulation by Bumblebees. *Physiol Zool* 56:552–56

Herrera, C. 1995. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76: 1516-1524.

Hilário, S.D., de Fátima Ribeiro, M. & Imperatriz-Fonseca, V.L. 2007. Efeito do vento sobre a atividade de vôo de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Apidae, Meliponini). *Biota Neotropica* 7:225-232.

Hobbs R., Arico S., Aronson J., Baron J.S., Bridgewater. P, Cramer V.A., Epstein P.R., Ewel J.J., Klink C.A., Lugo A.E., Norton D., Ojima D., Richardson D.M., Sanderson E.W., Valladares F., Vilá Zamora, R. & Zobel, M. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecol. Biogeogr.* 15:1-7.

Iwama, S. 1977. A influência dos fatores climáticos na atividade externa de *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponinae) *Bol. Zool. Univ. S. Paulo* 2:189-201.

Jha, S. & C. Kremen. 2013. Resource Diversity and Landscape-Level Homogeneity Drive Native Bee Foraging. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 110: 555–8.

Kaluza, B.F. 2017. Impacts of landscape resource diversity and availability on bee foraging and fitness. Dissertation, Universitätsbibliothek der Leuphana Universität Lüneburg. Kapustjanskij A, Streinzer

Kammerer, M., Goslee, S.C., Douglas, M.R., Tooker, J.F. & Grozinger, C.M. 2021. Wild bees as winners and losers: Relative impacts of landscape composition, quality, and climate. *Global Change Biol.* 27: 1250-1265.

Keil S., Gu H.N. & Dorn S. 2001. Response of *Cydia pomonella* to selection on mobility: laboratory evaluation and field verification. *Ecol. Entomol.* 26: 495-501.

Kendall, L.K., Mola, J.M., Portman, Z.M., Cariveau, D.P., Smith, H.G. & Bartomeus, I. 2022. The potential and realized foraging movements of bees are differentially determined by body size and sociality. *Ecology* 103: e3809.

D. Kleijn, F. Langevelde. 2006. Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic Appl. Ecol.* 7: 201-214.

Klein, K. & Campos, L. 1978. Biocenosis del tamarugo (*Prosopis tamarugo* Philippi) con especial referencia de los artrópodos fitófagos y sus enemigos naturales. Z. Ang. Entomol. 85: 86-108.

Kwon, Y.J. & Saeed, S. 2003. Effect of temperature on the foraging activity of *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) on greenhouse hot pepper (*Capsicum annuum* L.). Appl Entom Zool. 38:275-280.

Lindenmayer, D.B., Hobbs, R.J. & Salt, D. 2003. Plantation forests and biodiversity conservation. Aust. For. 66: 62-66.

Lindenmayer, D.B. 2012. Plantations as novel ecosystem and implications for biodiversity conservation. In: Simonetti J.A., Grez A.A. & Estades C.F. (eds) Biodiversity conservation in agroforestry landscapes: Challenges and opportunities. Editorial Universitaria, Santiago.

Liporoni, R., Duran Cordeiro, g., Prado, P.I., Schindwein, C., James, E. & Alves dos Santo, I. 2020. Light intensity regulates flower visitation in Neotropical nocturnal bees. Sci. Rep. 10, 15333.

Luebert, F. & Pliscoff, P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

Meynard, C.N., Soto-Gamboa, M., Heady, P.A. & Frick, W.F. 2014. Bats of the Chilean temperate rainforest: patterns of landscape use in a mosaic of native forests, eucalyptus plantations and grasslands within a South American biodiversity hotspot. Biodivers. Conserv. 23:1949-1963.

Michener, C.D. 2007. The Bees of the World, 2nd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Minckley, R. L., Wcislo, W.T., Yanega, D. & Buchmann, S.L. 1994. Behavior and phenology of a specialist bee (*Dieunomia*) and Sunflower (*Helianthus*) Pollen Availability. Ecology 75: 1406–19.

Muñoz, A. & Murúa, R. 1989. Efectos de la reforestación con *Pinus radiata* sobre la diversidad y abundancia de los micromamíferos en un agroecosistema de Chile central. Turrialba 39:143-150.

Moure, J.S. & Melo, G.A.R. 2022. Centridini Cockerell & Cockerell, 1901. In Moure, J. S., Urban, D. & Melo, G. A. R. (Orgs). Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region - online version. Available at <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>. Accessed Apr/26/2022

Murray, T., Kuhlmann, M. & Potts, S.G. 2009. Conservation ecology of bees: populations, species and communities. *Apidologie* 40: 211-236.

Murúa, M.M., Grez, A.A. & Simonetti, J.A. 2011. Changes in wing length in the pollinator *Bombus dahlbomii* occurring with the fragmentation of the Maulino forest, Chile. *Cienc. Investig. Agrar.* 38: 391-396.

Neumüller, U., Burger, H., Schwenninger, H.R., Hopfenmüller, S., Krausch, S., Weiß, K. & Ayasse, M. 2021. Prolonged blooming season of flower plantings increases wild bee abundance and richness in agricultural landscapes. *Biodiversity Conserv.* 30:3003-3021.

Oberfeld, D. & Franke, T. 2013. Evaluating the robustness of repeated measures analyses: The case of small sample sizes and nonnormal data. *Behav. Res.* 45: 792-812.

Ogai, T. & Kenta, T. 2016. The effects of vegetation types and microhabitats on carabid beetle community composition in cool temperate Japan. *Ecol. Res.* 31: 177-188.

Ogilvie, J.E., Griffin, S.R., Gezon, Z.J., Inouye, B.D., Underwood, N., Inouye, D.W. & Irwin, R.E. 2017. Interannual bumble bee abundance is driven by indirect climate effects on floral resource phenology. *Ecol. Lett.* 20: 1507-1515.

Ohashi, K. & Yahara, T. 2002. Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: counterintuitive behaviour of nectar-collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. *Funct. Ecol.* 16:492-503.

Paquette, A. & Messier, C. 2010. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Front. Ecol. Environ.* 8:27-34.

Pasquet, R.S., Peltier, A., Hufford, M.B., Oudin, E., Saulnier, J., Paul, L., Knudsen, J.T., Herren, H.R. & Gepts, P. 2008. Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105:13456-13461.

- Pawson, S.M., Brockerhoff, E.G., Meenken, E.D. & Didham, R.K. 2008. Non-native plantation forests as alternative habitat for native forest beetles in a heavily modified landscape. *Biodivers. Conserv.* 17: 1127-1148.
- Pawson, S.M., McCarthy, J.K., Ledgard, N.J. & Didham, R.K. 2010. Density-dependent impacts of exotic conifer invasion on grassland invertebrate assemblages. *J. Appl. Ecol.* 47: 1053–1062.
- Phillips, B.B., Shaw, R.F., Holland, M.J., Fry, E.L., Bardgett, R.D., Billock, J.M. & Osborne, J.L. 2018. Drought reduces floral resources for pollinators. *Global Change Biol.* 24: 326-3235.
- Polatto, L-P., Chaud-Netto, J. & Alves-Junior, V. 2014. Influence of abiotic factors and floral resource availability on daily foraging activity of bees. *J. Insect. Behav.* 27: 593-612.
- Rafferty, N.E. 2017. Effects of global change on insect pollinators: Multiple drivers lead to novel communities. *Curr. Opin. Insect Sci.* 23:22-27.
- Rader, R., Reilly, J., Bartomeus, I. & Winfree, R. 2013. Native bees buffer the negative impact of climate warming on honey bee pollination of watermelon crops. *Global Change Biol.* 19, 3103-3110.
- Raine, N.E. & Chittka, L. 2007. Pollen foraging: Learning a complex motor skill by bumblebees (*Bombus terrestris*). *Naturwissenschaften* 94: 459-464.
- Reddy, P.R., Rashmi, T. & Verghese, A. (2015). Foraging activity of Indian honey bee *Apis cerana*, in relation to ambient climate variables under tropical conditions. *J. Environ. Biol.* 36:577–81.
- Renauld, M., Hutchinson, A., Loeb, g., Poveda, K. & Connelly, H. 2016. Landscape simplification constrains adult size in a native ground-nesting bee. *PloSONE* 11(3): e010946.
- Ricketts, T. H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S. S., Klein, A. M., Mayfield, M. M., Morandin, L. A., Ochieng', A., & Viana, B. F. 2008. Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns? *Ecol. Lett.* 11: 499-515.

Roberts, S.P. & Harrison, J.F. 1999. Mechanisms of Thermal Stability During Flight in the Honeybee *Apis mellifera*. *J Exp Biol* 202:1523–1533.

Ruiz, J.L. 2014. Influencia de los factores microclimáticos en la actividad de forrajeo de *Bombus* spp. *Apis mellifera* L. y *Melitta tricincta* Kirby, sobre flores de *Macrosyringion longiflorum* (Lam.) Rothm., en el macizo Cazorla-Segura (Jaén, SE Península Ibérica) (Insecta, Hymenoptera). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección biológica*, 108: 49-52.

Roubik, D. & Ackerman J.D. 1987. Long-term ecology of euglossine orchid bees in Panamá. *Oecología* 73: 321-333.

Roulston, T, Cane, J & Buchman, S. 2000. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? *Ecol. Monogr.* 70: 617-643.

Roulston, T. & Cane, J. (2002). The effect of pollen protein concentration on body size in the sweat bee *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Apiformes). *Evol. Ecol.* 16: 49-65.

Saavedra, B. & Simonetti, J. 2005. Small mammals of Maulino forest remnants, a vanishing ecosystem of south-central Chile. *Mammalia* 65: 96-100.

Santander, F., Ilabaca-Soto, D. & Aracena, I. 2020. First record of *Helicoperva titicacae* (Hardwick) (Lepidoptera. Noctuidae) in Chile. *Rev. Chil. Entomol.* 46: 121-124.

Schlägel, U. E., V. Grimm, N. Blaum, P. Colangeli, M. Dammhahn, J. A. Eccard, S. L. Hausmann, et al. 2020. “Movement-Mediated Community Assembly and Coexistence.” *Biol. Rev.* 95: 1073– 96.

Simonetti, J.A., Grez, A.A. & Estades, C.F. 2012. Biodiversity conservation in agroforestry systems: a pressing and challenging need. In: Simonetti, J.A., Grez, A.A. & Estades, C.F. (eds) *Biodiversity conservation in agroforestry landscapes: Challenges and opportunities*. Editorial Universitaria, Santiago.

Soares, K.O., Lima, M.V., Evangelista-Rodrigues, A., Silva, A.A.F., Silva, F.J.D.A., Lima, A.I.B. & Da Costa, C.R.G. 2019. Factors influencing the foraging behavior of *Trigona spinipes* (Apidae, Meliponinae). *Biol. Rhythm Res.* 52:1-11.

StataCorp. 2015. Stata Statistical Software: Release 14. College Station, TX: StataCorp LP; 2015.

Statsoft. 2005. STATISTICA v7.1. StatSoft (Europe)GmbH.

Stone, G.N. & Willmer, P.G. 1989. Endothermy and Temperature Regulation in Bees: a Critique of 'grab and stab' Measurement of Body Temperature. *J. Exp. Biol.* 143:211–22.

Straka, J., Cerná, K., Machácková, L., Zemenová, M. & Keil, P. 2014. Life span in the wild: The role of activity climate in natural populations of bees. *Funct. Ecol.* 28: 1235-1244.

Sunday, J., Bates, A., Kearney, M., Colwell, R., Dulvy, N., Longino, J. & Huey, R. 2014. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 111:5610-5615.

Suzuki, Y., Kawaguchi, L.G., Munidasa, D.T. & Toquenaga, Y. 2009. Do Bumble Bee Queens Choose Nest Sites to Maximize Foraging Rate? Testing Models of Nest Site Selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63: 1353–62.

Thorp, R.W. 2000. The collection of pollen by bees. *Plant. Syst. Evol.* 222: 211-223.

Toro, H. & Chiappa, E. 1989. Nueva especie y subespecie de *Centris* (Hymenoptera: Apoidea) asociadas a *Prosopis tamarugo*. *Acta Entomol. Chil.* 15: 243-248.

Toro, H., Chiappa E., Ruz, L. & Cabezas, V. 1991. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). I parte. *Acta Entomol. Chil.* 16: 97-112.

Unwin, D.M. & Corbet, S.A. 1984. Wingbeat frequency, temperature and body size in bees and flies. *Phys. Entomol.* 9: 115-121.

Van Drunen, s., Linton, J.E., Kuwahara, G. & Norris, D.R. 2022 Flower plantings promote insect pollinator abundance and wild bee richness in Canadian agricultural landscapes. *J. Insect. Conserv.* 26:375-386.

Vicens, N. & Bosch, J. 2000. Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). *Environ. Entomol.* 29:413-420.

- Vivallo, F., Zanella, F. & Toro, A. 2003. Las especies chilenas de *Centris* (*Paracentris*) *Cameron* y *Centris* (*Penthemisia*) *Moure* (Hymenoptera, Apidae). In G. A. R. Melo & I. Alves-dosSantos, *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESC, Criciúma 83 pp.
- Wang, M., Borders, B.E & Zhao, D. 2008. An empirical comparison of two subject-specific approaches to dominant heights modeling: The dummy variable method and the mixed model method. *For. Ecol. Manage.* 255: 2659-2669.
- Wang, X., Honping, L., Xiaoxia, L., Song, Y., Chen, L. & Liang, L. 2009. Correlations between environmental factors and wild bee behavior on Alfalfa (*Medicago sativa*) in Northwestern China. *Environ. Entomol.* 38: 1480-1484.
- Warzecha, D., Diekötter, T., Wolters, V. & Jaukter F. 2016. Intraespecific body size increases with habitat fragmentation in wild bee pollinators. *Landscape Ecol.* 31:1449-1455.
- Wcislo, W.T. & Cane, J.H. 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annu. Rev. Entomol.* 41: 257-286.
- Weiner, N., Hilpert A., Werner M., Linsenmair K. & Blüthgen N. 2010. Pollen amino acids and flower specialization in solitary bees. *Apidologie* 41: 476-487.
- Williams, M. & Kremen, C. 2007: Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecol. Appl.* 17: 910–921.
- Willmer, P.G. 1983. Thermal constraints on activity patterns in nectar-feeding insects. *Ecol Entomol.* 8: 455-469.
- Willmer, P.G. & Stone, G.N. 2004. Behavioral, ecological, and physiological determinants of the activity patterns of bees. *Adv. Study Behav.* 34: 347-466.
- Wright, I.R., Roberts, S. & Collins B. 2015. Evidence of forage distance limitations for small bees (Hymenoptera: Apidae). *Eur. J. Entomol.* 112: 303-310.

Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller A., Hein S. & Dorn S. 2010a. Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *J. Anim. Ecol.* 79: 674-681.

Zurbuchen, A., Lander, L., Klaiber, J., Müller A., Hein, S. & Dorn S. 2010b. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biol. Conserv.* 143: 669-676.