Artículo de Investigación / Research Article

Ciclo de actividad diaria de *Centris tamarugalis* Toro y Chiappa, 1989 (Hymenoptera: Apidae) y su principal depredador en la Pampa del Tamarugal, Chile

Daily activity cycle of *Centris tamarugalis* Toro and Chiappa, 1989 (Hymenoptera: Apidae) and its main predator in the Pampa del Tamarugal, Chile

Francisco González-Candia[1,2*], Francisco Santander-Zapata[1,3], Luis Flores-Prado[4]

[1]Geobiota – SLR consulting, Santiago, Chile. [2]Programa de Magíster en Ciencias con mención en Entomología, Instituto de Entomología, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago, Chile. [3]Laboratorio de Ecología de Vida Silvestre, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile, Santiago, Chile. [4]Instituto de Entomología, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago, Chile. ✉ *francisco.gonzalez@slrconsulting.com**

ZooBank: urn:lsid:zoobank.org:pub:11F7853B-2E1A-4A57-9F27-ED2C41319AE3
https://doi.org/10.35249/rche.52.3.26.26

Resumen. La abeja *Centris tamarugalis* es una especie solitaria característica de la Pampa del Tamarugal, donde se alimenta principalmente de *Strombocarpa tamarugo*, utilizando áreas de sustratos arenosos para nidificar, sitios en los que se ha reportado al lagarto *Microlophus theresioides* como su principal depredador. Si bien se han descrito aspectos generales sobre la actividad de ambas especies, se desconoce la relación entre sus patrones de actividad. En este trabajo se estudió la variación de la actividad diaria de *C. tamarugalis* respecto de la presencia de *M. theresioides* en las zonas de forrajeo y nidificación durante su período reproductivo. Para ello, se realizaron 480 h de videograbaciones, distribuidas equitativamente entre ambas zonas. Se registraron variables abióticas como la temperatura y humedad ambiental, temperatura del sustrato, velocidad del viento y se estimó la abundancia del depredador en ambas zonas. Los resultados señalan que la abundancia de *M. theresioides* no ejerce una influencia sobre la actividad de *C. tamarugalis*. La actividad de la abeja en la zona de nidificación estaría regulada por variables abióticas, en particular la temperatura del sustrato y la velocidad del viento, ambas con una relación negativa, y su variación no constituiría una respuesta conductual a la presencia del depredador.

Palabras clave: Abeja solitaria; ecosistemas áridos; forrajeo; nidificación.

Abstract. The bee *Centris tamarugalis* is a solitary species characteristic of the Pampa del Tamarugal, where it feeds primarily on *Strombocarpa tamarugo* and uses sandy substrate areas for nesting. The lizard *Microlophus theresioides* has been documented as its main predator in these areas. While general aspects of the activity of both species have been described, the details of how these activity patterns relate to each other are unknown. In this study, the variation in the daily activity of *C. tamarugalis* in relation to the presence of *M. theresioides* was investigated in its foraging and nesting zones during its reproductive period. To this end, 480 h of video recordings were made, distributed equally between the bee's nesting and foraging zone. Abiotic variables such as ambient temperature and humidity, substrate temperature, and wind speed were recorded, and the abundance of the predator was estimated in both study zones. The results obtained indicate that the abundance of *M. theresioides* does not influence the activity of *C. tamarugalis*. The bee activity at nesting sites appears to be regulated by abiotic environmental variables, and its variation does not constitute a behavioral response to the presence of the predator.

Recibido: 19 julio 2026 / Aceptado: 12 septiembre 2026 / Publicado online: 30 septiembre 2026
Editor responsable: José Mondaca E.

OPEN ACCESS Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la licencia Creative Commons License (CC BY NC 4.0)

Key words: Arid ecosystems; foraging; nesting; solitary bee.

Introducción

La abeja *Centris tamarugalis* Toro y Chiappa, 1989 (Hymenoptera: Apidae), es una especie endémica de Chile que exhibe características propias de las abejas solitarias, tales como la ausencia de contacto entre las abejas adultas y la progenie en desarrollo (Michener 2007; Danforth *et al*. 2019), el aprovisionamiento individual de alimento y el comportamiento solitario de las hembras durante la construcción del nido (Flores-Prado 2023). Presenta un ciclo de vida acotado y univoltino (Chiappa y Toro 1994) y ha sido reportada nidificando en suelos arenosos de las zonas intermedias del Norte Grande, entre las regiones de Tarapacá y Antofagasta, típicamente en la Pampa del Tamarugal (Toro y Chiappa 1989; Zanella 2002).

Esta abeja ha sido reconocida como un eficiente polinizador de *Strombocarpa tamarugo* (Phil.) C.E. Hughes & G.P. Lewis (Mimosaceae) (Chiappa *et al*. 1997), cuyas inflorescencias constituyen los principales recursos florales en las áreas de alimentación y reproducción de la Pampa del Tamarugal (Toro y Chiappa 1989; Toro *et al*. 1993; Chiappa y Toro 1994).

La época de apareamiento de *C. tamarugalis* en la Pampa del Tamarugal ocurre principalmente durante el mes de octubre, con una disminución en la presencia de adultos hacia diciembre a lo largo de toda su distribución (Toro *et al*. 1996). Según Toro *et al*. (1991), los machos son los primeros en emerger en las zonas de nidificación, incrementando su abundancia de forma drástica entre las 10:30 h y 12:00 h, coincidiendo con la mayor emergencia de hembras y, con ello, con un aumento en las conductas de apareamiento. Como consecuencia de la actividad temprana de algunos individuos en las áreas de nidificación, se han observado visitas de forrajeo en las flores de *S. tamarugo* durante las primeras horas del día, reduciéndose notablemente después de las 10:00 h (Toro *et al*. 1991). Durante la tarde, posterior a la actividad reproductiva, los machos retornan a los tamarugos, mientras que las hembras ya fertilizadas forrajean de manera sistemática durante todo el día (Toro *et al*. 1993).

El principal depredador de *C. tamarugalis* durante su período de actividad reproductiva es el lagarto *Microlophus theresioides* (Donoso-Barros, 1966) (Squamata: Tropiduridae) o lagarto corredor de Pica (Toro *et al*. 1991, 1996), el cual actúa con mayor intensidad en las zonas de nidificación de la abeja (Toro *et al*. 1996). Esta especie endémica se distribuye en los valles y la precordillera de las regiones de Tarapacá y Antofagasta (Mella 2017). Habita tanto en áreas desprovistas de vegetación como en formaciones de *Strombocarpa* en la Pampa del Tamarugal, utilizando una amplia variedad de sustratos y microhábitats (Mella-Ávila 2022). Durante el período reproductivo de *C. tamarugalis*, estos lagartos se observan con mayor abundancia en las áreas de nidificación, mientras que, en el período no reproductivo, es más frecuente encontrarlos asociados a los tamarugos (Toro *et al*. 1996). La abeja puede constituir a lo menos el 73,2% de los invertebrados consumidos por estos lagartos (Toro *et al*. 1996). Las especies del género *Microlophus* Duméril y Bibron, 1837 se caracterizan por una amplia plasticidad termoconductual (Catenazzi *et al*. 2005; Sepúlveda *et al*. 2008; Vidal *et al*. 2011), ajustando su comportamiento en función de la oferta térmica (*i.e.*, áreas con mayor o menor exposición solar) (Mella-Ávila 2022) y la abundancia de presas (Vidal *et al*. 2011). En este contexto, *M. theresioides* podría modular la actividad de *C. tamarugalis*, debido a su elevada capacidad para alcanzar rápidamente su temperatura de activación metabólica (Catenazzi *et al*. 2005). No obstante, como ocurre en otros lagartos de ambientes desérticos, su mayor tamaño corporal implica un mayor tiempo de exposición solar en comparación con los insectos (Vidal *et al*. 2011).

Sobre la base de estos antecedentes, el presente trabajo plantea que la actividad diaria de *C. tamarugalis* en las zonas de nidificación y forrajeo varía en función de la presencia de *M. theresioides*. Se espera que, durante los períodos de menor abundancia de este depredador,

la abeja incremente su actividad. En este contexto, el objetivo de este estudio fue analizar los patrones de actividad diaria de *C. tamarugalis* durante su período reproductivo, tanto en zonas de nidificación como de forrajeo, en relación con la abundancia de su principal depredador.

Materiales y Métodos

Área de estudio

Durante el mes de octubre de 2023 y 2024 se realizaron dos campañas de trabajo de campo en la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal, en la Región de Tarapacá, Chile (UTM WGS84 Huso 19S, E: 432.427 – N: 7.730.951). Las campañas contemplaron 4 y 6 días de registro efectivo, respectivamente, sumando un total de 10 días de muestreo. En ambas campañas, el registro de datos se efectuó en la misma zona de nidificación y en un conjunto perimetral de tamarugos (*S. tamarugo*). Estas áreas de actividad de la abeja fueron delimitadas e identificadas como "zona de nidificación" y "zona de forrajeo" (Fig. 1A).

Segmentos horarios y variables abióticas

A partir de observaciones preliminares previas al muestreo, con el objetivo de abarcar la totalidad del período de actividad diaria de ambas especies se establecieron los horarios de inicio y término de la actividad de *C. tamarugalis* en las zonas de estudio, definiéndose seis segmentos horarios de una hora cada uno: A) 8:00 h - 9:00 h, B) 10:00 h - 11:00 h, C) 12:00 h - 13:00 h, D) 14:00 h - 15:00 h, E) 16:00 h - 17:00 h y F) 18:00 h - 19:00 h. En cada segmento y en ambas zonas (nidificación y forrajeo) se registró la actividad de *C. tamarugalis* y la abundancia de *M. theresioide*s. En la zona de nidificación, adicionalmente, se midió la humedad relativa del aire (%) y la temperatura (°C) a 1 cm sobre la superficie del suelo y a 15 cm de profundidad en el sustrato. En la zona de forrajeo, se registró la temperatura (°C) y la humedad relativa (%) del aire bajo la cobertura del mismo tamarugo (*S. tamarugo*) a 1 cm sobre el suelo. 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 segmento horario. Las mediciones de la velocidad del viento, la temperatura y humedad relativa fueron registradas utilizando un anemómetro portátil Kestrel 2.500 (Nielsen-Kellerman, Boothwyn, PA, EE. UU.). La temperatura del suelo fue medida con un termómetro digital Uei®.

Registro de la actividad de *C. tamarugalis*

Para analizar los patrones de actividad diaria de *C. tamarugalis*, se estimó la tasa de actividad mediante el registro directo de conductas a través de grabaciones de video (Carranza 2000). Se instalaron aleatoriamente 8 cámaras de video tipo "Action camera - Full HD", distribuidas en ambas zonas de actividad (4 en zona de nidificación y 4 en zona de forrajeo).

Previo a la instalación de cada cámara en la zona de nidificación, se corroboró la presencia de nidos y se delimitó un cuadrante de 1 m² sobre el sustrato (Fig. 1B). En la zona de forrajeo, las cámaras se posicionaron a 1,5 m de altura y a 60 cm de las inflorescencias de *S. tamarugo*, abarcando un campo visual de registro (observación) de 1 m² por cámara (Fig. 1C).

En cada uno de los 10 días de observación, se seleccionó dentro de la zona de nidificación, 10 cuadrantes con presencia de orificios de entrada a nidos. Cada cuadrante está separado por al menos 50 m de los demás. Estos, fueron enumerados del 1 al 10, seleccionándose aleatoriamente 4 de ellos. Este procedimiento se replicó en la zona de forrajeo, donde se seleccionaron aleatoriamente 4 tamarugos, separados entre sí por a lo menos 100 m.

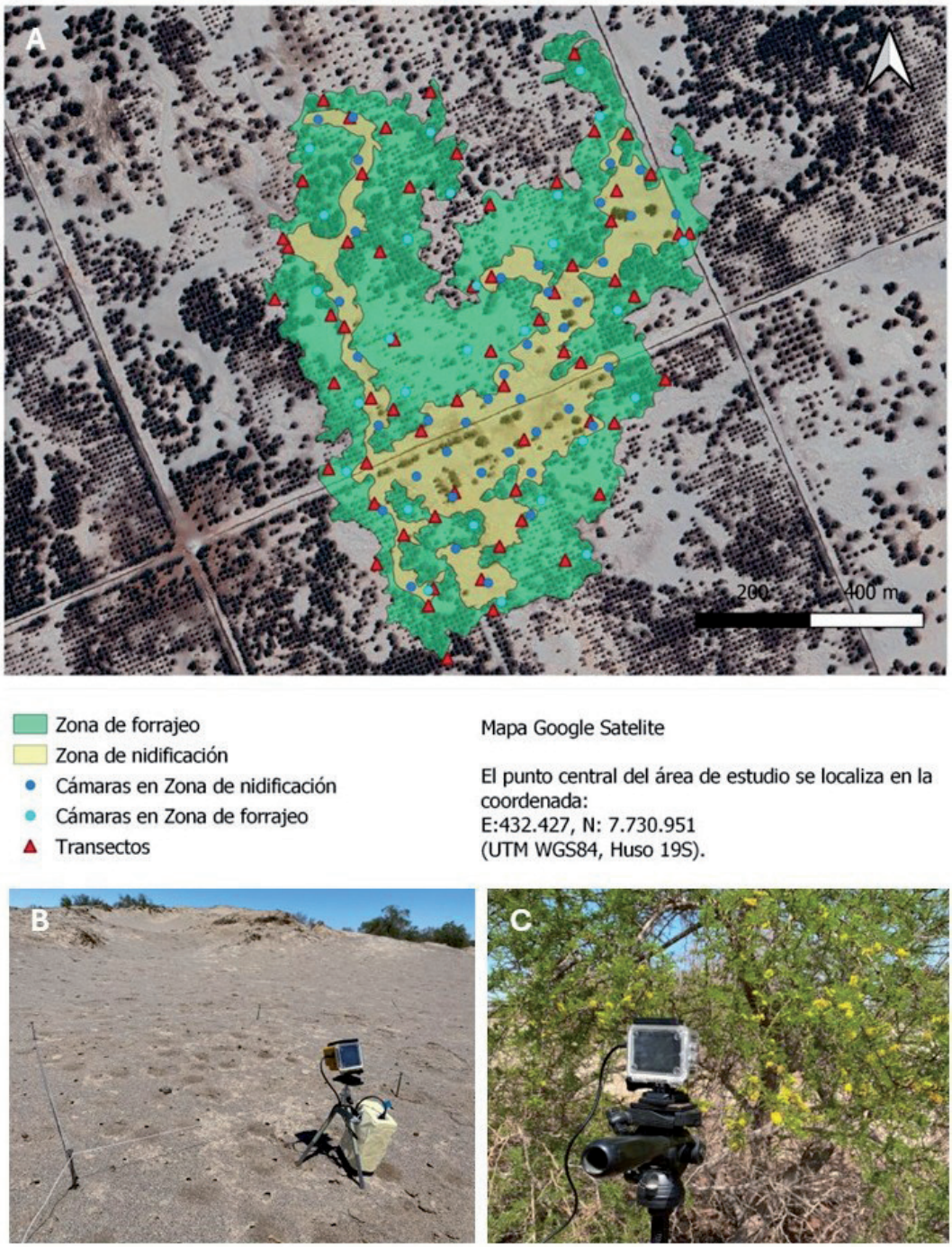


Figura 1. A. Delimitación de la zona de nidificación y forrajeo presentes en el área de estudio, junto a la distribución espacial del total de puntos de instalación de cámaras para el registro de la actividad de *C. tamarugalis* y el total de puntos de implementación de transectos para estimar la abundancia de *M. theresioides.* **B.** Cámaras para el registro de la actividad de *C. tamarugalis* en la zona de nidificación. **C.** En zona de forrajeo. / **Figure 1. A.** Delimitation of the nesting and foraging zones present in the study area, along with the spatial distribution of the total camera installation points for recording the activity of *C. tamarugalis* and the total transect implementation points to estimate the abundance of *M. theresioides*. **B.** Cameras for recording the activity of *C. tamarugalis* in the nesting zone. **C.** In foraging zone.

Registro de abundancia de *M. theresioides*

La abundancia de *M. theresioides* se estimó mediante transectos con registro directo por avistamiento (McDiarmid *et al*. 2012), realizados en ambas zonas de actividad de la abeja. Cada transecto consistió en un recorrido pedestre de 100 m, en el cual se contabilizó el número de individuos observados dentro de un ancho fijo de 6 m. Diariamente, se realizaron 4 transectos en la zona de nidificación y 4 en la zona de forrajeo, para cada uno de los 6 segmentos horarios definidos. Cada transecto se asoció a un cuadrante de medición de la actividad de *C. tamarugalis*.

Los transectos fueron realizados por un único observador, quien se desplazó en una sola dirección durante un tiempo estandarizado de 15 min, procurando evitar dobles conteos. Se mantuvo una velocidad de desplazamiento constante, registrando únicamente los individuos detectados hasta 3 m a cada lado del eje lineal del transecto y en la dirección de avance (McDiarmid *et al*. 2012).

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

A partir de las videograbaciones obtenidas en la zona de nidificación de *C. tamarugalis* se cuantificó el número de vuelos (vuelos/min), entradas a los nidos (entradas/min), salidas desde los nidos (salidas/min) y eventos conductuales registrados en torno a los nidos (eventos/min) (Figs. 2A-2B). A partir del número total de estas acciones, se estimó la tasa de actividad de la especie para cada segmento horario, expresada en función del tiempo (actividad/min).

En la zona de forrajeo, la tasa de actividad se estimó mediante el registro del número de vuelos (vuelos/min) y visitas florales (visitas/min) en cada segmento horario (Figs. 2C-D). A partir de la suma de estas acciones, se calculó la tasa de actividad de *C. tamarugalis* en la zona (actividad/min).

La presencia de *M. theresioides* se estimó a partir de la abundancia registrada en cada segmento horario en ambas zonas de actividad de la abeja (nidificación y forrajeo) (Figs. 2D-F), expresándose como el número de individuos observados por transecto (ind/Tr).

Análisis de información

La normalidad de los datos se evaluó mediante la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk 1965), mientras que la homocedasticidad se analizó mediante la prueba de Levene (Gastwirth *et al*. 2009). Dado que los datos presentaron una distribución binominal negativa y no cumplieron con los supuestos de ambas pruebas (normalidad y homocedasticidad), tanto para la tasa de actividad de *C. tamarugalis* como para la abundancia de *M. theresioides*, se utilizó la prueba Anova de Welch y la prueba de Games-Howell (Declare *et al*. 2019) para detectar diferencias estadísticas entre segmentos horarios y zonas de actividad. Para estos análisis se utilizó el software IBM SPSS Statistics® versión 25.

Para evaluar la relación entre la actividad de *C. tamarugalis* y la abundancia de *M. theresioides* en ambas zonas de actividad (nidificación y forrajeo), se empleó un modelo lineal mixto generalizado (GLMM). Dado que la variable respuesta (actividad de *C. tamarugalis*) corresponde a un conteo que presentó sobredispersión respecto a una distribución de Poisson, se utilizó una distribución binomial negativa con enlace logarítmico. Como covariables se incorporaron las variables abióticas registradas en cada zona y segmento horario. Se incluyó como efecto aleatorio (intercepto) el rango o punto de registro ($n = 6$), para controlar la falta de independencia entre las mediciones repetidas obtenidas dentro de cada rango. La necesidad de incluir este efecto aleatorio se evaluó mediante la prueba de razón de verosimilitud (LR test), comparando el GLMM con un modelo binomial negativo sin efecto aleatorio, empleando el estadístico chibar^2 (Islam *et al*. 2022). Los análisis se realizaron con el software STATA® versión 14.

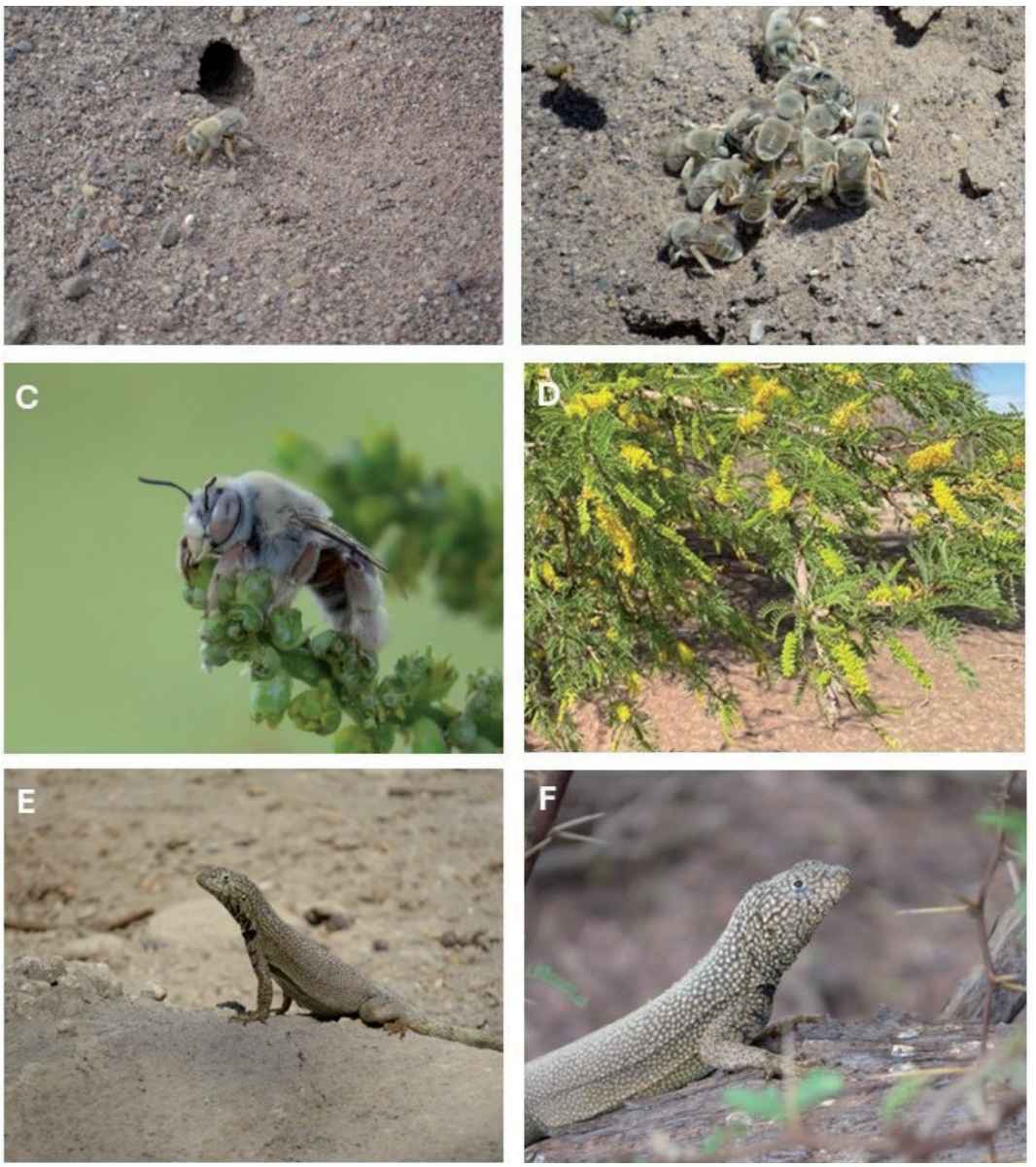


Figura 2. A. Hembra de *C. tamarugalis* en nido. **B.** Machos de *C. tamarugalis* formado aglomerados reproductivos en la zona de nidificación. **C.** Macho de *C. tamarugalis*. **D.** Inflorescencias de *S. tamarugo*. **E.** *Microlophus theresioides* en zona de nidificación y **F.** zona de forrajeo de *C. tamarugalis*. / **Figure 2. A.** Female *C. tamarugalis* in nest. **B.** Male *C. tamarugalis* formed reproductive clusters in the nesting zone. **C.** Male *C. tamarugalis*. **D.** Inflorescences of *S. tamarugo*. **E.** *Microlophus theresioides* in the nesting and **F.** foraging zones of *C. tamarugalis*.

Resultados

Se analizó un total de 480 horas de videograbaciones, correspondientes a 240 h en cada zona de actividad de *C. tamarugalis* (nidificación y forrajeo), complementadas con 240 transectos en cada zona, para estimar la abundancia de *M. theresioides*. Se obtuvieron 60 eventos de medición para cada una de las variables abióticas señaladas en ambas zonas de actividad de la abeja.

Zona de nidificación de *C. tamarugalis*

Las condiciones ambientales en la zona de nidificación evidenciaron una marcada variación térmica a nivel de la superficie del sustrato, con valores entre 23,48 ± 2,69 °C (segmento A) y 44,03 ± 4,11 °C (segmento D). A 15 cm de profundidad, la temperatura osciló entre 21,01 ± 0,71 °C (segmento A) y 39,5 ± 2,8 °C (segmento E). La humedad relativa del aire sobre la superficie del sustrato fluctuó entre 12,0 ± 3,14% (segmento E) y 38,6 ± 2,04% (segmento A).

Se detectaron diferencias significativas en la tasa de actividad de la abeja entre los segmentos horarios evaluados ($p < 0,001$; F de Welch = 162,827; gl = 5). El ciclo de actividad en esta zona se inició con la mayor tasa registrada en el segmento A (08:00 h - 09:00 h), la cual disminuyó progresiva y significativamente a lo largo del día (segmentos B, C, D y E) para luego incrementarse significativamente hacia el segmento F (18:00 h - 19:00 h; $p < 0,001$) (Tab. 1; Fig. 3A).

En cuanto a *M. theresioides*, se identificaron cuatro pares de segmentos horarios con diferencias significativas en su abundancia ($p < 0,001$; F de Welch = 9,480; gl = 5). El segmento B (10:00 h - 11:00 h) presentó un aumento significativo respecto del segmento A ($p = 0,001$) y se mantuvo relativamente estable en los segmentos siguientes (C y D). Las menores abundancias se registraron al inicio y el final del ciclo de actividad (segmentos A, E y F) (Tab. 1; Fig. 3C).

Zona de forrajeo de *C. tamarugalis*

En la zona de forrajeo, la temperatura osciló entre 18,85 ± 0,93 °C (segmento A) y los 33,53 ± 2,03 °C (segmento D). La humedad relativa fluctúo entre 16,7 ± 6,33% (segmento D) y 43,7 ± 3,71% (segmento A).

La tasa de actividad de *C. tamarugalis* mostró diferencias significativas entre los segmentos horarios ($p < 0,001$; F de Welch = 51,219; gl = 5). El segmento B (10:00 h - 11:00 h) presentó la mayor actividad ($p < 0,015$), seguida de una disminución significativa hacia el segmento C (12:00 h - 13:00 h; $p < 0,001$). El segmento F (18:00 h - 19:00 h) registró la menor tasa de actividad en esta zona ($p < 0,001$) (Tab. 1; Fig. 3B). La abundancia de *M. theresioides* en la zona de forrajeo mostró diferencias significativas entre los segmentos horarios ($p < 0,014$; F de Welch = 3,008; gl = 5). El segmento D (14:00 h - 15:00 h) presentó la mayor abundancia del depredador (1,33 ± 1,39 ind/Tr), con diferencias significativas respecto del segmento A ($p = 0,050$) y F ($p = 0,019$) (Tab. 1; Fig. 3D).

La velocidad del viento, medida en el punto intermedio entre ambas zonas de actividad de la abeja, presentó valores entre 0,43 ± 0,42 m/s (segmento A) y 4,77 ± 1,25 m/s (segmento E).

Tabla 1. Resultados para diferencias significativas entre segmentos horarios (prueba Games-Howell). / **Table 1.** Results for significant differences between time segments (Games-Howell test).

	Zona de nidificación						**Zona de forrajeo**					
	C. tamarugalis			*M. theresioides*			*C. tamarugalis*			*M. theresioides*		
PS	DM	DE	p	DM	DE	p	DM	DE	p	DM	DE	p
A-B	39,047	11,998	0,022*	-1,250	0,279	0,001*	-0,924	0,092	0,000*	0,000	0,154	1,000
A-C	73,881	11,100	0,000*	-0,975	0,267	0,008*	-0,091	0,027	0,015*	-0,050	0,162	1,000
A-D	95,627	10,801	0,000*	-0,325	0,205	0,609	-0,415	0,091	0,001*	-0,725	0,246	0,050*
A-E	99,199	10,787	0,000*	0,250	0,136	0,446	0,018	0,029	0,990	-0,375	0,194	0,390
A-F	92,865	10,788	0,000*	0,025	0,150	1,000	0,150	0,023	0,000*	0,075	0,142	0,995
B-C	34,835	5,872	0,000*	0,275	0,360	0,973	0,833	0,092	0,000*	-0,050	0,165	1,000
B-D	56,580	5,285	0,000*	0,925	0,317	0,051	0,509	0,127	0,002*	-0,725	0,249	0,054
B-E	60,153	5,257	0,000*	1,500	0,277	0,000*	0,941	0,092	0,000*	-0,375	0,197	0,409
B-F	53,818	5,259	0,000*	1,275	0,284	0,001*	1,074	0,091	0,000*	0,075	0,147	0,996

	Zona de nidificación						Zona de forrajeo					
	C. tamarugalis			*M. theresioides*			*C. tamarugalis*			*M. theresioides*		
PS	DM	DE	p	DM	DE	p	DM	DE	p	DM	DE	p
C-D	21,746	2,683	0,000*	0,650	0,305	0,285	-0,324	0,091	0,012*	-0,675	0,253	0,097
C-E	25,318	2,627	0,000*	1,225	0,264	0,000*	0,109	0,029	0,004*	-0,325	0,203	0,599
C-F	18,983	2,631	0,000*	1,000	0,272	0,007*	0,241	0,023	0,000*	0,125	0,154	0,965
D-E	3,572	0,590	0,000*	0,575	0,201	0,063	0,433	0,092	0,000*	0,350	0,275	0,798
D-F	-2,762	0,610	0,001*	0,350	0,211	0,564	0,565	0,090	0,000*	,800*	0,241	0,019*
E-F	-6,335	0,270	0,000*	-0,225	0,145	0,635	0,132	0,025	0,000*	0,450	0,188	0,173

*p < 0,05: Entre los pares de segmentos horarios comparados existen diferencias significativas entre sus medias. PS: Pares de segmentos horarios en contraste. DM: Diferencia entre medias. DE: Desviación de error estándar. / *p < 0.05: There are significant differences between the means of the compared pairs of time segments. PS: Pairs of time segments compared. DM: Difference between means. DE: Standard error.

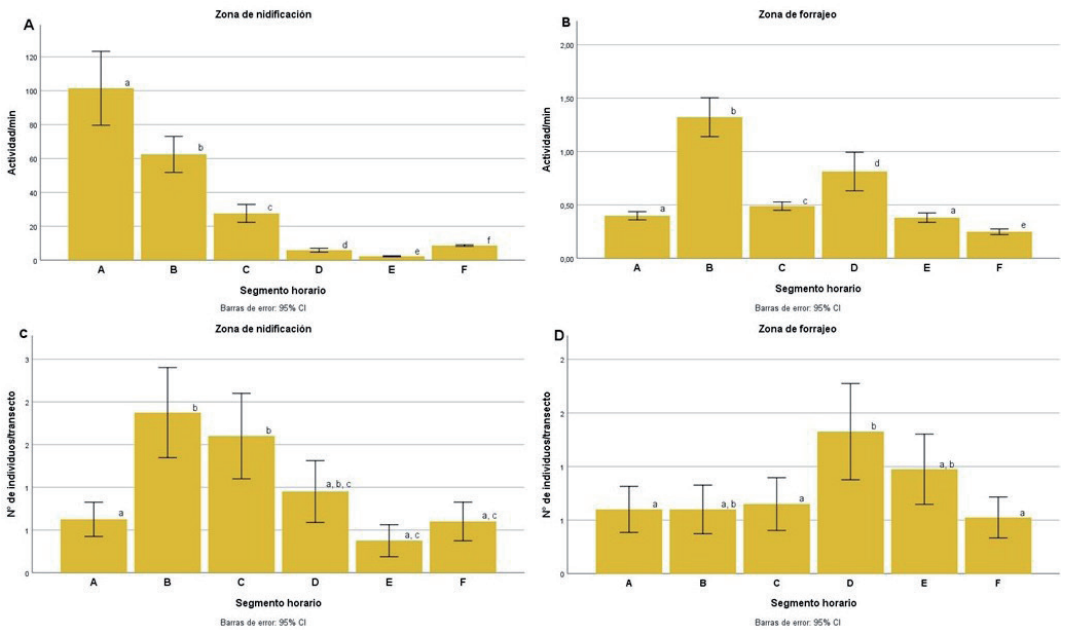


Figura 3. A. Medias de la tasa de actividad de *C. tamarugalis*, registrada en la zona de nidificación. **B.** En zona de forrajeo. **C.** Medias de la abundancia de *M. theresioides*, registrada en la zona de nidificación. **D.** En zona de forrajeo. Grupos de datos que comparten a lo menos un índice con la misma letra, no presentan diferencias significativas entre las medias registradas. / **Figure 3. A.** Means activity rate of *C. tamarugalis*, recorder in the nesting zone. **B.** In foraging zone. **C.** Means abundance of *M. theresioides*, recorder in the nesting zone. **D.** In foraging zone. Date groups that share at least one index with the same letter do not show significant differences between the recorded means.

Análisis de relaciones

El análisis mediante el GLMM identificó relaciones significativas entre la tasa de actividad de *C. tamarugalis* y variables ambientales en la zona de nidificación (Tab. 2). Se observaron asociaciones negativas y significativas con la temperatura de la superficie del sustrato ($\beta = -0{,}035$; EE = 0,015; $z = -2{,}40$; $p = 0{,}016$; Fig. 4A) y con la velocidad del viento ($\beta = -0{,}169$; EE = 0,049; $z = -3{,}48$; $p = 0{,}001$; Fig. 4B).

En la zona de forrajeo, ninguna de las variables evaluadas presentó una relación significativa con la tasa de actividad de *C. tamarugalis*: abundancia de *M. theresioides* (z

= 1,00; p = 0,315), temperatura en *S. tamarugo* (z = 0,61; p = 0,542), humedad relativa (z = 0,43; p = 0,664) y velocidad del viento (z = −0,38; p = 0,702). Consistentemente, el contraste global del modelo no fue significativo (Wald $\chi^2(4) = 1,51$; p = 0,825).

Tabla 2. Resultados para la relación entre variables (GLMM). / **Table 2.** Results for the relationship between variables (GLMM).

Zonas	Variables	Coef.	Error	z	p
Zona de nidificación	Abundancia de *M. theresioides* (Ind/Tr)	-0,040	0,036	-1,12	0,263
	Temperatura de superficie (°C)	-0,035	0,015	-2,40	0,016*
	Temperatura a 15 cm bajo el sustrato (°C)	0,012	0,026	0,47	0,638
	Humedad relativa (%)	0,006	0,015	0,41	0,683
	Velocidad del viento (m/s)	-0,169	0,049	-3,48	0,001*
Zona de forrajeo	Abundancia de *M. theresioides* (Ind/Tr)	0,036	0,036	1,00	0,315
	Temperatura en *S. tamarugo* (°C)	0,009	0,015	0,61	0,542
	Humedad relativa en *S. tamarugo* (%)	0,002	0,007	0,43	0,664
	Velocidad del viento (m/s)	-0,014	0,038	-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. Prueba de razón de verosimilitud del modelo para ambas zonas de actividad de *C. tamarugalis* (LR Test, p < 0,001) (chivar2, p < 0,001). / *p < 0.05: The variable presents a significant relationship with the activity rate of *C. tamarugalis*. Result obtained using a GLMM. Likelihood ratio test of the model for both activity zones of *C. tamarugalis* (LR Test, p < 0.001) (chivar2, p < 0.001).

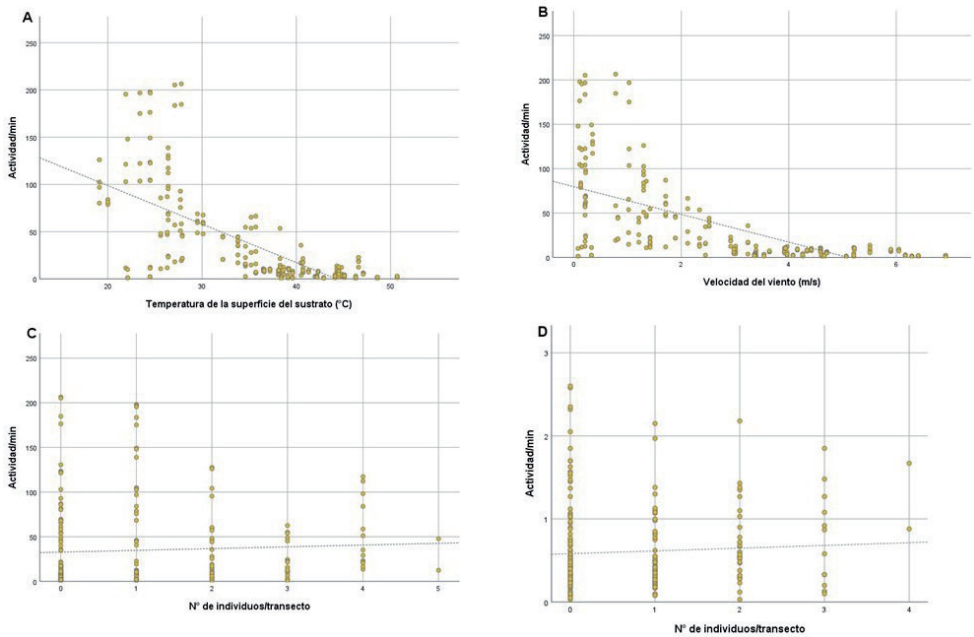


Figura 4. A. Relación entre la tasa de actividad de *C. tamarugalis* y la temperatura media (TS °C) registrada a nivel de la superficie del sustrato de nidificación (p = 0,016). **B.** Relación de la tasa de actividad con la velocidad del viento (m/s) medida en cada uno de los segmentos horarios en estudio (p < 001). **C.** Representación de la tasa de actividad de *C. tamarugalis* y la abundancia de *M. theresioides* en la zona de nidificación de la abeja (p = 0,263). **D.** En la zona de forrajeo (p = 0,315). / **Figure 4. A.** Relationship between the activity rate of *C. tamarugalis* and the mean temperature (TS °C) recorded at the surface level of the nesting substrate (p = 0.016). **B.** Relationship between the activity ratio and wind velocity (m/s) recorder in each of the time segments under study (p< 0.001). **C.** Representation of the activity rate of *C. tamarugalis* and the abundance of M. theresioides in the nesting zone (p = 0.263). **D.** In the foraging zone (p = 0.315).

Discusión

En la zona de nidificación de *C. tamarugalis*, el segmento horario A del estudio (8:00 h – 9:00 h) concentró la mayor tasa de actividad de la abeja a lo largo del día (p = 0,022), la cual disminuyó significativa y progresivamente hacia el segmento E (16:00 h – 17:00 h), donde se registraron los valores más bajos. Estos resultados concuerdan con lo descrito por Toro *et al*. (1991), quienes reportaron un aumento en la frecuencia de observación de *C. tamarugalis* a partir de las 8:00 h. Sin embargo, a diferencia de dichos autores, en el presente estudio no se detectó un incremento significativo de la actividad alrededor de las 11:00 h asociado a la emergencia de hembras. Por el contrario, la actividad fue máxima al inicio del ciclo de actividad del estudio (8:00 h – 9:00 h), disminuyendo progresivamente hacia la tarde, lo que sugiere que la intensificación de la búsqueda de hembras por parte de los machos no contribuye sustancialmente al aumento de actividad global en la zona de nidificación.

Los resultados corroboran que las temperaturas extremas desempeñan un rol determinante en la actividad de las abejas que habitan ecosistemas áridos, concentrándose esta en los períodos de menor temperatura, típicamente durante las primeras horas de la mañana y últimas horas de la tarde (Gorton-Linsley 1958; Stone *et al*. 1999; Calderón *et al*. 2016; Danforth *et al*. 2019; Benton y Owens 2023). Toro *et al*. (1991) señalaron que la actividad de *C. tamarugalis* es casi nula cuando el sustrato alcanza temperaturas cercanas a los 40 °C. En concordancia, en este estudio se observó una marcada disminución de la actividad entre las 14:00 h y 17:00 h, coincidente con las temperaturas más altas registradas (segmento D 44,03 ± 4,11 °C).

Hacia el final del ciclo diario (18:00 h – 19:00 h), se registró un incremento significativo de la actividad en la zona de nidificación respecto de los segmentos previos. Este patrón coincide con lo reportado por Toro *et al*. (1991), quienes atribuyeron este aumento a la llegada de machos provenientes de los tamarugos para refugiarse en los nidos. Sin embargo, en el presente estudio no fue posible confirmar esta observación, debido a la imposibilidad de distinguir el sexo de los individuos en vuelo, dada la alta velocidad de desplazamiento, característica de las especies del género (Chiappa *et al*. 1997).

En la zona de forrajeo se identificó la mayor actividad para la abeja, entre las 10:00 h y 11:00 h (segmento B). Este incremento podría estar asociado tanto a la activación tardía de machos refugiados en el dosel de *S. tamarugo*, donde las temperaturas son más bajas (Toro *et al*. 1991), como al inicio de las actividades de aprovisionamiento de las hembras fertilizadas (Flores-Prado 2023). En este sentido, se observó que las hembras inician el día con labores de mantenimiento del nido (08:00 h – 09:00 h), lo que sería consistente con un posterior aumento en las visitas florales durante el segmento siguiente. La disminución de actividad entre las 12:00 h y 13:00 h podría responder al incremento de la temperatura. Mientras que, el aumento de la medida de actividad registrada entre las 14:00 h y 15:00 h, respecto al segmento anterior, podría explicarse tanto por el uso de los tamarugos como refugio térmico frente a condiciones extremas, como por la incorporación de hembras recientemente fertilizadas que inician la construcción de nidos y el aprovisionamiento de alimento, lo que sugiere un patrón parcialmente distinto al descrito por Toro *et al*. (1991).

A pesar de identificarse períodos del día con mayor potencial de exposición de la abeja a su depredador, el análisis no evidenció efectos significativos de la abundancia de *M. theresioides* sobre la actividad de *C. tamarugalis* en ninguna de las zonas estudiadas. Esto podría explicarse por la alta plasticidad termoconductual de *M. theresioides*, que le permite ajustar su actividad mediante el uso de distintos microhábitats y mantener patrones de actividad uni o bimodales (Fontanillas *et al*. 2000; Labra y Vidal 2002; Vidal y Labra 2008; Vidal *et al*. 2011; Mella-Ávila 2022). De este modo, el depredador podría explotar ambos ambientes sin generar una presión selectiva suficiente como para modificar el patrón de actividad de la abeja.

Asimismo, la depredación podría verse favorecida por la baja respuesta evasiva observada en machos de *C. tamarugalis* durante la cópula (Toro *et al*. 1991; Toro y Riveros 1998), lo que sugiere que factores conductuales también podrían influir en la interacción depredador-presa.

En contraste, se detectaron relaciones negativas significativas entre la actividad de la abeja y variables abióticas en la zona de nidificación, particularmente la temperatura del sustrato y la velocidad del viento. Este resultado es consistente con lo reportado en otros estudios, en los que el aumento de la velocidad del viento reduce la actividad de vuelo de las abejas (Kevan y Baker 1983), mientras que temperaturas elevadas disminuyen su actividad e incluso pueden resultar letales en ambientes extremos (Chappell 1984; Willmer y Stone 1997; Stone *et al*. 1999; Calderón *et al*. 2016).

En la zona de forrajeo no se detectaron relaciones significativas con las variables abióticas medidas, lo que podría explicarse por un efecto amortiguador del follaje de S. *tamarugo*, a lo menos para las variables de temperatura medidas en cada zona de actividad de la abeja. Mediante la prueba de Anova Factorial ($p = 0,489$; $W = 0,431$; $gl = 14$; prueba de esfericidad de Mauchly) se compararon, complementariamente, las medias de la temperatura registrada en la zona de nidificación y forrajeo para cada segmento horario: la temperatura bajo el dosel de *S. tamarugo*, es significativamente menor ($p < 0,05$; $F = 6,362$; $gl = 5$).

En consideración de estos resultados, se evidencia que la variación de la abundancia de *M. theresioides* no constituye un efecto directo sobre la actividad de *C. tamarugalis* en las zonas de nidificación y forrajeo en la Pampa del Tamarugal. El ciclo de actividad diaria de *C. tamarugalis* en la zona de nidificación está determinado principalmente por factores abióticos, en particular la temperatura del sustrato de los nidos y la velocidad del viento, observándose una disminución de su actividad cuando los valores de estas variables son mayores.

Estos antecedentes, realzan la importancia de conocer la historia natural de esta abeja solitaria y comprender las interacciones con su medio abiótico, donde la variación de la temperatura y condiciones climáticas imperantes, en un contexto futuro de cambio climático, podrían modificar el patrón de actividad y comportamiento de *C. tamarugalis*, el principal polinizador de *S. tamarugo*, considerado a su vez, como el principal recurso floral en la Pampa del Tamarugal.

Agradecimientos

El primer autor (FGC) agradece a Geobiota por el apoyo laboral, financiero y logístico para el desarrollo de este estudio, realizado en el marco de su tesis en el Programa de Magister en Ciencias con mención en Entomología del Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de las Ciencias de la Educación de Chile (UMCE). Los autores agradecen a la Corporación Nacional Forestal (CONAF) de la Región de Tarapacá de Chile por la autorización (N° 10-2023) para realizar actividades de investigación en el Sistema Nacional de Área Silvestres Protegidas del Estado (SNASPE), en la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal. Agradecemos también a Jaime Pizarro-Araya (Universidad de La Serena, Chile) y Antonio Rivera (Instituto de Entomología, UMCE) por sus aportes.

Contribuciones de los Autores

FGC: Conceptualización, metodología, investigación (levantamiento de información en terreno), análisis formal y redacción del borrador original. **FSZ:** Investigación (levantamiento de información en terreno), análisis formal, y redacción (revisión y edición, y contribuciones a la estructura del manuscrito). **LFP:** Conceptualización, metodología, investigación (levantamiento de información en terreno) y análisis formal. Todos los autores leyeron y aprobaron la versión final del manuscrito.

Literatura Citada

Benton, T. y Owens, N. (2023) *Solitary Bees* (Primera edición). Harper Collins Publishers. 596 pp.

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

Carranza, J. (2000) *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. (Tercera). Universidad de Extremadura. Servicio de Publicaciones. Cáceres. 590 pp.

Catenazzi, A., Carrillo, J. y Donnelly, M.A. (2005) Seasonal and geographic eurythermy in a coastal Peruvian lizard. *Copeia*, *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.

Danforth, B.N., Minckley, R.L. y Neff, J.L. (2019) *The Solitary Bees: Biology, Evolution, Conservation*. Princeton University Press. 488 pp.

Delacre, M., Leys, C., Mora, Y.L. y Lakens, D. (2019) Taking parametric assumptions seriously: Argument for the use of Welch´s F-test instead of the classical F-test in one-way ANOVA. *International Review of Social Psychology*, *32*(1): 13, 1-12.

Flores-Prado, L. (2023) *Abejas en Chile: Desde su biología hacia su conservación*. Ediciones Fremen. 282 pp.

Fontanillas, J.C., García, C. y de Gaspar, I. (2000) *Los Reptiles: Biología, Comportamiento y Patología*. Ediciones Mundi-Prensa. 160 pp.

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): 343-360. https://doi.org/10.1214/09-STS301

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

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. 270 pp.

Kevan, P.G. y Baker, H.G. (1983) Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology*, *28*(1): 407-453.

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). Pp. 207-224. 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*. University of California Press. 424 pp.

Mella, J. (2017) *Guía de Campo Reptiles de Chile. Tomo 2: Zona Norte*. Peñaloza APG (ed). Santiago, Chile. 316 pp.

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. 992 pp.

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., Willmer, 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

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. y Riveros, G. (1998) Comportamiento de cópula de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Revista Chilena de Entomología, 25*: 69-75.

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., 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.

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

Vidal, M.A. y Labra, A. (2008) *Herpetología de Chile*. Science Verlag. 593 pp.

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

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