UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACIÓN

FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS

INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA

Tesis: Relación entre el ciclo de actividad diaria de la abeja *Centris tamarugalis* Toro y Chiappa, 1989 (Hymenoptera: Apidae) y su principal depredador *Microlophus theresioides* (Donoso-Barros, 1966), en la Pampa del Tamarugal, Chile.

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

Por:

Francisco Javier González Candia

Director de Tesis

Luis Flores Prado

SANTIAGO – CHILE

Abril 2025

INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA UMCE

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE MAGÍSTER

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

Francisco Javier González Candia

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 22, de mes de abril del año 2025.

Director de Tesis:		
Luis Flores Prado	Calificación:	Firma:
Comisión evaluadora de Tesis:		
Jaime Pizarro	Calificación:	Firma:
Antonio Rivera	Calificación:	Firma:

UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACION

SISTEMA DE BIBLIOTECAS – DIRECCION DE INVESTIGACION

IDENTIFICACIÓN DE TESIS/INVESTIGACIÓN

Título de la tesis: Relación entre el ciclo de actividad diaria de la abeja *Centris tamarugalis* Toro y Chiappa, 1989 (Hymenoptera: Apidae) y su principal depredador *Microlophus theresioides* (Donoso-Barros, 1966), en la Pampa del Tamarugal, Chile.

Fecha: 22-04-2025

Facultad: Ciencias Básicas

Departamento: Instituto de Entomología.

Programa: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología.

Grado: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología.

Profesor Director de Tesis: 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 Javier González Candía

Santiago de Chile, 22 de abril, 2025.

DEDICATORIA

Dedicada a todas las personas que vibran y se emocionan al descubrir los secretos de la naturaleza y sus múltiples formas, colores, comportamientos, estrategias y relaciones.

AGRADECIMIENTOS

A todos y todas aquellas amigas y amigos, compañeros, colegas y profesores que nutrieron y colaboraron con esta investigación. Especiales agradecimientos a Francisco Santander Zapata por todo el apoyo y colaboración brindada, a Luis Flores Prado por su guía y generosidad en su amplitud de experiencia y conocimiento, a Geobiota por su apoyo y confianza, a mis colegas y amigos del equipo de fauna silvestre, a CONAF por su autorización para operar en la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal y un muy especial agradecimiento a Ignacia Caro Garrido.

ÍNDICE

1. RESUMEN 7

2. INTRODUCCIÓN GENERAL 7

3. CAPITULO 1 10

- Título 10
- Resumen 10
- Introducción 11
- Metodología 18
- Resultados 25
- Discusión 34
- Conclusión 38
- Agradecimientos 39
- Referencias 39

4. CONCLUSIONES 44

5. ANEXO 1 45

ANEXO 2 46

1. RESUMEN.

La abeja nativa *Centris tamarugalis* Toro y Chiappa, 1989 (Hymenoptera: Apidae), especie solitaria de la Pampa del Tamarugal, se alimenta en las flores de *Prosopis tamarugo* Philippi, 1886 (Fabales: Fabaceae) y nidifica en sustratos arenosos, donde el lagarto *Microlophus theresioides* (Donoso-Barros, 1966) (Squamata: Tropiduridae) actúa como principal depredador. Aunque se conocen aspectos generales de la actividad diaria de la abeja, no se ha estudiado en detalle cómo se relacionan los patrones de actividad de ambas especies, en las áreas de nidificación y forrajeo, que utiliza la abeja durante su período reproductivo. Para investigar esto, se realizaron videograbaciones y transectos en ambas zonas, registrando variables como temperatura y humedad del aire, temperatura del suelo y velocidad del viento, además de la abundancia con la cual se observó su principal depredador en estas zonas presentes en la Pampa del Tamarugal. Los resultados muestran que la actividad de *C. tamarugalis* no es influenciada directamente por la presencia de *M. theresioides*, sino principalmente por factores ambientales: la temperatura de la superficie del sustrato y la velocidad del viento en la zona de nidificación. Siendo estos factores los principales agentes que modulan la actividad de la abeja. En consecuencia, este comportamiento estaría regulado por variables ambientales abióticas y no constituye una respuesta etológica a la presencia del lagarto.

2. INTRODUCCIÓN GENERAL

La interacción entre especies en ecosistemas extremos, como la Pampa del Tamarugal, ofrece valiosas oportunidades para comprender cómo factores ambientales y biológicos influyen en la dinámica depredador-presa (Kindlmann y Dixon, 2001). La abeja solitaria *Centris tamarugalis* Toro y Chiappa, 1986 (Hymenoptera: Apidae), adaptada a este entorno árido, juega un papel crucial como polinizadora de *Prosopis tamarugo* Philippi, 1886 (Fabales: Fabaceae), una especie vegetal clave para la estabilidad del ecosistema (Chiappa et al., 1997). Sin embargo, su ciclo de vida y actividad están estrechamente ligados tanto a las condiciones ambientales como a la presión ejercida por el lagarto

Microlophus theresioides (Toro et al., 1996). Esta especie consume principalmente ejemplares de *C. tamarugalis* durante su época de máxima actividad en la Pampa del Tamarugal (Toro et al., 1991). Aunque algunas especies de aves del género *Muscisaxicola* (Tyrannidae) han sido propuestas, junto con *M. theresioides*, como los únicos vertebrados depredadores que controlan los tamaños poblaciones de *C. tamarugalis*, las especies de *Muscisaxicola* aparentemente prefieren alimentarse en áreas de nidificación, a diferencia de *M. theresioides* que lo hace tanto en zonas de forrajeo de la abeja, como en sus sitios de nidificación (Toro et al., 1991). Por otra parte, el planteamiento de *Muscisaxicola* como un depredador importante de *C. tamarugalis*, se basa en observaciones no analizadas cuantitativamente, ni descritas cualitativamente (Toro et al., 1991).

La abeja *C. tamarugalis* presenta un patrón de actividad diaria influido por factores abióticos como la temperatura y el viento (Toro et al., 1996). Su actividad aumenta, desde las primeras horas de la mañana, alcanzando su máximo entre las 10:00 y 12:30 horas, cuando los machos buscan hembras para copular (Toro y Riveros, 1998). Al mediodía, cuando las temperaturas del sustrato superan los 40 °C, los machos migran hacia áreas de alimentación (*P. tamarugo*), mientras las hembras fertilizadas mantienen su actividad de aprovisionamiento del alimento para sus crías (Chiappa y Toro, 1994). Este ciclo asegura la continuidad de su reproducción y el aporte al ecosistema a través de la polinización (Toro et al., 1993).

Por su parte, *M. theresioides* (Donoso-Barros, 1966) (Squamata: Tropiduridae) es un depredador que depende conductualmente de su capacidad de termorregulación para adaptarse a las altas temperaturas del desierto (Mella-Ávila, 2022). Durante el período reproductivo de la abeja, se ha reportado que su dieta se compone en un 73,2 % de esta especie, y su presencia en las áreas de nidificación aumenta con la temperatura (Toro et al., 1996). Aunque está claro que este lagarto es el principal depredador de la abeja (Toro et al., 1996), aspectos clave como los horarios específicos de su actividad máxima o su comportamiento en las áreas de alimentación y reproducción de la abeja permanecen poco estudiados.

A nivel más amplio, este tipo de interacciones refleja cómo las condiciones ambientales y las características biológicas y/o conductuales de los organismos modelan las dinámicas poblacionales y ecológicas. En este caso, la diferencia en la capacidad de regular la temperatura corporal entre el depredador y la presa podría influir en la coexistencia temporal y espacial de ambas especies y en

aspectos demográficos de sus poblaciones (Kindlmann y Dixon, 2001; Murdoch, 1994). En este contexto, resalta la importancia de estudiar los ciclos de actividad diaria entre la abeja y su principal depredador, en asociación con las condiciones ambientales, considerando además la presencia de la abeja en los sectores donde obtiene los principales recursos de su nicho ecológico; alimento y sustrato de nidificación (Toro et al., 1991).

Además, la presión que podría estar ejerciendo la especie propuesta como el principal depredador de la abeja (Toro et al., 1996), puede actuar como un motor de selección natural, incidiendo sobre rasgos vinculados con el éxito reproductivo y la supervivencia de la población de *C. tamarugalis* presente en la Pampa del Tamarugal. Esto es particularmente relevante en el contexto de los cambios climáticos globales, los que podrían alterar las condiciones abióticas y, con ellas, la dinámica entre ambas especies, en un ecosistema tan particular a nivel mundial, como lo es la Pampa del Tamarugal (Castro, 2020).

Comprender estas interacciones es esencial para diseñar estrategias de conservación que consideren no solo a las especies individuales, sino también las relaciones complejas que sostienen los ecosistemas áridos en nuestro país (Toro et al., 1993). Estos estudios no solo contribuyen al conocimiento ecológico, sino que también tienen implicaciones prácticas para la gestión y preservación de especies clave en hábitats extremos. Por lo tanto, la investigación que se presenta a continuación tiene como objetivo responder preguntas clave sobre como varía la actividad de la abeja en presencia de su principal depredador y si esta emplea estrategias para minimizar el riesgo de depredación.

3. CAPÍTULO 1

Título

Relación entre el ciclo de actividad diaria de la abeja *Centris tamarugalis* Toro y Chiappa, 1989 (Hymenoptera: Apidae) y su principal depredador *Microlophus theresioides* (Donoso-Barros, 1966), en la Pampa del Tamarugal, Chile.

Resumen

La abeja nativa *Centris tamarugalis* es una especie solitaria característica de la Pampa del Tamarugal, donde se alimenta principalmente de *Prosopis tamarugo* y utiliza áreas de sustratos arenosos para nidificar, sitios donde se ha documentado que el lagarto *Microlophus theresioides* es el principal depredador de esta abeja. Si bien, se han descrito aspectos generales sobre la actividad diaria de *C. tamarugalis* y *M. theresioides*, se desconoce en detalle como estos patrones de actividad se relacionan entre sí, tanto en áreas de nidificación como de forrajeo de la abeja. En este trabajo, se estudió la variación de la actividad diaria de *C. tamarugalis* respecto de la presencia de *M. theresioides*, en las áreas de forrajeo y nidificación durante su período reproductivo. Para ello, se realizaron 480 horas de videograbaciones entre las 8:00 y 19:00 hrs, distribuidas equitativamente entre la zona de nidificación y forrajeo de la abeja. Se registraron variables abióticas como la temperatura y humedad ambiental, temperatura del suelo donde están los nidos, velocidad del viento y se estimó la abundancia del depredador en ambas zonas del estudio. Los resultados obtenidos, señalan que la abundancia de *M. theresioides* no ejerce una influencia sobre la actividad de *C. tamarugalis*. La actividad de la abeja en los sitios de nidificación estaría regulada por variables ambientales abióticas y no constituye una respuesta etológica a la presencia del lagarto.

Palabras clave

Nidificación, forrajeo, abeja solitaria, ecosistemas áridos.

Abstract

The native bee *Centris tamarugalis* is a solitary species characteristic of the Pampa del Tamarugal, where it primarily feeds on *Prosopis tamarugo* and use sandy substrate areas for nesting. In these sites, the lizard *Microlophus theresioides* has been documented as the main predator of this bee. Although general aspects of the daily activity of *C. tamarugalis* and *M. theresioides* have been described, detailed knowledge about how their activity patterns are related in both nesting and foraging areas of the bee remains unknown. This study investigates the variation in the daily activity of *C. tamarugalis* in relation to the presence of *M. theresioides* in both nesting and foraging areas during the bee's reproductive period. A total of 480 hours of video recordings were conducted between 8:00 AM and 7:00 PM, equally distributed between the nesting and foraging zones. Abiotic variables such as ambient temperature and humidity, soil temperature at the nesting sites, and wind speed were recorded. Additionally, the frequency of the predator was estimated in both study zones. The results indicate that the frequency of *M. theresioides* does not influence the activity of *C. tamarugalis*, which is primarily associated with variations in temperature and wind speed in the nesting zone of the study area. Bee activity at nesting sites is regulated by abiotic environmental variables and does not constitute an ethological response to the presence of the lizard.

Key words

Nesting, Foraging, Solitary bees, Arid ecosystems.

Introducción

Las abejas pertenecen a un grupo de insectos que se caracterizan por una alta dependencia del polen como fuente de proteína para sus diferentes etapas del desarrollo larvario (Michener, 2007). Es un grupo de insectos ampliamente distribuido por todo el mundo (Goulet y Huber, 1993) y considerado, a su vez, como uno de los grupos taxonómicos de insectos más diversos en aspectos biológicos, ecológicos, genéticos y conductuales (Fernández y Sharkey, 2006).

Las abejas han sido utilizadas como importantes modelos para el estudio de la evolución de la sociabilidad (Flores-Prado, 2012; 2023), y se han identificado todos los niveles en este grupo, desde la ausencia total de sociabilidad, lo cual implica un modo de vida solitario, hasta el nivel social más complejo, la eusociabilidad (Costa y Fitzgerald, 2005).

Las hembras de las especies de abejas solitarias se caracterizan por no tener contacto con su progenie (Benton y Owens, 2023). Cada individuo se desarrolla dentro de celdas, aislados de sus hermanos, y la madre nunca está en contacto directo con ellos (Flores-Prado, 2012; 2023). Sin embargo, la hembra maximiza la probabilidad de sobrevivencia de su progenie, por medio de una estrategia de alimentación denominada aprovisionamiento masivo o aprovisionamiento de masas de alimento (Danforth et al., 2019). Esta estrategia, consiste en construir una masa de polen y néctar, a partir de la colecta de estos recursos en las flores que visita. De esta forma, después de muchos viajes de forrajeo, termina de elaborar una masa de alimento dentro de cada celda, sobre la cual deposita un huevo (Flores-Prado, 2023). Las celdas son selladas inmediatamente después de la ovoposición (Benton y Owens, 2023). Las especies solitarias de abejas pueden construir nidos aislados de otras hembras, o agregados en un mismo sustrato, conformando áreas o zonas de nidificación. En estas agregaciones, cada nido es independiente y cada hembra se comporta de forma solitaria durante el proceso de construcción del nido y aprovisionamiento de alimento, sin cooperación evidente entre ellas (Danforth et al., 2019).

Según Danforth et al. (2019), algunas de las principales características que comparten las abejas solitarias, además de su estrategia de nidificación, son ciclos de vida usualmente univoltinos y un acotado período de actividad de los adultos, incluso de solos semanas en algunas especies. Además, están ampliamente distribuidas por las regiones áridas y semiáridas de todo el mundo (Michener, 2007). Uno de los grupos más característicos de abejas solitarias en ambientes áridos y semiáridos de las regiones tropicales y subtropicales, son las abejas colectoras de aceite, cuyas principales tribus representadas en la región neotropical son Tapinotaspidini y Centridini (Barbieri et al., 2022). Estas tribus están presente en Chile: Tapinotaspidini representada por 6 especies y Centridini por 12 (Montalva y Ruz, 2023). En Chile, la totalidad de especies de la tribu Centridini de la subfamilia Apinae, son del género *Centris* (Montalva y Ruz, 2023).

La abeja nativa *Centris tamarugalis* (Hymenoptera: Apidae), es una especie endémica de Chile, que

presenta las características de una especie solitaria, en cuanto a la ausencia de contacto entre las abejas adultas y la progenie en desarrollo, el aprovisionamiento de masas de alimento que efectúan las hembras y el comportamiento solitario durante el proceso de construcción del nido y aprovisionamiento de alimento (Revisión en Flores-Prado, 2021). Aunque se ha propuesto que es una especie solitaria con nidificación agregada, la presencia de dos hembras compartiendo un mismo orificio de ingreso a los nidos, sugiere que puede ser una especie comunal (Revisión en Flores- Prado, 2021). Esta especie también presenta un acotado período de actividad de los adultos y un ciclo de vida usualmente univoltino (Chiappa y Toro, 1994), que se ha reportado nidificando en suelos arenosos (Figura 1a, 1c) en las zonas intermedias del norte grande, entre las regiones de Tarapacá y Antofagasta, típicamente en la Pampa del Tamarugal (Toro y Chiappa, 1989). Fue descrita en 1989 por Toro y Chiappa, como una subespecie de *Centris mixta* (Friese, 1904), identificada en aquel entonces como *Centris mixta tamarugalis* (Toro y Chiappa, 1989). Fue reportada para las localidades de La Tirana, Pica, Pintados, La Pampa del Tamarugal (Región de Tarapacá) y Quillagua. Esta última, correspondiente a la única localidad de la Región de Antofagasta en que se ha registrado la especie (Toro y Chiappa, 1989; Vivallo et al., 2003).

C. tamarugalis, se caracteriza morfológicamente por poseer un tegumento predominantemente negro en las hembras (Figura 1d). Específicamente, en el tergo 5 y una placa basitibial levemente surcada (Vivallo et al., 2003), mientras que los machos poseen una densa pilosidad blanquecina en el metasoma y patas, con un tergo 5 predominantemente negro (Zanella, 2002). Ha sido descrita como un eficiente polinizador de especies arbóreas de la región, como *Prosopis alba*, *Prosopis tamarugo* y *Prosopis atacamensis* (Chiappa et al., 1997), cuyas inflorescencias corresponden a los principales recursos florales presentes en las áreas de alimentación y nidificación que utiliza la abeja. *P. tamarugo* (Figura 1b), es el árbol más abundante en la Pampa del Tamarugal (Toro y Chiappa, 1989), donde *C. tamarugalis* ha sido considerada el polinizador más importante de este árbol (Toro et al., 1993). Chiappa et al. (1997) describen el comportamiento de visitas florales de esta especie, sobre tamarugo: rápidos cambios entre las inflorescencias y los árboles, lo que sugiere la extracción del néctar más superficial y accesible de sus flores, principalmente, favoreciendo una mayor eficiencia de polinización, debido al alto número de flores que las abejas pueden visitar. La alta actividad de visitas florales que Toro y Chiappa (1989), Toro et al. (1993) y Chiappa et al. (1997) observaron, señalan a *P. tamarugo* como el principal recurso utilizado por *C. tamarugalis* en la

Pampa del Tamarugal. Esta alta demanda de recursos florales (polen y néctar) que las abejas realizan sobre *P. tamarugo*, se explica por la necesidad de aprovisionar a la progenie de alimento durante la época de nidificación (Chiappa y Toro, 1994). Aunque no se ha informado con precisión la extensión temporal de la época de nidificación de *C. tamarugalis*, se ha señalado que la actividad de visita floral de las poblaciones de la abeja en la Pampa del Tamarugal ocurre entre septiembre y noviembre, lo que corresponde al período de floración de *P. tamarugo* (Toro et al., 1991). Aunque este período de nidificación es a nivel poblacional, de acuerdo con observaciones preliminares llevadas a cabo durante los años 2019, 2021 y 2022, la duración del período de construcción de nidos y aprovisionamiento de alimentos a escala grupal (i.e., en una misma área de nidificación) dura 3 semanas, aproximadamente.

La época de apareamiento de *C. tamarugalis* en la Pampa del Tamarugal, ocurre principalmente durante el mes de octubre, con un decaimiento en la presencia de adultos hacia diciembre a lo largo de toda su distribución (Toro et al., 1996). Según describe Toro et al. (1991), los ejemplares machos de *C. tamarugalis* son los primeros en activarse dentro de las áreas de nidificación, incrementando su abundancia drásticamente entre las 10:30 y 12:00 horas, coincidente con la mayor abundancia de emergencias de las hembras de sus nidos y con ello, un aumento de actividad vinculada a conductas de apareamiento. Esta actividad declina al iniciar la tarde, con el aumento de la temperatura en el área de nidificación. Como consecuencia de la actividad temprana de algunos individuos en las áreas de nidificación, Toro et al. (1991) observaron visitas de forrajeo en las flores de *P. tamarugo* durante las primeras horas del día. Esta actividad de forrajeo se reduce, notablemente, después de las 10:00 horas. Complementariamente, los machos de *C. tamarugalis* presentan una tendencia a frecuentar los *P. tamarugo* durante la tarde, en horas posteriores a la actividad reproductiva en el área de nidificación, mientras que las hembras ya fertilizadas, forrajean durante todo el día de forma sistemática para reunir el alimento de su progenie (Toro et al., 1993).

El principal depredador de *C. tamarugalis* durante su actividad reproductiva es el lagarto *Microlophus theresioides* (Squamata: Tropiduridae) o lagarto corredor de Pica (Toro et al., 1991; 1996), actuando con mayor intensidad en las áreas de nidificación (Toro et al., 1996). Este lagarto es una especie endémica presente en los valles y precordillera de las regiones de Tarapacá y Antofagasta (Mella, 2017). Habita tanto en las áreas desprovistas de vegetación (Figura 1e), como

en las áreas de *Prosopis* en la Pampa del Tamarugal (Figura 1f), utilizando una gran variedad de sustratos y microhábitats (Mella-Ávila, 2022). De acuerdo con las observaciones de Toro et al. (1996), durante el período reproductivo de *C. tamarugalis*, estos lagartos se observan con mayor abundancia en las áreas de nidificación, mientras que, durante el período no reproductivo de la abeja, es más frecuente observarlos entre los tamarugos. Los autores analizaron 23 muestras fecales de estos lagartos colectadas en las áreas de nidificación durante el inicio del período reproductivo (octubre) de *C. tamarugalis*. El 73,2% del material examinado correspondió a individuos de esta abeja. Toro et al. (1996) señalan al lagarto *M. theresioides* como el principal depredador de *C. tamarugalis* durante el período de actividad reproductiva de la abeja, disminuyendo solo por el declive natural que experimentan las poblaciones de *C. tamarugalis* al finalizar su ciclo univoltino (Toro et al., 1991; 1996).

En lagartos del género *Microlophus*, se ha reportado que durante los meses más cálidos (primavera y verano), presentan una actividad relativamente constante a través del día (Catenazzi et al., 2005), disminuyendo durante las horas de mayor temperatura (mediodía), similar a lo reportado para otros lagartos de climas desérticos (Vidal et al., 2011). Las especies de *Microlophus* pertenecientes al grupo Peruvianus, del cual es parte *M. theresioides*, presentan una amplia plasticidad conductual para regular su temperatura corporal (Sepúlveda et al., 2008), ajustando su comportamiento al hacer uso de los diferentes microhábitats en función de la oferta de presas (Vidal et al., 2011), o en función de la oferta térmica (i.e., áreas con mayor o menor exposición solar) (Mella-Ávila, 2022). Así, en esta interacción depredador-presa, *M. theresioides* podría modular la actividad de *C. tamarugalis*, dada su alta capacidad como depredador para adquirir su temperatura de activación (Catenazzi et al., 2005). Sin embargo, como ocurre en otros lagartos depredadores de ambientes desérticos, sus cuerpos de mayor tamaño requieren de mayor tiempo de exposición solar al inicio de su actividad diaria, en comparación con un insecto (Vidal et al., 2011).

Si bien, Toro et al. (1996), señalan que la abundancia de *M. theresioides* en las áreas de nidificación aumenta durante el período reproductivo de la abeja, no se entregan antecedentes respecto a los horarios de mayor o menor intensidad de la presencia del depredador en estas áreas. Por otro lado, la mayor actividad reproductiva de *C. tamarugalis* ha sido descrita entre las 10:00 y 12:30 hrs. Por lo tanto, las diferencias entre las capacidades de adquirir temperatura entre estos organismos (*M.*

theresioides y *C. tamarugalis*), podrían favorecer el éxito reproductivo de algunos individuos por sobre otros. Por otra parte, Toro et al. (1991) señalan que los machos de las abejas migran hacia los tamarugos después del período del día de mayor actividad reproductiva, pero no reportan la actividad del depredador en estas áreas que constituyen las zonas de forrajeo de la abeja. Adicionalmente, en las últimas horas del ciclo de actividad diaria de *C. tamarugalis*, los machos se desplazan al área de nidificación para refugiarse en los túneles (Toro et al., 1991). Sin embargo, se desconoce si este horario puede o no constituir un nuevo momento de exposición de la abeja a estos eficientes depredadores (Sepúlveda et al., 2008).

Si la actividad diaria de *C. tamarugalis* en las áreas de nidificación y de forrajeo durante el período reproductivo de la abeja, varía dependiendo de la mayor o menor presencia de *M. theresioides*, es esperable que, durante los períodos de menor abundancia de este depredador, la abeja *C. tamarugalis* aumente su actividad sobre el sustrato en las áreas de nidificación y sobre las flores de *P. tamarugo*. Considerando esta hipótesis, el objetivo de este trabajo fue analizar los patrones de actividad diaria de *C. tamarugalis*, durante su período reproductivo, tanto en sus áreas de nidificación como de forrajeo, vinculados a la abundancia en que su principal depredador, *M. theresioides*, se observa entre ambas zonas, en la Pampa del Tamarugal.



Figura 1: (A) Ejemplar hembra de *C. tamarugalis*, saliendo de su nido. (B) Inflorescencias de *P. tamarugo*. (C) Machos de *C. tamarugalis* sobrevolando la zona de nidificación. (D) Hembra de *C. tamarugalis* en zona de forrajeo. (E) Ejemplares de *M. theresioides* en zona de nidificación y (F) zona de forrajeo de *C. tamarugalis*.

Metodología

Durante el mes de octubre de 2023 y 2024, se realizaron 2 campañas de trabajo de campo, respectivamente, en el área de estudio ubicada en la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal en la Región de Tarapacá, Chile (Figura 2). Las campañas consideraron 4 y 6 días de registro efectivo, respectivamente, sumando con ello un período total de 10 días. Durante ambas campañas, se efectuó el registro de datos en las mismas áreas de nidificación y conjunto perimetral de tamarugos (*P. tamarugo*). Estas zonas de actividad de la abeja *C. tamarugalis* fueron delimitadas e identificadas como "zona de nidificación" y "zona de forrajeo" (Figura 2).

Para analizar los patrones de actividad diaria durante el período reproductivo de *C. tamarugalis*, se estimó la tasa de actividad de *C. tamarugalis* y la abundancia con que *M. theresioides* fue observado, en las zonas de nidificación y forrajeo de la abeja. Para esto, se implementó un sistema de registro directo conducente a la elaboración de repertorios de actividad conductual para la abeja (Carranza, 2000) a partir de grabaciones de video. Para registrar la presencia del lagarto en ambas zonas de actividad de la abeja, se efectuaron transectos de 100 metros (McDiarmid et al., 2012). Además, se realizaron mediciones de variables abióticas como la temperatura (°C), humedad relativa (%) y velocidad del viento (m/s).

De acuerdo con observaciones preliminares realizadas previas al registro de datos, en que se estableció el horario de inicio y de cese de la actividad de *C. tamarugalis* en los sitios de estudio, se delimitaron 6 segmentos horarios, de una hora cada uno. En cada uno de estos segmentos, se registraron las variables abióticas, así como también de la actividad de *C. tamarugalis* y de la abundancia de *M. theresioides*, en ambas zonas de actividad (nidificación y forrajeo) de la abeja. Esto, con el objetivo de representar diferentes tramos horarios, que abarquen la extensión completa de la actividad diaria de ambas especies. Los tramos fueron: a) 8:00-9:00, b) 10:00-11:00, c) 12:00-13:00, d) 14:00-15:00, e) 16:00-17:00 y f) 18:00-19:00. Estos segmentos, fueron monitoreados durante los 10 días de registros. El detalle de las metodologías implementadas se presenta a continuación:



Figura 2: Referencias y ubicación geográfica del área de estudio en la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal, Región de Tarapacá, Chile. Distribución de las zonas de nidificación y forrajeo de *C. tamarugalis*, instalación de cámaras y transectos para el monitoreo de *M. theresioides*.

Registro de actividad de C. tamarugalis

Se montaron diariamente 8 cámaras de video tipo "Action camera - Full HD" en las zonas de actividad de la abeja (4 en sitio de nidificación y 4 en sitio de forrajeo). Se efectúo una selección aleatoria de los puntos específicos donde se montaron las cámaras; cada uno de los 10 días de observación se escogió un sector particular dentro del área de nidificación, y se identificaron 10 orificios de entrada a los nidos que estuvieran separados al menos 50 metros entre sí. Se enumeraron del 1 al 10 y se seleccionaron aleatoriamente 4 orificios utilizando la aplicación Random: All Things Generator 2.10.33 (iPhone®). Este procedimiento se repitió en las zonas de forrajeo, escogiendo aleatoriamente 4 tamarugos.

Las 8 cámaras fueron acondicionadas para el registro continúo por un período mínimo diario de 12 horas de autonomía. Para esto, se utilizaron diariamente 16 tarjeras de memoria de 32 GB (2 cámara/día) y 8 baterías auxiliares de 10.000 mAh, para cada cámara. Las 4 cámaras se ubicaron diariamente en la zona de nidificación a distancias mínimas de 50 m entre ellas, según los resultados de la selección aleatoria de los nidos. Mientras que las 4 cámaras de la zona de forrajeo se ubicaron en los distintos tamarugos seleccionados aleatoriamente, considerando a lo menos 100 m de distancia, entre ellos. Lo anterior, para asegurar una independencia estadística entre los registros de ambas áreas. Antes de instalar cada cámara en las zonas de nidificación, se corroboró la presencia de nidos y se delimitó, sobre el sustrato, un cuadrante de 1 m² (Figura 3a). Para el registro de la actividad de la abeja en la zona de forrajeo, las cámaras se posicionaron a 1,5 m de altura, aproximadamente, y a 60 cm de las inflorescencias de *P. tamarugo*. Esto permitió un campo visual de grabación (observación) de 1 m² para cada cámara (Figura 3b).

Registro de M. theresioides

Para registrar la presencia y cuantificar la abundancia de *M. theresioides*, se implementó la metodología de transecto para el registro directo mediante avistamientos (McDiarmid et al., 2012) de los ejemplares presentes del lagarto en ambas zonas de actividad de la abeja (nidificación y forrajeo). Estos consistieron en un recorrido pedestre de 100 m de longitud, donde se contabilizó el número de lagartos observados de *M. theresioides* en cada uno de estos recorridos. Los transectos

fueron realizados por un observador, el cual se desplazó en una sola dirección por un tiempo estandarizado de 15 minutos, procurando evitar dobles conteos, para lo cual, se mantuvo un recorrido a velocidad constante, registrando solo aquellos individuos observados en el campo visual, a favor de la dirección de desplazamiento (McDiarmid et al., 2012). Se implementaron diariamente 4 transectos en la zona de nidificación y 4 transectos en la zona de forrajeo de la abeja, por cada uno de los 6 segmentos horarios mencionados anteriormente. Cada recorrido fue asociado diariamente a un cuadrante de medición para la actividad de *C. tamarugalis*, durante los 10 días de registro.

Registro de variables abióticas

En la zona de nidificación, durante los 6 segmentos horarios seleccionados, se midió la humedad relativa (%) y la temperatura (°C) presente a 1 cm sobre el suelo, aproximadamente, además de la temperatura a 15 cm de profundidad en el suelo. En la zona de forrajeo, durante estos mismos 6 segmentos horarios, se registró la temperatura y la humedad relativa bajo la cobertura del mismo tamarugo (*P. tamarugo*), a 1 cm sobre el suelo, aproximadamente. La velocidad del viento (m/s) se midió a 2 m sobre la superficie del suelo, en un punto intermedio entre la zona de nidificación y de forrajeo, para cada rango horario.

Para medir la velocidad del viento se utilizó un anemómetro digital (Figura 3c). La temperatura bajo el sustrato con un termómetro digital de suelo (Figura 3d), mientras que la temperatura y humedad relativa en la superficie de la zona de nidificación (Figura 3e) y bajo el follaje de los tamarugos (Figura 3f), fue medida con un termohigrómetro digital.

Estimación de la tasa actividad de C. tamarugalis y la abundancia de M. theresioides

A partir de las videograbaciones en las zonas de nidificación de *C. tamarugalis*, se contabilizó el número de vuelos (vuelos/min), las entradas hacia (entradas/min) y salidas desde los nidos (salidas/min), así como también el número de eventos conductuales desplegados en torno a los nidos (eventos/min), por ejemplo, hembras sacando arena de sus nidos, individuos posados y detenidos sobre el sustrato y aglomeraciones de machos. A partir del número total de estas acciones observadas, se estimó la tasa de actividad de *C. tamarugalis* para cada uno de estos segmentos

horarios, en función del tiempo (actividad/min). Por su parte, para estimar la tasa de actividad de la abeja en la zona de forrajeo, se contabilizó el número de vuelos (vuelos/min) y visitas florales registradas por cada segmento horario (visitas/min). Así mismo, a partir del total de estas acciones se estimó la tasa de actividad de *C. tamarugalis* en la zona de forrajeo (actividad/min).

La presencia de *M. theresioides* se estimó a partir de la abundancia registrada en cada uno de los transectos implementados, según segmento horario, en ambas zonas de actividad de la abeja (nidificación y forrajeo) y se expresó como el número de individuos observados por transecto (ind/Tr).

Análisis de información

En total, se obtuvo 480 horas de observación distribuidas en los 6 segmentos horarios establecidos, correspondientes a 240 horas de registro de videograbaciones en la zona de nidificación y 240 horas en la zona de forrajeo de *C. tamarugalis*. Además, se tuvo información de 240 transectos para medir la abundancia de *M. theresioides* en cada zona de actividad de la abeja, más el registro de 60 eventos de medición de variables abióticas.

A partir de la información obtenida, se elaboró una base de datos y se realizaron las siguientes pruebas estadísticas:

Para la evaluación de supuestos de normalidad de las variables evaluadas, se implementó la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk, 1965), mientras que para la evaluación de homogeneidad de varianza se utilizó la prueba de Levene (Gastwirth et al., 2009). Los resultados de ambas pruebas señalaron una distribución no paramétrica de los datos obtenidos para las variables evaluadas, por tanto, para detectar diferencias estadísticas entre las medias de los grupos de datos asociados a cada segmento horario y zona de actividad de *C. tamarugalis*, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (Theodorsson-Norheim, 1986), mientras que para identificar los pares de grupos que presentan diferencias significativas en los parámetros evaluados, se ejecutó la prueba Dunn, incluido factor de corrección de Bonferroni (Sture, 1979). Para estos análisis, se utilizó el software IBM SPSS Statistics® versión 25. Mientras que, para evaluar la relación entre la actividad de *C. tamarugalis* y la abundancia de *M. theresioides*, en ambas zonas de actividad de la abeja (nidificación y forrajeo), se ejecutó un

análisis de relaciones mediante un modelo lineal mixto generalizado (GLMM), considerando además las variables abióticas registradas en cada zona de actividad y segmento horario en estudio. Para evaluar el poder estadístico del GLMM ejecutado, se consideró la Prueba de verosimilitud "Likelihood Ratio Test" o "LR Test", con el objetivo de identificar, si el modelo con efectos aleatorios (variables abióticas) explica significativamente mejor la relación entre las variables estudiadas, que el modelo sin estos efectos (interacción única entre la abeja y su depredador), a través del estadístico de "chibar2" (Islam et al., 2022). Que, en caso contrario, podría ser explicado por efectos de colinealidad. Estos análisis (GLMM y LR Test) fueron realizados con el software STATA® versión 14.



Figura 3: (A) Cámaras para el registro de la actividad de *C. tamarugalis* en la zona de nidificación y (B) zona de forrajeo de la abeja. (C) Medición de velocidad del viento, (D) temperatura bajo el sustrato, (E) sobre la superficie de los nidos y (F) bajo el dosel de *P. tamarugo*.

Resultados

Zona de nidificación de C. tamarugalis

Los resultados de la medición de las variables abióticas obtenidas en la zona de nidificación del estudio (Tabla 1), señalan temperaturas que oscilan a nivel de superficie del sustrato en los nidos, desde los 23,48 ± 2,69 °C en el segmento A del registro horario, hasta 44,03 ± 4,11 °C en el segmento D. La temperatura a los 15 cm de profundidad, bajo el sustrato de nidificación osciló entre los 21,01 ± 0,71 °C (segmento A) y los 39,5 ± 2,8 °C (segmento E). La humedad relativa sobre la superficie del sustrato fluctúo entre el 12 ± 3,14 % (segmento E) y el 38,6 ± 2,04 % (segmento A). La velocidad del viento en esta zona de actividad de la abeja, fluctúo entre los 0,43 ± 0,42 m/s (segmento A) y los 4,77 ± 1,25 m/s (segmento E).

Respecto de la cuantificación de la tasa de actividad de *C. tamarugalis* en la zona de nidificación, en la Tabla 1 se puede observar la tasa de vuelos (vuelos/min), la tasa de entradas a los nidos (entradas/min), la tasa de salidas de los nidos (salidas/min) y la tasa de eventos conductuales desplegadas durante el período de observación (eventos/min). Producto de la sumatoria de estas variables, se obtuvo la tasa de actividad de *C. tamarugalis* (actividad/min) en la zona de nidificación, para cada segmento horario del estudio (Tabla 1). Se observa que la mayor tasa de actividad ocurrió en el segmento A, pero esta decae progresivamente a medida que transcurre el día (segmentos B, C, D y E), con un leve aumento en el segmento F.

Tabla 1. Medias registradas para las variables medidas en la zona de nidificación de *C. tamarugalis*.

Variables	Segmentos horarios					
	A (8:00-9:00)	B (10:00-11:00)	C (12:00-13:00)	D (14:00-15:00)	E (16:00-17:00)	F (18:00-19:00)
TS (°C)	23,48 ± 2,69	27,85 ± 2,04	37,38 ± 3,99	44,03 ± 4,11	42,98 ± 2,41	38,72 ± 2,16
TU (°C)	21,01 ± 0,71	23,24 ± 0,99	29,93 ± 1,46	38 ± 1,71	39,5 ± 2,8	37,15 ± 2,29
Humedad (%)	38,6 ± 2,04	29,8 ± 3,07	18,67 ± 1,97	13,8 ± 3,2	12 ± 3,14	14,94 ± 3,6
Viento (m/s)	0,43 ± 0,42	0,98 ± 0,66	2,07 ± 0,73	4,37 ± 1,08	4,77 ± 1,25	4,69 ± 0,77
Vuelos/min	95,42 ± 64,21	57,6 ± 30,54	25,35 ± 15,27	5,18 ± 3,01	1,65 ± 0,93	7,53 ± 2,47
Entradas/min	2,53 ± 1,87	2,09 ± 2,73	0,94 ± 0,85	0,32 ± 0,32	0,43 ± 0,25	0,79 ± 1,42
Salidas/min	3,05 ± 2,02	2,56 ± 2,37	1,29 ± 0,99	0,36 ± 0,36	0,19 ± 0,11	0,27 ± 0,43
Eventos/min	0,49 ± 0,33	0,18 ± 0,36	0,01 ± 0,02	0	0,01 ± 0,02	0,03 ± 0,07
Actividad/min*	101,48 ± 67,36	62,44 ± 32,81	27,6 ± 16,37	5,86 ± 3,55	2,28 ± 0,97	8,62 ± 1,38
Ind/Tr**	0,63 ± 0,62	1,88 ± 1,63	1,6 ± 1,55	0,95 ± 1,12	0,38 ± 0,58	0,6 ± 0,7

TS (°C): temperatura registrada a nivel de superficie del sustrato de nidificación. TU (°C): Temperatura, registrada bajo 10 cm de la superficie del sustrato de nidificación. *Tasa de actividad estimada para *C. tamarugalis* producto de la sumatoria del número de vuelos, entradas y salidas de los nidos, además de eventos conductuales observados en cada segmento de horario de registro, en función del tiempo (min). **Abundancia registrada de *M. theresioides* (ind) en cada transecto implementado (Tr) según segmento horario en estudio.

Los resultados de las pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianza (Levene), indican un comportamiento no paramétrico de los datos obtenidos para ambas especies (Anexo1). Se identificó una distribución binomial negativa para la distribución de la abundancia de la tasa de actividad de la abeja y la abundancia de su depredador (Anexo 2).

Los análisis no paramétricos utilizados para identificar diferencias significativas respecto de la media de la tasa de actividad de la abeja *C. tamarugalis*, en la zona de nidificación (Prueba de Kruskal-Wallis y Dunn con ajuste de Bonferroni), señalaron diferencias significativas entre las medias de la tasa de actividad observada ($p < 0,0001$) entre 10 pares de segmentos horarios (Tabla 2). Dado estos resultados, se identificó que los segmentos horarios A, B y C presentan diferencias significativas respecto de la actividad observada en los segmentos D, E y F, los cuales se caracterizaron por una baja tasa de actividad de *C. tamarugalis*. El ciclo de actividad diaria de *C. tamarugalis* finaliza con un aumento significativo de la tasa de actividad hacia el segmento F ($p = 0,000$), como se puede constatar en la Figura 4.

Tabla 2. Resultados Prueba Dunn con ajuste de Bonferroni, para la actividad de *C. tamarugalis* y la abundancia **de *M. theresioides* entre pares de segmentos de registro horario en la zona de nidificación.**

PS	Tasa de actividad de *C. tamarugalis*				Abundancia de *M. theresioides*			
	EC	Error	Desv	p	EC	Error	Desv	p
D-A	119,438	15,524	7,694	0,000*	-9,650	14,492	-0,666	1,000
E-A	157,375	15,524	10,137	0,000*	20,837	14,492	1,438	1,000
D-B	118,638	15,524	7,642	0,000*	36,400	14,492	2,512	0,180
E-B	156,575	15,524	10,086	0,000*	66,888	14,492	4,615	0,000*
D-C	83,675	15,524	5,390	0,000*	25,300	14,492	1,746	1,000
F-A	90,050	15,524	5,801	0,000*	4,263	14,492	0,294	1,000
E-C	121,612	15,524	7,834	0,000*	55,788	14,492	3,850	0,002*
F-B	89,250	15,524	5,749	0,000*	50,312	14,492	3,472	0,008*
E-F	-67,325	15,524	-4,337	0,000*	-16,575	14,492	-1,144	1,000
F-C	54,288	15,524	3,497	0,007*	39,212	14,492	2,706	0,102
E-D	37,938	15,524	2,444	0,218	30,488	14,492	2,104	0,531
C-A	35,763	15,524	2,304	0,319	-34,950	14,492	-2,412	0,238
C-B	34,962	15,524	2,252	0,365	11,100	14,492	0,766	1,000
D-F	-29,387	15,524	-1,893	0,875	13,912	14,492	0,960	1,000
B-A	0,800	15,524	0,052	1,000	-46,050	14,492	-3,178	0,022*

* $p < 0,05$: Entre los pares de segmentos horarios comparados existen diferencias significativas en sus medias. PS: Pares de segmentos horarios en contraste. EC: Estadístico de contraste de la Prueba Dunn, estimación de error (Error) y desviación de contraste (Desv).

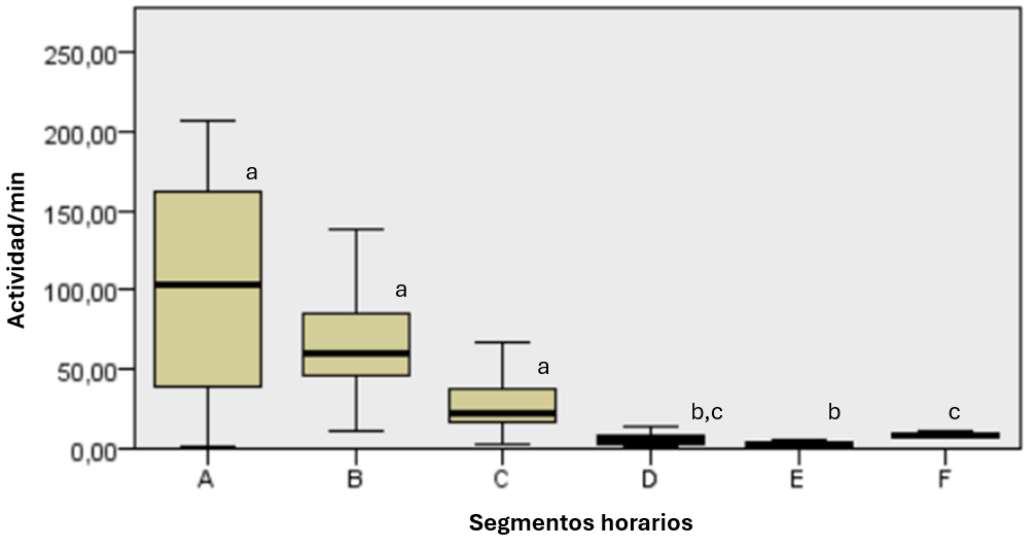


Figura 4: Medias de la tasa de actividad de *C. tamarugalis*, registrada en la zona de nidificación de la abeja en cada segmento horario en estudio. Grupos de datos que comparten a lo menos un índice con la misma letra, no presentan diferencias significativas entre las medias de la tasa de actividad registrada.

Respecto de la abundancia con la cual fue observado *M. theresioides* en la zona de nidificación de *C. tamarugalis*, se identificó que los segmentos horarios B y C concentraron la mayor abundancia de registros del lagarto (i.e., la mayor abundancia), con medias de 1,88 ± 1,63 y 1,6 ± 1,55 individuos por transecto (ind/Tr), respectivamente. Mientras que, las menores abundancias fueron detectadas en los segmentos E y F (Tabla 2). Los resultados de las pruebas no paramétricas (Prueba de Kruskal-Wallis y Dunn con ajuste de Bonferroni), permitieron identificar diferencias significativas en la abundancia con la cual fue observado *M. theresioides* en esta zona de actividad de la abeja (p = 0,000). Se identificaron 4 pares de segmentos horarios del estudio con diferencias significativas, respecto a la abundancia de *M. theresioides* (Tabla 2). Se registró un aumento significativo de la abundancia del lagarto durante el segmento horario B, respecto del segmento A (p = 0,022) del ciclo de actividad del estudio. Los segmentos B, C y D, registraron las medias de actividad más altas, los cuales, no registraron diferencias significativas entre sí (Tabla 2). A sí mismo, los segmentos A, E y F, no registraron diferencias significativas en las medias de la abundancia del lagarto. Estos segmentos, se caracterizaron por una baja abundancia general de *M. theresioides*, sin diferencias significativas entre ellos (Figura 5).

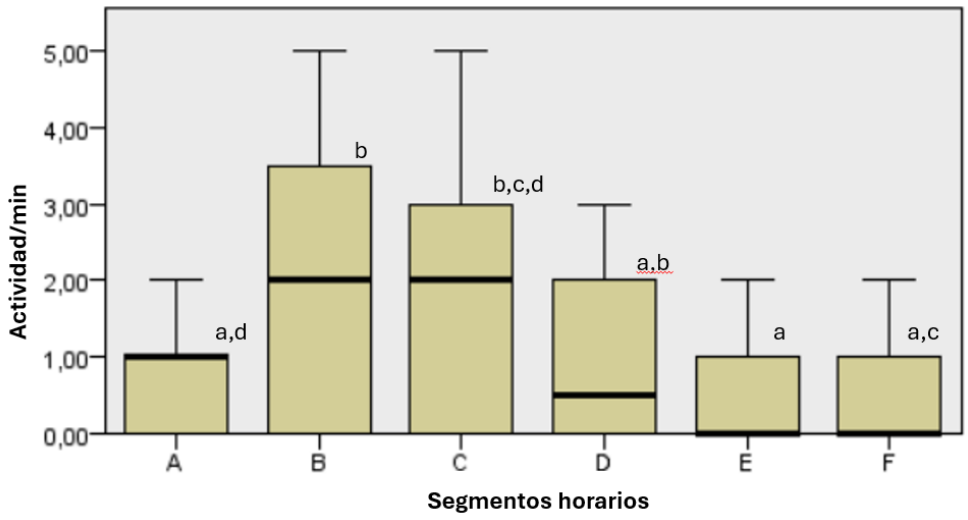


Figura 5: Medias de la abundancia de *M. theresioides*, registrada en la zona de nidificación de la abeja en cada segmento horario en estudio. Grupos de datos que comparten a lo menos un índice con la misma letra, no presentan diferencias significativas entre las medias de la abundancia registrada.

Zona de forrajeo de C. tamarugalis

Los resultados de la medición de las variables abióticas obtenidas en esta zona de actividad de *C. tamarugalis* (Tabla 3), indican temperaturas que oscilan bajo el dosel de *P. tamarugo*, entre los 18,85 ± 0,93 °C en el segmento horario (A), hasta 33,53 ± 2,03 °C y 33,32 ± 2,94 °C, en los segmentos D y E, respectivamente. La humedad relativa en el dosel de *P. tamarugo*, fluctúo entre el 16,7 ± 6,33 % (segmento D) y el 43,7 ± 3,71 % (segmento A). La velocidad del viento en esta zona de actividad de la abeja, fluctúo entre los 0,43 ± 0,42 m/s (segmento A) y los 4,77 ± 1,25 m/s (segmento E).

Respecto de la cuantificación de la tasa actividad de *C. tamarugalis* en la zona de forrajeo del estudio, se obtuvo para cada segmento horario la tasa de vuelos (vuelos/min) y la tasa de visita floral en *P. tamarugo* (visitas/min), además de la tasa de actividad de la abeja (actividad/min), que corresponde a la suma de vuelos y visitas por minuto (Tabla 3).

Tabla 3. Medias registradas para las variables medidas en la zona de forrajeo de *C. tamarugalis*.

Variables	Segmentos horarios					
	A (8:00-9:00)	B (10:00-11:00)	C (12:00-13:00)	D (14:00-15:00)	E (16:00-17:00)	F (18:00-19:00)
Temperatura (°C)	18,85 ± 0,93	23,49 ± 1,2	30,46 ± 3,08	33,53 ± 2,03	33,32 ± 2,94	27,89 ± 4,28
Humedad (%)	43,7 ± 3,71	36,3 ± 5,28	26,6 ± 5,99	16,7 ± 6,33	19,3 ± 6,28	24,6 ± 8,76
Viento (m/s)	0,43 ± 0,42	0,98 ± 0,66	2,07 ± 0,73	4,37 ± 1,08	4,77 ± 1,25	4,69 ± 0,77
Vuelos/min	0,22 ± 0,08	1,05 ± 0,49	0,35 ± 0,12	0,59 ± 0,42	0,27 ± 0,11	0,17 ± 0,05
Visitas/min	0,18 ± 0,09	0,27 ± 0,13	0,14 ± 0,09	0,22 ± 0,17	0,11 ± 0,05	0,08 ± 0,05
Actividad/min*	0,4 ± 0,12	1,32 ± 0,56	0,49 ± 0,12	0,81 ± 0,56	0,38 ± 0,13	0,25 ± 0,08
Individuos/Tr**	0,6 ± 0,66	0,6 ± 0,7	0,65 ± 0,76	1,33 ± 1,39	0,98 ± 1,01	0,53 ± 0,59

*Tasa de actividad estimada para *C. tamarugalis* producto de la sumatoria entre el número de vuelos y visitas florales observadas en cada segmento de horario de registro, en función del tiempo (min). **Abundancia registrada de *M. theresioides* (ind) en cada transecto implementado (Tr), según segmento horario en estudio.

En la zona de actividad de forrajeo de *C. tamarugalis* se identificaron diferencias significativas (Prueba de Kruskal-Wallis y Prueba Dunn, con ajuste de Bonferroni) entre las medias de la tasa de actividad observada (p = 0,000). Se identificaron estas diferencias en 10 pares de segmentos horarios contrastados (Tabla 4). El segmento B, presentó la mayor tasa de actividad de *C. tamarugalis* con diferencias significativas respecto a los 5 segmentos horarios restantes. El ciclo de actividad en esta zona se caracterizó por un aumento significativo de la tasa de actividad entre los segmentos (A) y (B) (p = 0,000), seguido por una disminución de esta actividad en el segmento (C) (p = 0,000), el cual no presentó diferencias significativas con los segmentos horarios posteriores (D) y (E), siendo el

segmento F, el que registró la menor tasa de actividad para la abeja en la zona de forrajeo (p = 0,049) (Figura 6).

Tabla 4. Resultados Prueba Dunn con ajuste de Bonferroni, para la actividad de *C. tamarugalis*, entre pares de segmentos de registro horario en la zona de forrajeo.

PS	Tasa de actividad *de C. tamarugalis*			
	EC	Error	Desv	p
F-E	45,638	15,520	2,941	0,049*
F-A	52,650	15,520	3,392	0,010*
F-C	80,912	15,520	5,213	0,000*
F-D	95,825	15,520	6,174	0,000*
F-B	160,425	15,520	10,337	0,000*
E-A	7,013	15,520	0,452	1,000*
E-C	35,275	15,520	2,273	0,345
E-D	50,188	15,520	3,234	0,018*
E-B	114,787	15,520	7,396	0,000*
A-C	-28,262	15,520	-1,821	1,000
A-D	-43,175	15,520	-2,782	0,081
A-B	-107,775	15,520	-6,944	0,000*
C-D	-14,912	15,520	-0,961	1,000
C-B	79,513	15,520	5,123	0,000*
D-B	64,600	15,520	4,162	0,000*

* p < 0,05: Entre los pares de segmentos horarios comparados existen diferencias significativas en sus medias de la tasa de actividad para *C. tamarugalis*. PS: Pares de segmentos horarios en contraste. EC: Estadístico de contraste de la Prueba Dunn, estimación de error (Error) y desviación de contraste (Desv).

Respecto de la variación de la abundancia con la cual fue observado *M. theresioides* en esta zona de actividad para la abeja (Figura 7), no se registraron diferencias significativas entre los segmentos horarios del estudio (Prueba de Kruskal-Wallis, p = 0,099). La mayor media de la abundancia registrada de *M. theresioides* en las zonas de forrajeo de la abeja, fue de 1,33 ± 1,39 (ind/Tr), registrada en el segmento (D), entre las 14:00 y 15:00 hrs, mientras que su media menor, fue registrada en el segmento horario (F) con una media de 0,53 ± 0,59 (ind/Tr).

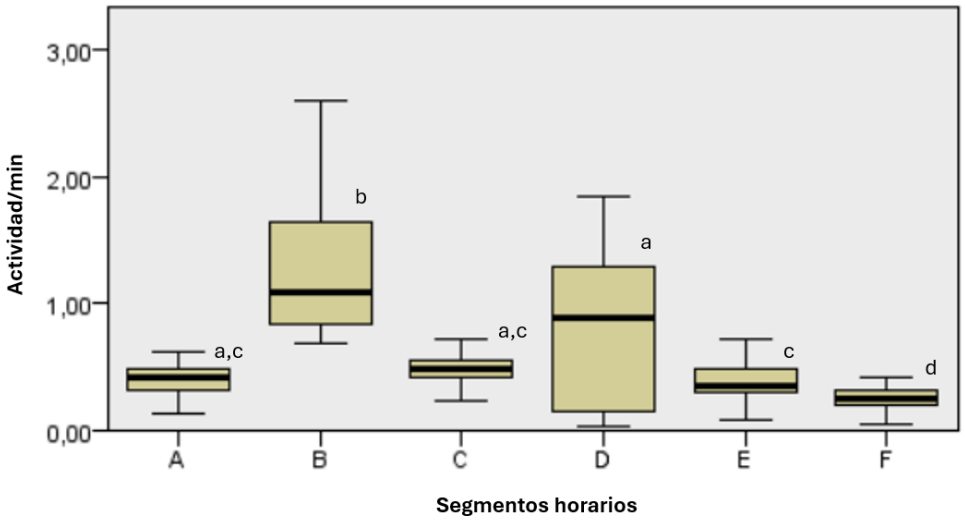


Figura 6: Medias de la tasa de actividad de *C. tamarugalis*, registrada en la zona de forrajeo de la abeja en cada segmento horario en estudio. Grupos de datos que comparten a lo menos un índice con la misma letra, no presentan diferencias significativas entre las medias de la tasa de actividad registrada.

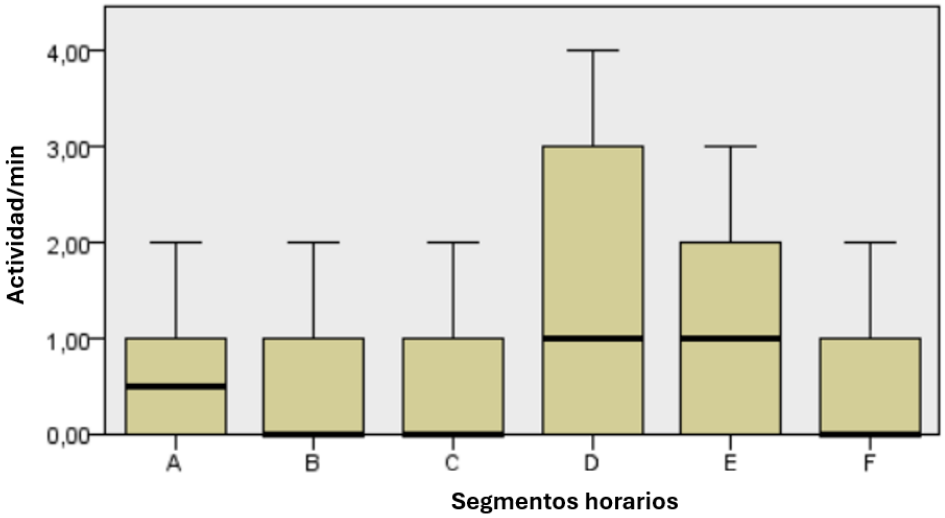


Figura 7: Medias de la abundancia de *M. theresioides*, registradas en la zona de forrajeo de la abeja en cada segmento horario en estudio. No se registran diferencias significativas (p = 0,099 Prueba de Kruskal-Wallis).

Análisis de relaciones

Los resultados del análisis del modelo lineal mixto generalizado (GLMM), permitieron identificar dos variables con relaciones significativas, respecto de la tasa de actividad de *C. tamarugalis*, en la zona de nidificación del estudio (Figura 8). Estas correspondieron a la temperatura (TS °C) a nivel de la superficie del sustrato de nidificación (p = 0,016) y la velocidad del viento (m/s) presente en esta

zona de actividad (p = 0,001). Ambas variables presentaron una relación negativa respecto de la tasa de actividad de la abeja, correspondientes a una pendiente de -2,40 y -3,48, respectivamente. No se registraron relaciones significativas entre la tasa de actividad de *C. tamarugalis* y las variables abióticas registradas en las zonas de forrajeo. Asi mismo, en ambas zonas de actividad (nidificación y forrajeo), no se detectaron relaciones significativas entre la tasa de actividad de *C. tamarugalis* y la abundancia de *M. theresioides* (Tabla 5). Como resultado de la Prueba de razón de verosimilitud (LR test) para evaluar el efecto de factores aleatorios sobre el modelo GLMM ejecutado, se obtuvo que dicho modelo mejora significativamente el análisis de la relación entre la tasa de la actividad de *C. tamarugalis* y la abundancia en que se observa a *M. theresioides* en ambas zonas de actividad de la abeja (chivar2, p = 0,000).

Tabla 5. Medias registradas para las variables medidas en la zona de forrajeo de *C. tamarugalis*.

Zonas	Variables	R^2	Pendiente	p
Zona de nidificación	Abundancia de *M. theresioides* (Ind/Tr)	-0,040	-1,12	0,263
	Temperatura de superficie (°C)	-0,035	-2,40	0,016*
	Temperatura a 15 cm bajo el sustrato (°C)	0,012	0,47	0,638
	Humedad relativa (%)	0,006	0,41	0,683
	Velocidad del viento (m/s)	-0,169	-3,48	0,001*
Zona de forrajeo	Abundancia de *M. theresioides* (Ind/Tr)	0,035	1,00	0,315
	Temperatura en *P. tamarugo* (°C)	0,009	0,61	0,542
	Humedad relativa en *P. tamarugo* (%)	0,002	0,43	0,664
	Velocidad del viento (m/s)	-0,014	-0,38	0,702

*p < 0,05: La variable presenta una relación significativa con la tasa de actividad de *C. tamarugalis*. Resultados obtenidos mediante un GLMM con el software STATA® versión 14. Prueba de razón de verosimilitud del modelo para ambas zonas de actividad de *C. tamarugalis* (LR Test, p = 0,000).

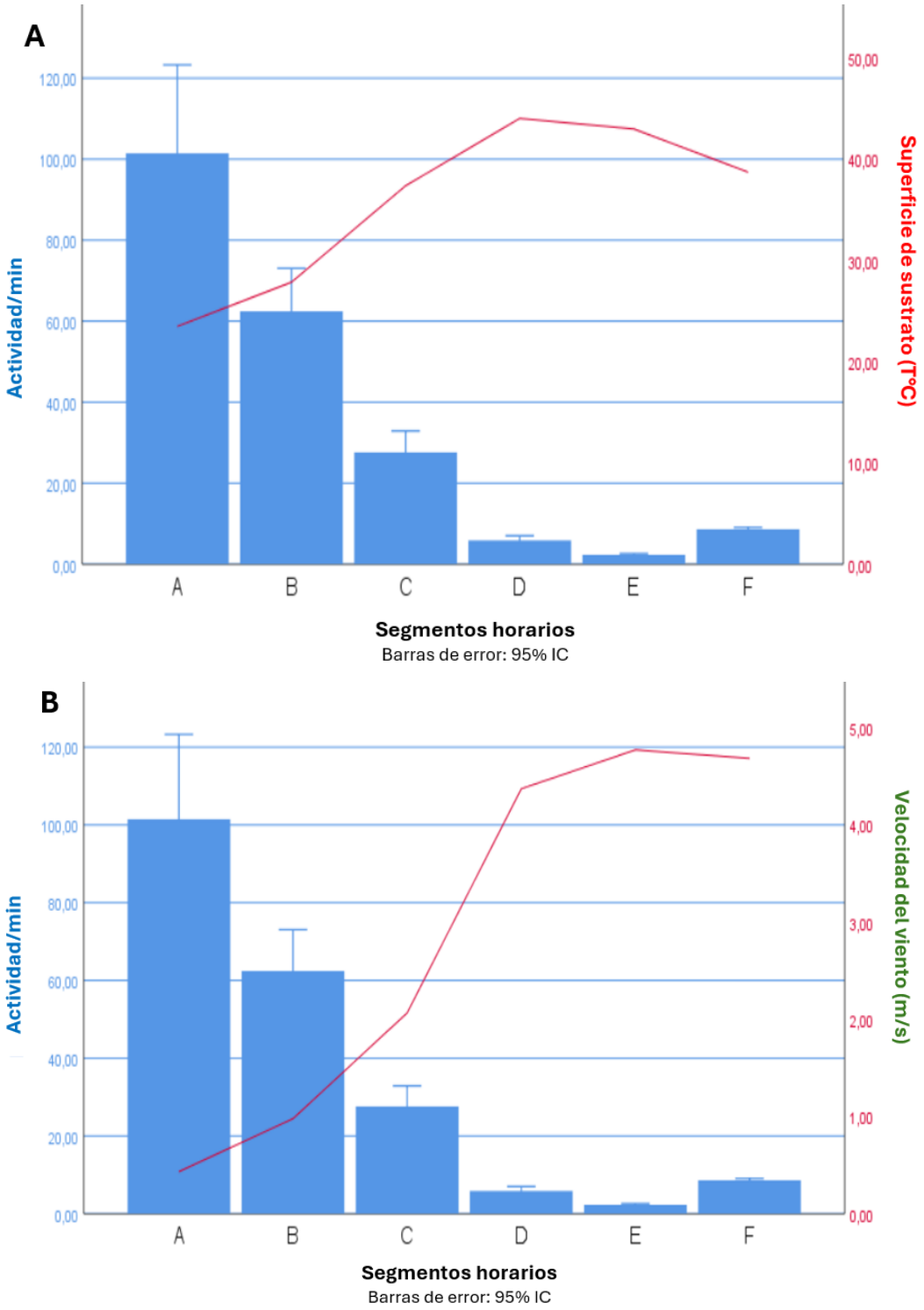


Figura 8: Resultado de relaciones significativas en la zona de nidificación de *C. tamarugalis*, entre la tasa de actividad de la abeja y (A) la temperatura media (TS °C) registrada a nivel de la superficie del sustrato de nidificación (p = 0,016) y (B) la velocidad del viento (m/s) medida en cada uno de los segmentos horarios en estudio (p = 000).

Discusión

En la zona de nidificación, los tres primeros tramos horarios distribuidos entre las 8:00 y 13:00 horas (segmentos A, B y C), registraron las medias más altas para la tasa de actividad de *C. tamarugalis*, a lo largo del día. En estos segmentos, la actividad de la abeja fue significativamente mayor que en los siguientes tres tramos horarios (segmentos D, E y F). Estos últimos, distribuidos entre las 14:00 y 19:00 horas, evidenciaron las tasas de actividad más bajas de la abeja. Estos resultados, en primera instancia, concuerdan con las observaciones de campo realizadas por Toro et al. (1991), quienes plantean que existe un aumento de la frecuencia de observación de *C. tamarugalis* en las áreas de nidificación: a partir de las 8:00 de la mañana comienzan a volar los machos con una máxima actividad alrededor de las 9:00 de la mañana. A su vez, la actividad de vuelo de las hembras aumenta drásticamente entre las 09:30 y 10:30 horas. Por otra parte, la actividad de los machos que buscan hembras para copular aumenta sostenidamente durante la mañana alcanzando su máximo alrededor de las 11:00 horas, situación que asocia con la mayor emergencia de las hembras que se produce entre las 10:30 y 11:30 horas. La actividad es mínima e incluso nula cuando la temperatura del sustrato alcanza los 40 °C (Toro et al., 1991).

La mayor actividad de *C. tamarugalis* durante los primeros segmentos horarios es un resultado similar a lo reportado para otras especies de abejas solitarias, que concentran su actividad en sus zonas de nidificación durante las primeras horas del día (Benton y Owens, 2023; Calderón et al., 2016; Danforth et al., 2019; Gorton-Linsley, 1958). Sin embargo, y a diferencia de lo reportado por Toro et al. (1991) para *C. tamarugalis*, de acuerdo con los datos registrados en el presente estudio, durante los tramos horarios en que la temperatura del suelo varía en torno a los 40 °C (14:00-15:00, 16:00-17:00 y 18:00-19:00), la actividad de *C. tamarugalis* en las zonas de nidificación es significativamente menor que en los segmentos restantes (8:00-9:00, 10:00-11:00 y 12:00-13:00).

En las zonas de nidificación del estudio, se determinó que, entre las 8:00 y 9:00 hrs, la actividad de *C. tamarugalis*, inicia con una media de la tasa de actividad de 101,48 ± 67,36 (actividad/min), correspondiente a la mayor tasa registrada en los seis segmentos horarios del día. Esta actividad se mantuvo sin diferencias significativas, durante los siguientes dos segmentos horarios (B y C), distribuidos entre las 10:00 y 13:00 hrs. A diferencia de lo señalado por Toro et al. (1991) para *C. tamarugalis*, durante el ciclo de actividad del estudio, no hay un aumento significativo en la tasa de

actividad de la abeja entre las 10:30 y 12:00 horas, respecto de la actividad registrada al inicio del ciclo de actividad (8:00 hrs), hasta las 13:00 hrs, que corresponde al límite para el segmento C.

Posteriormente, a partir del siguiente tramo que inicia a las 14:00 hrs (segmento D), la actividad de la abeja baja drástica y significativamente, respecto a lo observado durante los primeros tres tramos de la actividad diaria en las zonas de nidificación. Este decaimiento corresponde a una respuesta similar a lo reportado para otras abejas solitarias que habitan ecosistemas áridos, las cuales concentran su actividad durante los períodos de menor temperatura durante el día, es decir, durante las primeras horas de la mañana y últimas horas de la tarde (Stone et al., 1999).

Toro et al. (1991), reportan un aumento de la presencia de machos de *C. tamarugalis* en las áreas de nidificación, al finalizar el día, los que corresponderían a individuos que se desplazan a estas áreas desde los tamarugos, para encontrar refugio al interior de los túneles de los nidos construidos por las hembras, antes del anochecer y, con ello, antes del declive mayor de la temperatura. No obstante, se debe considerar que este planteamiento es una inferencia, no respaldada con datos ni observaciones detalladas al interior de los nidos. Asi mismo, comentan estos autores, que dicha utilización de los túneles por parte de los machos, permitiría que algunos individuos presenten una actividad temprana en estas áreas, producto del rápido aumento de la temperatura corporal de estos, al estar más expuestos que aquellos individuos refugiados entre los tamarugos durante la noche. De esta forma, con independencia del origen de los machos observados durante las primeras horas del ciclo de actividad diario de *C. tamarugalis*, es durante el primer tramo horario del ciclo de actividad (segmento A) registrado en las zonas de nidificación, donde se detectó la mayor tasa de actividad para la abeja. Sin embargo, no es posible atribuir esta alta actividad detectada, a la presencia de individuos más expuestos a los primeros rayos de luz solar, como señalan Toro et al. (1991), aun cuando sea esta la principal fuente de temperatura para las abejas en ecosistemas áridos (Willmer y Stone, 1997).

Los resultados obtenidos para la actividad de *C. tamarugalis* en las zonas de nidificación, muestran que los tramos horarios con una alta actividad de la abeja corresponden a los segmentos A, B y C, distribuidos entre las 08:00 y 13:00 hrs. Por consiguiente, se propone a estos tramos horarios como el período de mayor exposición de *C. tamarugalis* a su principal depredador, *M. theresioides*, en esta zona de actividad de la abeja.

Por su parte, a partir de los resultados obtenidos para la actividad en las zonas de forrajeo de *C. tamarugalis*, se obtuvieron diferencias significativas respecto del aumento de esta actividad en el segmento B, entre las 10:00 y 11:00 hrs y el segmento D, entre las 14:00 y 15:00 hrs. Estos tramos difieren significativamente de la mayoría de los otros cuatro segmentos horarios, caracterizados por presentar la menor tasa de actividad de la abeja. El aumento en la tasa de actividad observada durante el segmento D, en las zonas de forrajeo de *C. tamarugalis*, es significativamente mayor que la registrada en los segmentos E y F. El aumento de actividad registrado entre las 14:00 y 15:00 hrs. no solo corresponde a abejas que abandonan los tamarugos, sino también a aquellas que llegan a ellos, lo que puede constituir un resultado distinto al reportado por Toro et al. (1991) para *C. tamarugalis*.

Adicionalmente, el aumento de la tasa de actividad registrada en el segmento B, en las zonas de tamarugos, podría ser explicado por el inicio de la actividad de aprovisionamiento de alimento de las hembras de *C. tamarugalis* para su progenie (Flores-Prado, 2023). Esta actividad disminuye significativamente entre las 12:00 y 13:00 hrs.

Por otra parte, los resultados obtenidos para la actividad de *C. tamarugalis* en las zonas de forrajeo, evidencian dos principales tramos horarios que concentran la mayor actividad de la abeja en esta zona del estudio. El primero, entre las 10:00 y 11:00 hrs y el segundo, entre las 14:00 y 15:00 hrs. Por lo tanto, es muy probable que ambos segmentos representen los horarios de mayor exposición de *C. tamarugalis* a *M. theresioides*, en las zonas de forrajeo.

Aunque es posible identificar períodos del día de mayor exposición de la abeja a su principal depredador (entre 08:00 y 13:00 hrs. en las zonas de nidificación y entre 10:00 y 11:00 hrs, y entre 14:00 y 15:00 hrs, en las zonas de forrajeo), el análisis de la abundancia con la cual se observó la presencia de *M. theresioides*, a lo largo del día, no muestra efectos significativos sobre la actividad observada de la abeja, en ambas zonas del estudio.

Complementariamente, en las zonas de forrajeo no se observaron diferencias significativas en la abundancia de *M. theresioides*, entre los diferentes tramos horarios, evidenciando con ello una presencia estable del depredador en la zona. Sin embargo, en las zonas de nidificación de la abeja sí se identificaron diferencias significativas en la abundancia de *M. theresioides*. No obstante, como se señaló anteriormente, la variación de esta abundancia de *M. theresioides*, en las zonas de

nidificación y de forrajeo, no representa una influencia, a lo menos directa, sobre la variación de la tasa de la actividad de la abeja, en cada una de estas zonas. De existir un efecto en las zonas de forrajeo, podría ser diluido por la amplia oferta de recursos florares de *P. tamarugo*, dada su floración sincrónica con la actividad reproductiva de *C. tamarugalis* (Chiappa et al., 1997). Este fenómeno permitiría a las abejas seleccionar aquellos parches florares de *P. tamarugo* con menor presencia de *M. theresioides*, similar a lo reportado en otros polinizadores ante la presencia de reptiles identificados como sus depredadores (Muñoz y Arroyo, 2004).

La alta capacidad de termorregular conductualmente de *M. theresioides*, reflejada en su plasticidad para utilizar diferentes microhábitats (Mella-Avila, 2022; Vidal et al., 2011), permite desarrollar en estos lagartos ciclos de actividad unimodales y bimodales (Labra y Vidal, 2002). Al respecto, estos lacértidos, en condiciones de baja oferta térmica, tienden a concentrar su actividad en el medio día, reflejando un ciclo más bien unimodal, pero en condiciones de elevada temperaturas en el mediodía, concentran sus actividades durante la mañana y la tarde, desarrollando un ciclo de actividad diaria bimodal (Fontanillas et al., 2000; Vidal y Labra, 2008). Esta alta capacidad de respuesta conductual en función de la oferta térmica permitiría a *M. theresioides* mantenerse activo, con una abundancia menos variable sobre los tamarugos, y con variaciones a lo largo del día en las zonas de nidificación de *C. tamarugalis*.

Lo anterior, podría estar determinado por el tipo de estrategia reproductiva de *C. tamarugalis*, concordante, a partir de lo observado, con un patrón reproductivo del tipo semélparo y una estrategia de selección tipo *r* (Badii et al., 2013), lo cual es característico de organismos con reproducciones masivas, en períodos de tiempo acotado, como lo observado en *C. tamarugalis* (Toro y Riveros, 1998; Toro et al., 1991). De esta forma, las presiones selectivas del depredador no alcanzarían a generar una respuesta evolutiva en esta abeja, para evadir a la especie que ha sido propuesta como su principal depredador en la zona de nidificación (Toro et al., 1991). Adicionalmente, la depredación estaría facilitada por la conducta de tolerancia observada en los machos de *C. tamarugalis* en cópula, los cuales no presentan conductas evasivas tras su manipulación directa (Toro et al., 1991).

Si bien, los resultados obtenidos desde los modelos lineales mixtos generalizados, para ambas zonas de actividad de la abeja, muestran que no hay relación significativa entre la abundancia de *M.*

theresioides y la tasa de actividad de *C. tamarugalis*, si se encontró relaciones significativas, negativas, entre la actividad de la abeja y la temperatura de la superficie del sustrato, y velocidad del viento, ambas variables medidas en las zonas de nidificación del estudio. Es decir, a menor temperatura superficial en las zonas de nidificación, mayor es la actividad de *C. tamarugalis*. Asi mismo, a mayor velocidad del viento, menor es la actividad de *C. tamarugalis* en dichas zonas.

En cuanto al efecto del viento, se ha demostrado que las mayores velocidades del viento reducen la actividad de vuelo de las abejas (Kevan y Baker, 1983; Ruiz, 2014). Así mismo, respecto a altas temperatura, se ha reportado que las abejas solitarias disminuyen su actividad (Calderón et al., 2016; Stone et al., 1999), la cual puede ser letal en ambientes donde es posible registrar temperaturas por sobre los 50°C (Chappell, 1984).

Por otra parte, no se identificaron relaciones significativas con ninguna de las variables abióticas medidas en la zona de forrajeo para *C. tamarugalis*, cuya ausencia de efectos podrían ser explicada por la estabilidad que proporciona el follaje de *P. tamarugo*, ante las variaciones en temperatura y velocidad del viento.

Conclusión

Durante el período reproductivo de *C. tamarugalis*, en las zonas de nidificación se observó un patrón de actividad elevado durante la mañana, entre las 08:00 y 13:00 horas y una disminución significativa entre las 14:00 y 17:00 horas. Posteriormente, se observó un aumento significativo de su actividad al finalizar el período de actividad de la abeja, entre las 18:00 y 19:00 hrs.

En las zonas de forrajeo, las mayores tasas de actividad se presentaron en dos tramos horarios: a media mañana, entre las 10:00 y 11:00 horas, y en las primeras horas de la tarde, entre las 14:00 y 15:00 horas. La actividad fue generalmente baja en los otros segmentos horarios.

Aunque se ha propuesto que *M. theresioides* es el principal depredador de *C. tamarugalis*, su abundancia de observación no mostró efectos significativos sobre la tasa de actividad de la abeja en ambas zonas del estudio. Esto puede ser explicado debido a que las estrategias reproductivas de *C. tamarugalis*, caracterizadas por un acotado período reproductivo con una elevada cantidad de abejas reproduciéndose, no son afectadas en términos selectivos por eventuales presiones selectivas

impuestas por este depredador.

El ciclo de actividad diaria de *C. tamarugalis* en la Pampa del Tamarugal, es influenciado principalmente por factores abióticos como la temperatura presente en la superficie del sustrato de los nidos y la velocidad del viento presentes en las zonas de nidificación de la abeja. La ausencia de efectos de estas variables, sobre la tasa de actividad de *C. tamarugalis* en tamarugos, podría ser explicada por la estabilidad que proporciona el follaje ante las variaciones en temperatura y velocidad del viento.

Estos hallazgos contribuyen al entendimiento de la ecología conductual de esta abeja, característica de la Pampa del Tamarugal, destacando la importancia de las condiciones abióticas sobre sus patrones de actividad.

Agradecimientos

Se agradece a CONAF por autorizar el acceso y levantamiento de información en la Reserva Nacional de la Pampa del Tamarugal, Chile. Autorización N° 10-2023 (NOO/FAP/JVO) y Autorización N° 34148033-2024 (ESF/NPV/JVO).

Referencias

Badii, M.H., Landeros, J., Valenzuela, J., Rodríguez, R., Ochoa, Y. y Cerna, E. (2013). Patrones reproductivos. *Daena: International Journal of Good Conscience 8(1): 55–63*.

Benton, T. y Owens, N. (2023). Solitary Bees (Primera edición). *HarperCollinsPublishers*.

Calderón, L., Pinilla-Gallego, M.S. y Nates-Parra, G. (2016). Abejas solitarias. En Iniciativa Colombiana de polinizadores, abejas, ICPA (Primera, pp. 159–172). *Universidad Nacional de Colombia*.

Carranza, J. (2000). Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento. (Tercera). *Universidad de Extremadura. Servicio de Publicaciones. Cáceres.*

Castro, L. (2020). El Bosque de la Pampa del Tamarugal y la Industria Salitrera: El problema de la deforestación, los proyectos para su manejo sustentable y el debate político (Tarapacá, Perú-Chile 1829-1941). *Scripta Nova, 24(641)*.

Catenazzi, A., Carrillo, J. y Donnelly, M.A. (2005). Seasonal and Geographic Eurythermy in a Coastal Peruvian Lizard. *Copeia, 2005(4), 713–723*. https://doi.org/10.1643/0045-8511(2005)005[0713:SAGEIA]2.0.CO;2

Chappell, M. (1984). Temperature Regulation and Energetics of the Solitary Bees *Centris pallida* during Foraging and Intermale Mate Competition. *Ecological and Evolutionary Physiology, 57(2), 215–225*. https://doi.org/10.1086/physzool.57.2.30163707

Chiappa, E. y Toro, H. (1994). Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). II Parte: Nidificación y estados inmaduros. *Revista Chilena de Entomología, 21, 99–115*.

Chiappa, E., Villaseñor, R., Toro, H. y Covarrubias, Y.R. (1997). Táctica Reproductiva de *Prosopis* (Mimosaceae) y Asociaciones Ecológicas de sus Polinizadores, en el Desierto del Norte de Chile. *Multequina, 6: 9–20*.

Costa, J.T. y Fitzgerald, T.D. (2005). Social terminology revisited: Where are we ten years later? *Ann. Zool. Fennici. 42: 559–564*.

Danforth, B.N., Minckley, R.L. y Neff, J.L. (2019). The Solitary Bees: Biology, Evolution, Conservation. *Princeton University Press*.

Fernández, F. y Sharkey, M.J. (2006). Introducción a los Hymenopteros de la Región Neotropical. *Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, 894*. https://doi.org/10.13140/2.1.4674.2086

Flores-Prado, L. (2023). Abejas en Chile: Desde su biología hacia su conservación. *Ediciones Fremen*.

Fontanillas, J.C., García, C. y de Gaspar, I. (2000). Los Reptiles: Biología, Comportamiento y Patología. *Ediciones Mundi-Prensa*.

Friese, V.H. (1904). Nachtrag Zur Monographie Der Bienengattung Centris. *Annales Musei Nationalis Hungarici*.

Gastwirth, J.L., Gel, Y.R. y Miao, W. (2009). The Impact of Levene's Test of Equality of Variances on Statistical Theory and Practice. *Statistical Science, 24(3)*. https://doi.org/10.1214/09-STS301

Gorton-Linsley, E. (1958). The Ecology of Solitary Bees. *Hilgardia, 27(19), 543–599*.

Goulet, H. y Huber, J.T. (1993). Hymenoptera of the world: An identification guide to families. *Canadian Communication Group, Publishing*.

Islam, M.T., Kabir, R. y Nisha, M. (2022). Data Analysis with Stata: A Comprehensive Guide for Data Analysis and Interpretation of Outputs. *Altaf Publications*.

Kindlmann, P. y Dixon, A.F.G. (2001). When and why top-down regulation failsin arthropod predator-prey systems. *Basic and Applied Ecology, 2(4), 333–340*. https://doi.org/10.1078/1439-1791-00071

Labra, A. y Vidal, M.A. (2002). Termorregulación en Reptiles, un pasado veloz y un futuro lento. En: Fisiología Ecológica y Evolutiva, teoría y caos en el estudio de los animales. *Bozinovic, F. (Eds). Ediciones Universidad Católica de Chile*.

McDiarmid, R.W., Foster, M.S., Guyer, C., Gibbons, W. y Chernoff, N. (2012). Reptile Biodiversity: Standard Methods for Inventory and Monitoring. *Aniversity of California Press*.

Mella, J. (2017). Guía de Campo Reptiles de Chile. Tomo 2: Zona Norte. P*eñaloza APG (ed). Santiago, Chile*.

Mella-Ávila, J. (2022). Abundancia, uso de microhábitat y conductas de escape del corredor de Pica *Microlophus theresioides* (Donoso-Barros 1966) (Squamata, Tropiduridae) en la Región de Tarapacá, Chile. *Boletín Chileno de Herpetología 9:18-23*.

Michener, C.D. (2007). The bees of the world (2nd ed). *Johns Hopkins University Press*.

Montalva, J. y Ruz, L. (2023). Lista actualizada de las abejas (Hymenoptera: Anthophila) presentes en Chile. En L. Flores-Prado, Abejas en Chile: Desde su biología hacia su conservación (Primera edición, pp. 44–73). *Ediciones Fremen*.

Muñoz, A.A. y Arroyo, M.T.K. (2004). Negative impacts of a vertebrate predator on insect pollinator visitation and seed output in *Chuquiraga oppositifolia*, a high Andean shrub. *Oecologia, 138(1), 66–73*. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1405-2

Murdoch, W.W. (1994). Population Regulation in Theory and Practice. *Ecology, 75(2), 271–287*. https://doi.org/10.2307/1939533

Sepúlveda, M., Vidal, M.A., Fariña, J.M. y Sabat, P. (2008). Seasonal and geographic variation in thermal biology of the lizard *Microlophus atacamensis* (Squamata: Tropiduridae). *Journal of Thermal*

Biology, 33(3), 141–148. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.07.002

Shapiro, S.S. y Wilk, M.B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika, 3/4(52), 591–611*.

Stone, G., Gilbert, F., Wilmer, P., Potts, S., Semida, F. y Zalat, S. (1999). Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. *Ecological Entomology, 24, 208–221*. https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00181.x

Sture, H. (1979). A simple Sequentially Rejective Multiple Test Procedure. *Scand J Statist, 6, 65–70*.

Theodorsson-Norheim, E. (1986). Kruskal-Wallis test: Basic computer program to perform nonparametric one-way analysis of variance and multiple comparisons on ranks of several independent samples. *Comput Methods Program Biomed., 1(23), 57–62*. https://doi.org/10.1016/0169-2607(86)90081-7

Toro, H. y Chiappa, E. (1989). Nueva especie y subespecie de *Centris* (Hymenoptera: Apoidea) Asociadas a *Prosopis tamarugo*. *Acta Entomológica Chilena, 15, 243–248*.

Toro, H., Chiappa, E. y Cabezas, V. (1991). Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera, Anthophoridae). I Parte. *Acta Entomológica Chilena, 16, 97–112*.

Toro, H., Chiappa, E., Covarrubias, R. y Villaseñor, R. (1993). Interrelaciones de polinización en zonas áridas de Chile. *Acta Entomológica Chilena, 18, 19–30*.

Toro, H., Elórtegui, S. y Chiappa, E. (1996). Comportamiento de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae), III Parte: Depredación por lagartos (Iguanidae). *Acta Entomológica Chilena, 20, 7–11*.

Vidal, M.A. y Labra, A. (2008). Herpetología de Chile. *Science Verlag*.

Vidal, M.A., Pizarro-Araya, J., Jerez, V. y Ortiz, J.C. (2011). Daily activity and thermoregulation in predator–prey interaction during the Flowering Desert in Chile. *Journal of Arid Environments, 75(9), 802–808*. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.012

Vivallo, F., Zanella, F.C.V. y Toro, H. (2003). Las especies chilenas de *Centris* (*Paracentris*) Cameron y *Centris* (*Penthemisia*) Moure (Hymenoptera, Apidae). In G.A.R. Melo y I. Alves-dos-Santos. Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 años de Jesus Santiago Moure. *UNESC (Eds)., 77–83*.

Willmer, P. y Stone, G. (1997). Temperature and water relations in desert bees. *Journal of Thermal Biology, 22(6), 453–465*. https://doi.org/10.1016/S0306-4565(97)00064-8

Zanella, F.C.V. (2002). Sistemática, filogenia e distribuição geográfica das espécies sul-americanas de *Centris* (*Paracentris*) Cameron, 1903 e de *Centris* (*Penthemisia*) Moure, 1950, incluindo uma análise filogenética do "grupo *Centris*" sensu Ayala, 1998 (Hymenoptera, Apoidea, Centridini). *Revista Brasileira de Entomologia, 46(4), 435–488*. https://doi.org/10.1590/S0085-56262002000400001

4. CONCLUSIONES

El presente estudio sobre el ciclo de actividad diaria de *Centris tamarugalis* en la Pampa del Tamarugal ha permitido identificar cómo los factores abióticos locales, como la temperatura del sustrato y la velocidad del viento, inciden sobre su actividad en las zonas de nidificación que utiliza la abeja durante su período reproductivo.

Además, la actividad diaria de *C. tamarugalis* sigue un patrón distinto en las zonas de nidificación en comparación con las zonas de forrajeo. La actividad de la abeja en los sitios de nidificación aumenta durante los períodos de menor temperatura y velocidad del viento, mientras que en la zona de forrajeo no se identificaron relaciones de la actividad de la abeja con las variables abióticas ahí evaluadas, lo que estaría influenciado por efecto del resguardo del follaje sobre dichas variables.

El análisis también concluye que, aunque *Microlophus theresioides* es el principal depredador de la abeja, su presencia no afecta de manera significativa los patrones de actividad de *C. tamarugalis*. Esto podría ser explicado por la estrategia reproductiva de *C. tamarugalis*, que representaría una respuesta efectiva para mitigar la potencial presión del depredador en las zonas de nidificación.

Estos hallazgos enriquecen el conocimiento sobre las interacciones ecológicas en ecosistemas áridos, destacando cómo *C. tamarugalis* responde conductualmente frente a factores abióticos y biológicos. Además, subrayan la importancia de las condiciones climáticas como reguladores clave de su comportamiento, más allá de la potencial influencia de su principal depredador.

5. ANEXO 1

Tabla A-1: Resultados prueba de Shapiro-Wilk para los datos obtenidos de la actividad de *C. tamarugalis* en las zonas de nidificación y forrajeo.

Segmento horario	Rango horario	Prueba de Shapiro-Wilk					
		Zonas de nidificación			Zonas de forrajeo		
		Estadístico	Grados de libertad	Significancia (p)	Estadístico	Grados de libertad	Significancia (p)
A	8:00 a 9:00	0,921	40	0,008	0,972	40	0,424
B	10:00 a 11:00	0,948	40	0,067	0,874	40	0,000
C	12:00 a 13:00	0,902	40	0,002	0,978	40	0,632
D	14:00 a 15:00	0,932	40	0,018	0,924	40	0,010
E	16:00 a 17:00	0,973	40	0,457	0,978	40	0,604
F	18:00 a 19:00	0,969	40	0,339	0,974	40	0,476

Resultados obtenidos en IBM SPSS Statistics Versión 25.

Tabla A-2: Resultados prueba de Levene para los datos obtenidos de la actividad de *C. tamarugalis* en las zonas de nidificación y forrajeo, basados en la media.

Zonas de actividad	Estadístico	Grados de libertad	Grados de libertad ajustado	Significancia (p)
Zonas de nidificación	57,253	5	234	0,000
Zonas de forrajeo	48,988	5	234	0,000
Resultados obtenidos en IBM SPSS Statistics Versión 25.				

ANEXO 2

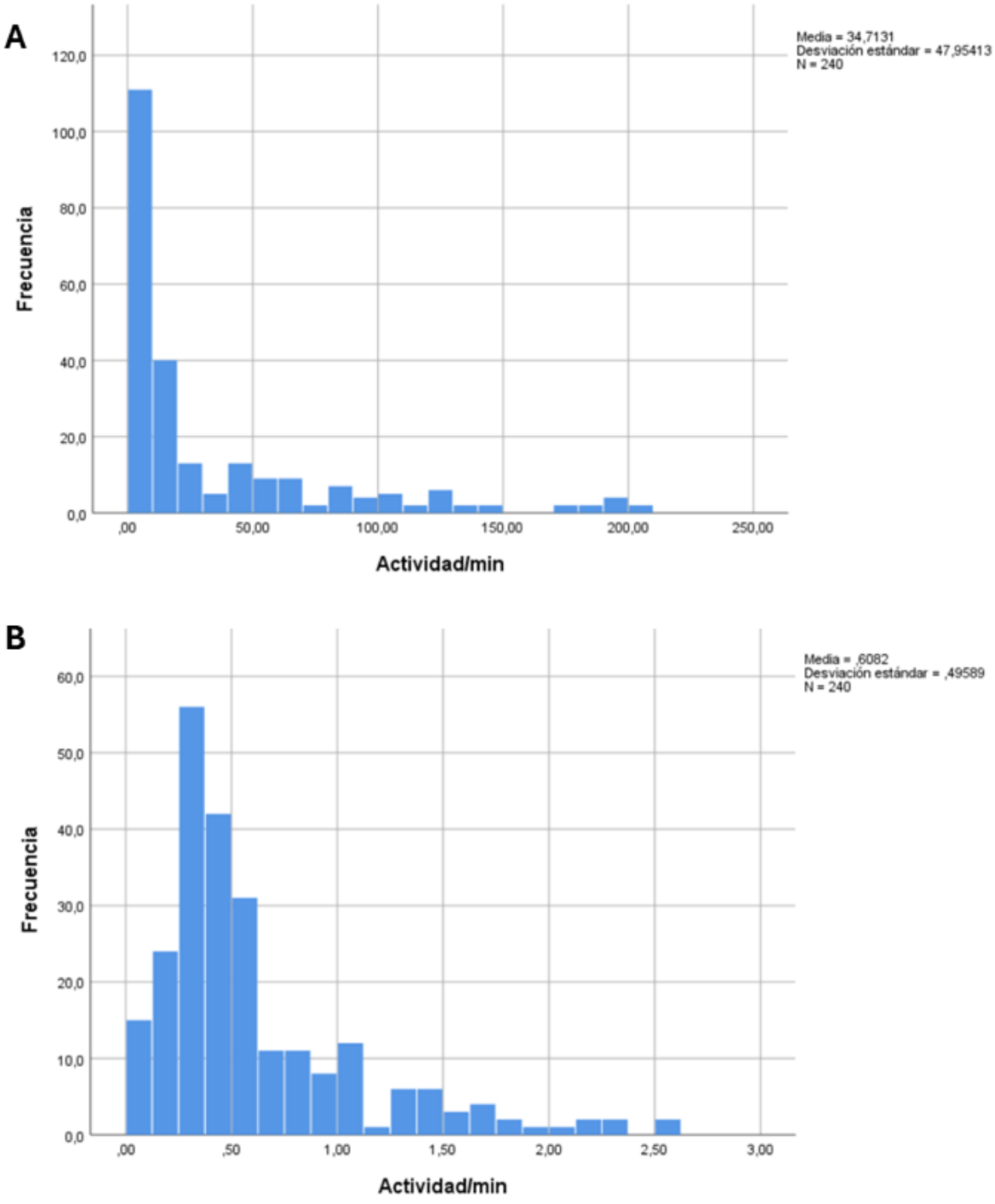


Figura A-1: Histogramas de las frecuencias registradas para la actividad de *C. tamarugalis*, en las zonas de nidificación (A) y forrajeo (B).

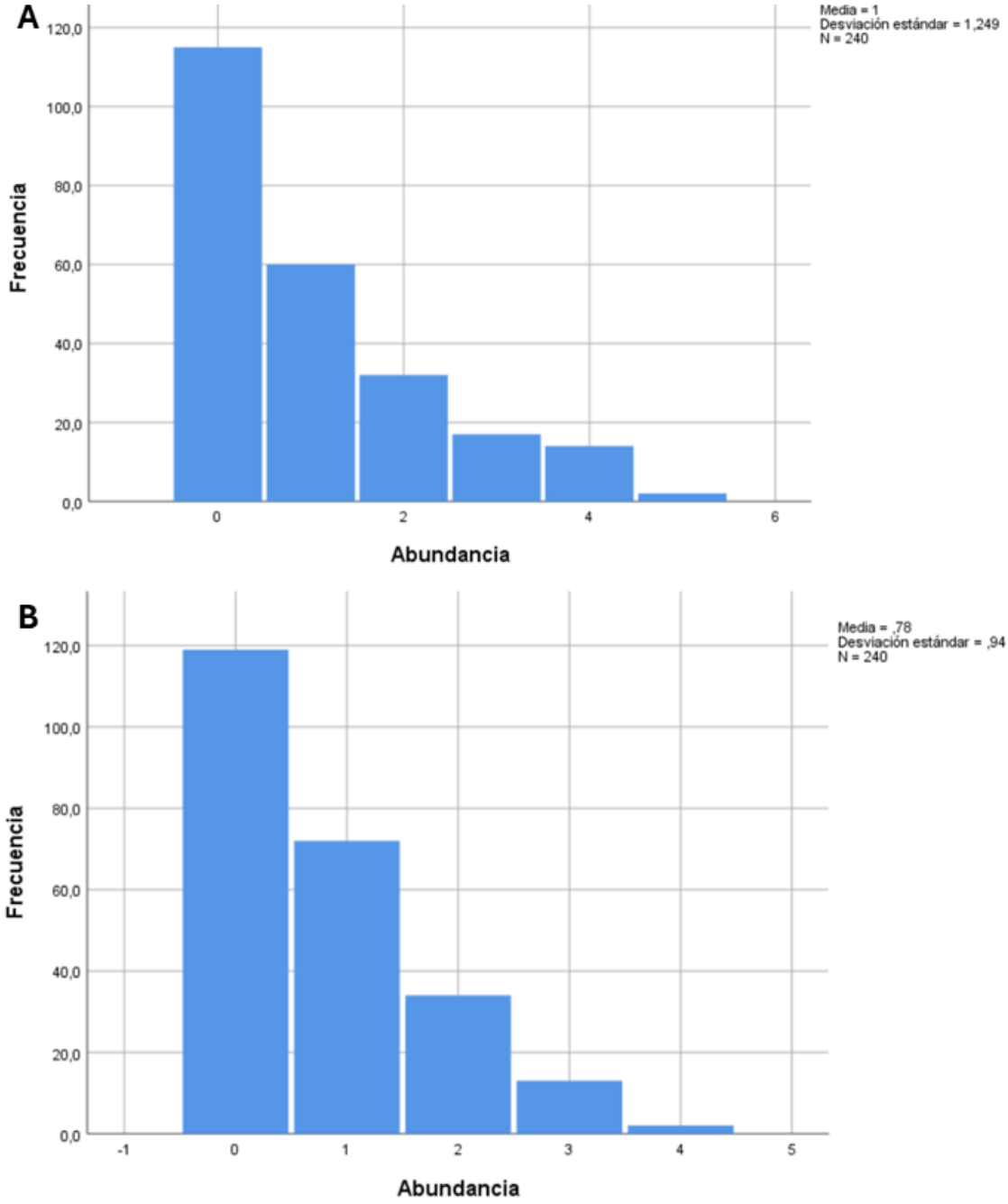


Figura A-2: Histogramas de las frecuencias registradas para la abundancia de *M. theresioides*, en las zonas de nidificación (A) y forrajeo (B).