

TÁCTICA REPRODUCTIVA DE *PROSOPIS* (MIMOSACEAE) Y ASOCIACIONES ECOLÓGICAS DE SUS POLINIZADORES, EN EL DESIERTO DEL NORTE DE CHILE

REPRODUCTIVE TACTIC OF *PROSOPIS* (MIMOSACEAE) AND THE ECOLOGICAL
ASSOCIATIONS OF ITS POLLINIZERS IN THE NORTHERN DESERT OF CHILE

E. CHIAPPA*, R. VILLASEÑOR*, H. TORO** Y R. COVARRUBIAS***.

* Universidad de Playa Ancha, Casilla 34-V, Valparaíso, Chile.

** Universidad Católica de Valparaíso, Chile, Casilla 4059, Valparaíso, Chile.

*** Universidad Metropolitana, Casilla 147, Santiago, Chile.

RESUMEN

Se presentan observaciones, realizadas en la Pampa del Tamarugal (I Región de Chile, entre los paralelos 19° y 21° Sur), sobre la reproducción de las especies de *Prosopis*, así como de algunas relaciones ecológicas entre los insectos polinizadores. Las especies de este ecosistema, para vivir en condiciones ambientales de selectividad rigurosa, deben desarrollar estrategias interespecíficas adecuadas, tales como evitar competencia, alternancia en los períodos fenológicos, independencia de un polinizador único y acción selectiva de parte de los depredadores.

SUMMARY

Observations in the Pampa del Tamarugal (I Region of Chile) on reproduction of Prosopis species and some ecological relations between their pollinators are presented. The species of this ecosystem in order to live in this extreme selective environmental conditions must evolve adequate interspecific strat-

egies, such as avoid competence, alternancy in phenology, independence of an exclusive pollinator and selective action of depredators.

INTRODUCCIÓN

La presencia de algunas áreas de bosque nativo y el desarrollo de plantaciones de tamarugos y algarrobos (*Prosopis tamarugo* y *P. flexuosa*) en la Pampa del Tamarugal, ubicada en la I Región de Chile (entre los paralelos 19° y 21° Sur) en pleno desierto de Atacama, ha permitido el crecimiento de una fauna asociada que presenta un gran interés biológico. El sistema probablemente responde a procesos evolutivos y respuestas adaptativas que desarrollan las especies y además, a las asociaciones ecológicas interespecíficas que se establecen.

Esta interesante problemática nos ha llevado, desde hace largo tiempo a realizar observaciones y estudios de las especies de *Prosopis* así como de la biología y el comportamiento de algunas especies

de insectos polinizadores asociados a ellas, postulando que están adaptadas a vivir en condiciones de selectividad muy rigurosa y que, para sobrevivir, deben estar reguladas en sus relaciones inter-específicas.

Las condiciones abióticas, presentes en la Pampa, determinan un ambiente, en donde muy pocas especies logran responder con éxito a los requerimientos ambientales. Entre los vegetales, aparte de *Prosopis*, sólo han podido sobrevivir unas cuatro especies más, de los géneros *Pluchea*, *Atriplex*, *Distichlis* y *Caesalpinia* (Toro *et al.*, 1993), mientras que en animales, se eleva a 144 el número de especies encontradas (Bobadilla *et al.*, 1987).

Los factores más limitantes parecen ser: falta de agua, por carencia casi absoluta de precipitaciones y sólo presencia de neblinas ocasionales (Klein y Campos, 1978); humedad relativa muy baja durante el día, con un promedio de 15% y 80% en la noche (observaciones personales); alta radiación solar, con un promedio de 250 días despejados al año; temperaturas generalmente altas, vecinas a los 32° C, entre las 12 y 17 hs, con un descenso nocturno apreciable, llegando aproximadamente a los 8°C (Bobadilla *et al.*, 1987). También hay grandes depósitos de sal a niveles variables de la superficie, los que además de constituir una barrera por su calidad química, forman una gruesa capa, muy dura, prácticamente impenetrable para las especies, como es el caso de algunos insectos, que desarrollan parte o todo su ciclo biológico bajo la superficie del suelo.

MATERIAL Y MÉTODO

Cada año, desde 1968, se ha efectuado por lo menos un viaje a la zona para realizar las observaciones. Se ha trabajado en un bosque natural de *P. tamarugo* y *P. flexuosa* ubicados en la I Región de Chile, 13 km. al este del pueblo de La Tirana (20° 16' lat. S - 69° 48' long. W) y en poblaciones de *P. strombulifera* y *P. burkartii* situadas cerca de La Guaica, 30 km. al este de La Tirana.

1. Para las observaciones generales se escogieron 10 individuos de *P. tamarugo*, 10 de *P. flexuosa* y 5 de *P. strombulifera*, y se determinaron formas de inflorescencias. Las mediciones se hicieron en *P. tamarugo*, en el que:

- se colectaron inflorescencias en diferentes épocas

- se identificaron los estadios florales; a saber: estado I botón; estado II flor cerrada; estado III flor abierta (Villaseñor *et al.*, 1994)

- se determinó número de flores y frutos por inflorescencia (Tabla 3)

En las otras especies sólo se hicieron observaciones.

2. Con relación a los polinizadores:

- se registró el comportamiento de los individuos a la llegada a las flores del tamarugo y dirección seguida posteriormente (Tabla 1)

- se determinó la recompensa buscada por los ejemplares

- se colectaron abejas para estudiar el polen acarreado en patas y sobre el cuerpo.

- se midió el flujo de obreras a la llegada a 3 colmenas de abeja de miel (Tabla 2)

- se determinó el número y las especies de presas con que *Pachodynerus peruensis* alimenta los juveniles.

3. - Se estudiaron fecas de *Microlophus theresiodes* (*Squamata: Iguanidae*), depredador de *Centris*, para detectar las variaciones poblacionales de la abeja por intermedio de los restos, los que representaban la cantidad de individuos ingeridos por cada lagarto (Tabla 4).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

I. Género *Prosopis*

En el desierto chileno han sido descritas cinco especies para el género, las especies citadas son *Prosopis tamarugo* Phil. (Tamarugo), *P. strombulifera* (Lam.) Benth. (Fortuna), *P. burkartii* Muñoz (Churqui) (Muñoz, 1971; Burkart, 1976; Ffilliot y Thome, 1983 en Serra y Gajardo, 1988; Picca *et al.*, 1990), *P. flexuosa* DC (algarrobo) (Zalocchi *et al.*, 1990) y *P. alba* Gris. (Rodríguez *et al.*, 1983; Trobok, 1985). *P. flexuosa* y *P. alba*, presentan problemas de identificación (Villaseñor *et al.*, 1994), lo que hace necesario un estudio taxonómico más exhaustivo, que permita además, determinar las variaciones intraespecíficas y una probable diversidad específica, antes de establecer con mayor precisión, las relaciones con sus polinizadores.

P. tamarugo es una especie claramente identificable en la I Región, encontrándose también en la II Región, donde hay una población al sur de Toconao (23°11' S - 68°00' W) que hemos

observado con características fenológicas muy propias y distintas, además de las diferencias estructurales citadas por Sudzuki (1985). Las poblaciones de la Pampa del Tamarugal florecen a lo largo del año, con una floración típica de primavera que alcanza su máximo en octubre, además de presentar uno o dos picos de floración de invierno, (devareo) variables tanto en número como en intensidad, entre fines de abril y julio; en tanto, la población de Toconao, presenta solamente floración estival, observada por nosotros en el mes de diciembre, no existiendo floraciones de devareo, según información local, dato que sería necesario confirmar (Figura 1).

P. strombulifera se observó creciendo en agrupaciones, formando densas manchas de vegetación baja, de hasta poco más de un metro. Esta circunstancia sugiere que depende de un mecanismo distinto de dispersión de semillas que los algarrobos y tamarugos. Tiene una sola floración anual, entre los meses de febrero y diciembre, sus inflorescencias a diferencia de las especies anteriores que son espigas o racimos y se presentan como capítulos cortos y redondeados.

P. flexuosa es una especie muy variable en cuanto a forma de crecimiento y comportamiento reproductivo. Bajo este nombre hemos identificado, al menos dos especies *P. flexuosa* (según Zalocchi *et al.*, 1990) y *P. alba* (según Rodríguez *et al.*, 1983). En observaciones descritas por nosotros, se trata de dos especies que tienen caracteres reproductivos distintos (Villaseñor *et al.*, 1994); en primavera *P. alba* florece en desfase, al menos 15 días respecto de la floración de *P. flexuosa*. Este hecho, permite a *C. mixta* su princi-

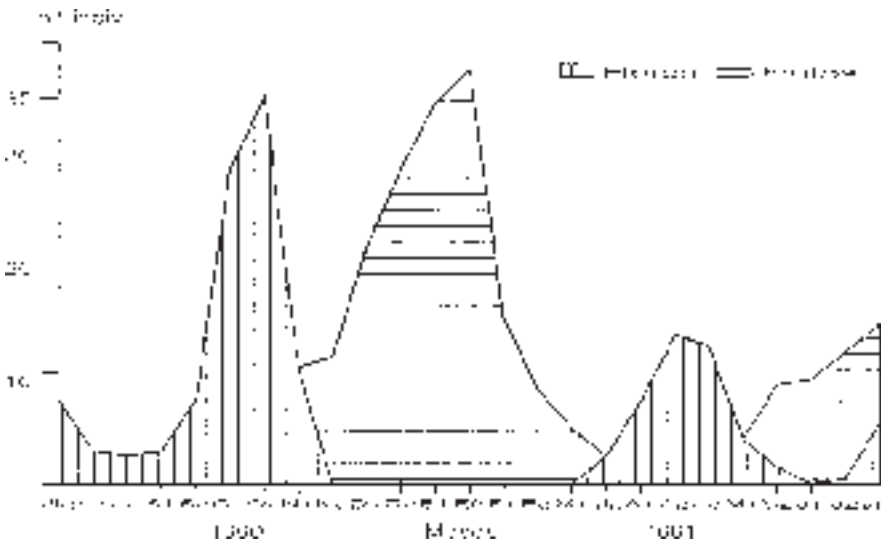


Figura 1. Fenología de *Prosopis tamarugo* en la Pampa del Tamarugal
 Figure 1. Phenology of *Prosopis tamarugo* in the Pampa del Tamarugal

pal polinizador, una oferta más amplia en el tiempo.

P. burkartii es una especie extremadamente rara, con escasas flores a lo largo del año. Dado el reducido número de individuos presentes, esta especie no parece jugar un rol significativo en el momento actual, en las interrelaciones de polinización. Estos escasos ejemplares, sugieren también la necesidad de determinar, a la brevedad posible, si se trata de una especie, de un posible híbrido o de un fenómeno de especiación.

II. Insectos visitantes florales

De acuerdo a Toro *et al.* (1993), la polinización anemófila está ausente en *P.*

tamarugo y la polinización entomófila es realizada por 10 especies de insectos, sin incluir las nocturnas que no han sido estudiadas. Los taxa corresponden a grupos típicamente poliléticos que han logrado ajustarse a las condiciones ambientales del desierto donde funcionan como verdaderos oligoléticos. De las especies encontradas algunas están presentes en número muy escaso, razón por la cual no parecen tener importancia en el proceso de polinización. Otras son muy pequeñas, acuden al árbol en forma localizada y debieran ser polinizadores poco influyentes.

Las especies que tienen una presencia importante como polinizadores son:

CENTRIS MIXTA TAMARUGALIS
(ANTHOPHORIDAE)

Recientemente separada en una subespecie propia de la Pampa del Tamarugal (Toro y Chiappa, 1989). Esta especie parece ser el polinizador más importante de *Prosopis* (Klein y Campos, 1978; Cogollor *et al.*, 1985; Bobadilla *et al.*, 1987) presente en el período de floración de septiembre a noviembre. A pesar de la conocida importancia de *C. mixta* en la polinización de *Prosopis* no se habían hecho, hasta ahora, esfuerzos por estudiar y conocer el comportamiento reproductivo y la biología de la abeja (Toro *et al.*, 1991; Chiappa y Toro, 1994).

Esta abeja presenta una estrategia de visitas veloces, con rápidos cambios entre las inflorescencias y de árboles, es del tipo de visitantes que sacan sólo el néctar más accesible de la flor. Esta circunstancia produce una mayor eficiencia de polinización por la rápida exploración de un mayor número de flores, por lo que el sitio de llegada a la inflorescencia (Tabla 1) influiría directamente en la posterior disposición de los frutos en la infrutescencia. En éstas se observa el ápice del

eje seco, mientras que la mayor parte de los frutos se ubican en la parte media y basal; los porcentajes de distribución son: 32.1% en la base, 62.5% en la zona media y 5.4% apicales (n=56 infrutescencia).

C. mixta visita principalmente, las inflorescencias de tamarugos y algarrobos, las que tienen forma alargada.

PACHODYNERUS PERUENSIS
(VESPIDAE)

Se encuentra presente prácticamente todo el año, variando su densidad poblacional de acuerdo a la cantidad de flores presentes. Esta avispa se detiene principalmente en flores no abiertas con o sin estigmas expuestos, ya que ellos le sirven de sitio de caza para buscar larvas de mariposas para sus crías, por lo que llega indistintamente, a diferentes partes de la inflorescencia (Tabla 1). Cuando se alimenta, su conducta en la llegada a las inflorescencias es la misma, aunque visita flores abiertas con nectáreos fácilmente accesibles, donde adquiere algo de polen en los tarsos y sobre su cuerpo. Se le encuentra visitando *P. Tamarugo* y *P. flexuosa*.

Tabla 1. Preferencias en el lugar de llegada y movimientos siguientes de las principales especies de insectos que visitan inflorescencias de tamarugo

Table 1. Preferences for the arriving site and following movements of the main insect species visiting tamarugo inflorescences

	llegan (%)			continúan (%)				
	base	centro	ápice	izquier.	derecha	base	ápice	n
<i>L. trigemmatius</i>	3.8	15.4	80.8	33.3	16.7	33.3	16.7	26
<i>A. mellifera</i>	23.9	32.6	43.5	18.0	30.0	28.0	24.0	33
<i>P. peruensis</i>	30.2	28.3	41.5	12.3	36.8	26.3	24.6	20
<i>C. mixta</i>	12.8	46.2	41.0	11.6	30.2	46.5	11.6	23

APIS MELLIFERA (APIDAE)

En la Pampa de Tamarugal, la presencia de abeja de miel depende fundamentalmente del hombre, ya sea en su situación

das, el bajo porcentaje de individuos con cargas corbiculares completas es indicador de una baja tasa reproductiva en la zona (Tabla 2).

Tabla 2. Presencia de polen en obreras de *Apis mellifera* que regresan a la colmena
Table 2. Pollen presence in *Apis mellifera* bees returning to the beehive

Tipo de colmenas	Nº obreras	Polen en corbícula		carga completa		polen en cepillo		polen en clipeo		polen en esternos	
		n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
silvestres	30	7	23.3	3	10	28	93.3	29	96.6	28	93.3
	36	6	16.7	3	8.3	34	94.4	29	80.5	26	72
cultivadas	38	14	36.8	4	10.5	37	97.4	37	97.4	33	86.8
	84	19	22.6	9	10.7	84	100	70	83.3	71	84.5
	35	11	31.4	5	14.2	35	100	34	97.1	33	94.3
Total o X	235	57	25.5	24	10.7	218	97.7	199	89.2	191	85.6

n = número de observaciones

% = porcentaje de individuos que llegan a la colmena con polen.

de cultivo trashumante o de cultivos permanentes, los que son alimentados en los períodos de floración escasa (Toro *et al.*, 1992). La abeja de miel realiza visitas más bien largas a cada inflorescencia, caminando entre las flores abiertas o haciendo cortos vuelos que la llevan de una parte a otra de la misma inflorescencia o a otra inmediatamente vecina (Tabla 1). El comportamiento parece procurar la mayor economía energética, consiguiendo el máximo de carga de polen con el menor gasto en los desplazamientos.

La supervivencia de colonias de *A. mellifera*, silvestres y cultivadas, es difícil en la Pampa del Tamarugal a juzgar por el escaso número de ejemplares recolectores que vuelven a las colmenas. En escasas colonias silvestres encontra-

Si bien existen flores de tamarugo disponibles en gran parte del año y, que la condición polilética de la abeja de miel le permite el uso del recurso, sin embargo, no hay un buen ajuste a las condiciones generales en que se desarrolla el tamarugo, debido a las altas temperaturas y falta de agua en el desierto.

LEPTOTES TRIGEMMATUS (LYCAENIDAE)

Es considerada una plaga para *Prosopis* (Bobadilla *et al.*, 1987). Está presente todo el año, con variaciones poblacionales en relación a la presencia de flores, como también es el caso de *Pachodynerus*. Las mariposas se posan generalmente en un solo punto de la inflorescencia, próximo

al ápice, caminan poco, prefiriendo estados inmaduros de las flores para ovipositar o aparearse (Tabla 1). Visita todas las especies de *Prosopis* que se encuentran en el área, especialmente *P. strombulifera*.

III. Recompensa de *Prosopis* para los polinizadores

Uno de los aspectos interesantes del sistema, es el tipo de recompensa que ofrece el árbol a las especies polinizadoras. Se pudieron determinar las siguientes recompensas:

- néctar y polen: observado para los *Apoidea* y otros insectos que visitan *Prosopis*, tales como *Villa sp.*, (*Bombyliidae*). Estos materiales son utilizados por adultos y juveniles (Chiappa y Toro, 1994). El néctar, sin embargo, puede ser usado como líquido, en la realización de otras funciones, para bajar temperatura (Toro *et al.*, 1991) o ablandar substratos para excavar nidos (Chiappa y Rojas 1991).

- proporcionar lugar de apareamiento y tejidos vegetales para alimento de larvas, como es lo requerido por *L. trige-mmatus*.

- proporcionar larvas que son utilizadas como alimento de insectos depredadores, como se observó para *P. peruensis* (*Vespidae*).

Estas recompensas diferentes determinan un espectro de posibilidades, también distintas, en cuanto a adecuación fenológica y una independencia de un polinizador único. Por ser ellas de naturaleza diferente para cada caso, se obtienen resultados con claras ventajas adaptativas, que permiten por una parte evitar competencia y por otra, dar mayo-

res posibilidades a la planta, que puede disponer de polinizadores por un tiempo más largo. Las visitas responden a diferentes motivaciones, de modo que cuando alguna de estas no es funcional, hay otra recompensa que activa un insecto distinto.

Por otra parte, cualquier mecanismo que evite competencia es especialmente valioso para las especies involucradas, ya que no se suma a los rigurosos factores selectivos abióticos que presenta el desierto.

Existe también un cierto grado de autopolinización, mecanismo que puede ser muy efectivo para el buen éxito de la polinización, por contacto directo entre las flores de las inflorescencias. También hay insectos pequeños de poco radio de acción en un árbol, que al visitar unas pocas inflorescencias trasladan polen entre sus flores, como sería el caso de *Chilimelissa luisa*. Esta posibilidad tendría un rol muy importante en el período de floración invernal (de devareo) cuando los polinizadores son más escasos (Villaseñor *et al.*, 1996).

Las circunstancias anteriores hacen exitosa la floración de devareo de los tamarugos y las escasas flores invernales de *P. strombulifera* y *P. burkartii*, que logran producir frutos gracias a Lepidópteros o Véspidos, cuando hay ausencia de abejas en la temporada.

El posible exceso de Lepidópteros que pudiera favorecer este mecanismo, susceptible de transformarse en plaga, parece ser controlado por un período corto sin flores, que deja sin alimento a los adultos y que debería agregarse a la activa

depredación que realiza *Pachodynerus peruensis*.

La eficiencia de recolección demostrada por la abeja de miel no parece tener ventajas para *Prosopis*, ya que la mayor ganancia de la abeja se obtiene revisando cuidadosamente cada inflorescencia y visitando luego las más cercanas, mientras que para la planta la mayor ganancia está en la visita al mayor número posible de flores o a la polinización cruzada.

IV. Táctica reproductiva de *Prosopis*

En *Prosopis*, se ha comprobado una gran cantidad de flores y una pequeña producción de frutos (Villaseñor *et al.*, 1994), ello significaría que existe una gran pérdida de cigotos que no llegan a madurar (Simpson *et al.*, 1977) (Tabla 3).

ke, 1980, en Stearns, 1987). Esta producción de flores en exceso, con un gran costo energético puede tener, a lo menos, tres consecuencias coevolutivas de primera magnitud, o sea, seleccionar un carácter en favor de alguno de los siguientes factores:

a - en la parte masculina,

1) incremento en cantidad de gametos masculinos por el mayor número de estambres expuestos y por su prolongación en el tiempo, dada por la maduración gradual de las flores desde la base al ápice de la flor;

2) lograr una mayor atracción de los polinizadores, por mayor visibilidad o recompensa de néctar, que teniendo menos elementos florales.

Esto permite un mayor transporte de

Tabla 3. Número de flores de cada estado por inflorescencia y de frutos verdes por infrutescencia en *P. tamarugo*

Table 3. Number of flowers per inflorescence and of green fruits per formation for each stage in *P. tamarugo*

	ESTADO I	ESTADO II	ESTADO III	FRUTOS VERDES x INFRUTESCENCIAS
X	81	81	53	12
d.s.	23	21	21	7
Máx.	130	126	105	69
Mín	26	26	18	3
Suma	6752	6711	4516	484
Nº inflorescencias	80	80	80	120

Se ha sugerido que algunas plantas pueden producir muchas flores que no producen semillas, simplemente contribuyen a la atracción global para los polinizadores, con la que se beneficiarán las flores realmente funcionales (Schews-

polen y puede asegurar mejor la adecuación masculina, en cuanto a una gran cantidad de fertilizaciones (Charlesworth *et al.* 1987).

b - en la parte femenina,

3) la inflorescencia se ve afectada con la aparición de un gran número de flores de las que es posible obtener frutos. Ello origina una fuerte presión intrasexual con ganancia de fitness para las primeras flores fecundadas, que no dejan espacio e inhiben a los cigotos posteriores.

Se produce entonces, una competencia entre los cigotos que deben ser eliminados, lo que se relaciona con la hipótesis de “selección arena”, que se plantea como uno de los mecanismos por medio del cual la selección parental influye en la calidad de la descendencia (Stearns, 1987).

V. Variaciones poblacionales de los polinizadores

Indirectamente se ha podido detectar la influencia de dos de los más importantes depredadores que existen en la Pampa, sobre poblaciones de algunos de los polinizadores:

1) La acción del depredador *Microlophus theresioides*, (*Iguanidae*) refleja la dinámica poblacional de *Centris mixta* (Toro, *et al.*, 1996). El estudio de las fecas del lagarto muestra las variaciones

de la especie, particularmente de los machos, los que representan la mayor cantidad de restos presentes en fecas. De acuerdo a lo observado (Tabla 4) se advirtió lo siguiente:

- escasa depredación a comienzos de la temporada;

- un mayor impacto del depredador sobre machos que sobre hembras de *Centris*;

- fuerte depredación sobre machos en plena temporada de reproducción, lo que puede significar una selección positiva para machos tempraneros y negativa para machos tardíos.

2) *Pachodynerus peruensis*, es otro factor ecológico regulador de las poblaciones de polillas. Es un control biológico natural en el ecosistema de la Pampa del Tamarugal, ya que depreda sobre los juveniles de *Lepidoptera*, habiéndose encontrado hasta 106 larvas de tres de las especies más abundantes de mariposas, por cada celdilla de avispa; si esto se multiplica por el número de celdillas por nido, que pueden ser entre 7-11, se puede deducir el impacto de su depredación.

Tabla 4. Número total de individuos de *Centris mixta*, determinados a partir de piezas indicadoras de ejemplares completos, encontradas en las fecas de *Microlophus theresioides*

Table 4. Total number of *Centris mixta* individuals, determined based on pieces indicative of complete individuals, found in the *Microlophus theresioides* feces.

	OCTUBRE		DICIEMBRE	
	Nº ejemplares	%	Nº ejemplares	%
machos	87	53.05	9	5.45
hembras	33	20.13	12	7.27
total	120	73.18	21	12.72

CONCLUSIONES

- Concordando con Simpson *et al.* (1977), se observó que en *P. tamarugo*, la gran cantidad de flores desarrolladas en las inflorescencias, en comparación con la cantidad de frutos, sugiere para ellas un rol importante en la atracción de insectos.

- Existe una buena acomodación de los elementos de la comunidad en relación con el proceso de polinización, ésta se manifiesta principalmente en los siguientes aspectos:

* hay una secuencia cronológica en la floración de las especies del género *Prosopis* que evita la competencia en los visitantes florales y asegura la presencia de los polinizadores a lo largo del año (Figura 2).

* el comportamiento de visita a las flores de las especies de insectos se realiza de acuerdo con la forma de la inflorescencia, existiendo ventajas para *C. mixta* de visitar las inflorescencias alargadas de los *Prosopis* arbóreos, debido al rápido trayecto que realizan sobre ellas; las inflorescencias cortas de *P. strombulifera* en cambio, son mejor visitadas por *Leptotes*, que sólo se posa o realiza pequeños desplazamientos sobre las flores.

* las recompensas que ofrecen las especies de *Prosopis* son atractivas para diferentes especies de insectos y pueden funcionar en distintas épocas del año.

* De acuerdo con la función de deprecación de *M. theresioides* sobre *C. mixta*, se puede inferir una selección que afectaría a los machos que nacen tarde en la

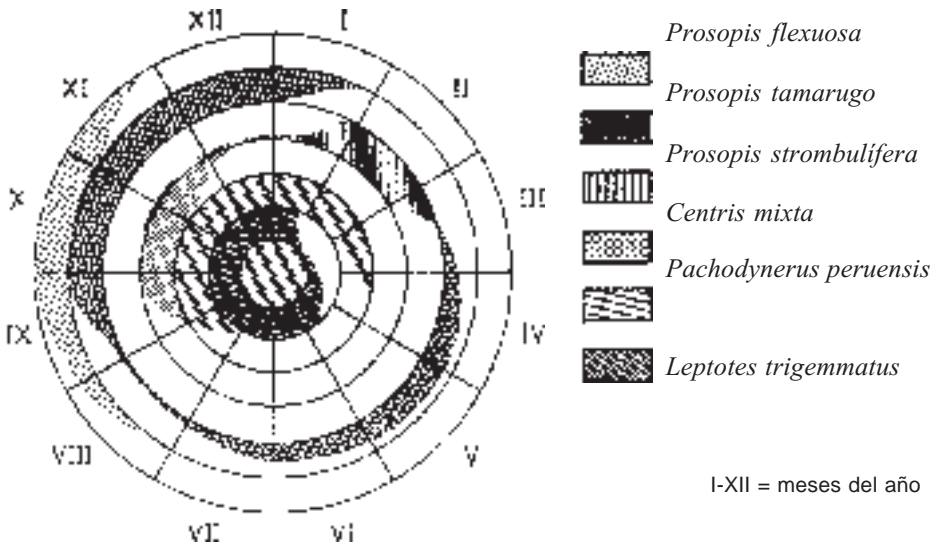


Figura 2. Representación fenológica de 3 especies de *Prosopis* y sus principales polinizadores
Figure 2. Phenological representation of 3 *Prosopis* species and their principal pollinizers

temporada de *Centris* y negativa para machos tardíos. Tal situación puede ser importante, en el ajuste de la abeja a la floración de primavera de *Prosopis*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos sinceramente al personal de la Reserva Forestal "El Refresco" quienes siempre han estado dispuestos a recibirnos cuando realizamos el trabajo. Además a la Universidad de Tarapacá quien facilitó su casa de huéspedes a los investigadores.

BIBLIOGRAFÍA

- BOBADILLA, D., R. CORTES y H. VARGAS, 1987. Estudio de los insectos que atacan el tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.) y algarrobo (*Prosopis chilensis* (Mol.) Stunz). Informe FAO-PNUD-UTA. Universidad de Tarapacá. 168 pp.
- BURKART, A., 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (*Leguminosae, Mimosoideae*). Journal Arnold Arboretum 57 (3): 219-525.
- CHIAPPA, E. y M. ROJAS, 1991. Observaciones en la nidificación de *Pachodynerus peruensis* (Saussure) (*Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae*). Revista Chilena Entomología, 19: 45-50.
- CHARLESWORTH, D., D.W. SCHEWSKE y V.L. SORK, 1987. The evolution of plant reproductive character: sexual versus natural selection. In: The evolution of sex and its consequences. Experiencia suplementarium. Vol 55, 403 pp. S.C. Stearns Berkhausen Verlag.
- CHIAPPA, E. y H. TORO, 1994. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). II parte: nidificación y estados inmaduros. Revista Chilena Entomología 21: 99-115.
- COGOLLOR, G., M. CHEUL y M. POBLETE, 1985. Evaluación del daño por insectos en tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.) y estudios para el control químico. In: Habit, M.A. (ed.): 445-453.
- KLEIN, C. y L.E. CAMPOS, 1978. Biocenosis del tamarugo (*Prosopis tamarugo*), con especial referencia a los artrópodos fitófagos y sus enemigos naturales. Zeitschrift für angewandte Entomologie 85 (I): 86-108.
- MUÑOZ P., C., 1971. Una nueva especie de *Prosopis* para el norte de Chile. Boletín Museo Nacional Historia Natural, 32: 363-370.
- PICCA, P., M.A. AGULLO, R.A. PALACIOS y P.S. HOC, 1990. Pollen vitality and morphology in three *Prosopis* species. Bulletin I.G.S.M. 124-134.
- RODRIGUEZ, R., O. MATHEI y M. QUEZADA, 1983. Flora arbórea de Chile. Ed. Universidad de Concepción. 408 pp.
- SERRA, M.T. y R. GAJARDO, 1988. Fichas técnicas de especies amenazadas *Prosopis tamarugo* Phil. «tamarugo». Especie vulnerable. Universidad de Chile. Dto. Silvicultura C.O.N.A.F. 20 pp.
- SIMPSON, B.B., J.L. NEFF y A.R. MOLDENKE, 1977. *Prosopis* flowers as resource. In: B.B. Simpson (ed.), Mesquite. Its Biology in two desert ecosystems. Hutchinson and Ross Inc. Strasburg.
- STEARNS, S.C., 1987. The selection arena hypothesis. In: S.C. Stearns (ed.) The Evolution of sex and its consequences. Experiencia Supplementum Birkhauser. Verlag. Vassel-Borto, 55: 337-359.

- SUDZUKI, F., 1985. Influencia del medio ambiente sobre la anatomía foliar de *Prosopis tamarugo* Phil. In: Habit, (ed.) «Estado actual del conocimiento sobre *Prosopis tamarugo*». FAO. Santiago, 311-322.
- TORO, H. y E. CHIAPPA, 1989. Nueva especie y subespecie de *Centris (Hymenoptera: Apoidea)* asociadas a *Prosopis tamarugo*. Acta Ent. Chilena, 15: 229-231.
- TORO, H., E. CHIAPPA, R. COVARRUBIAS y R. VILLASEÑOR, 1992. Transporte de polen por *Apis mellifera* en la Pampa del Tamarugal. Acta Entomológica Chilena, 17: 95-99.
- TORO, H., E. CHIAPPA, R. COVARRUBIAS y R. VILLASEÑOR, 1993. Interrelaciones de polinización en zonas áridas del norte de Chile. Acta Entomológica Chilena, 17: 1-10.
- TORO, H., E. CHIAPPA, L. RUZ y V. CABEZAS, 1991. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis (Hymenoptera: Anthophoridae)*. I parte. Acta Entomológica Chilena, 16: 97-111.
- TORO, H., S. ELORTEGUI y E. CHIAPPA, 1996. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis (Hymenoptera: Anthophoridae)*. III parte. Acta Entomológica Chilena, 20: 7-11
- TROBOK, S., 1985. Morfología de frutos y semillas de *Prosopis* (Fabaceae: Mimosoideae) chilenos, en Habit (ED). Estado actual del conocimiento sobre *Prosopis tamarugo*. FAO. Santiago, 258-262.
- VILLASEÑOR, R., H. TORO, E. CHIAPPA y R. COVARRUBIAS, 1994. *Prosopis* del desierto chileno, morfología floral y selección sexual. Anales Museo Historia Natural de Valparaíso, 22: 49-56.
- VILLASEÑOR, R., E. CHIAPPA, R. COVARRUBIAS y H. TORO, 1996. El problema de la autopolinización en *Prosopis tamarugo* Phil. (*Mimosaceae*). Multequina 5: 33-42.
- ZALLOCHI, E.M., R. PALACIOS y M. BRIZUELA, 1990. Interpopulation variation in *Prosopis flexuosa* DC. from northern Chile. Bulletin I.G.S.M. 18: 135-149.

Financiado por Proyectos FONDECYT N° 0644-88 y 0490-90 y Dirección General de Investigaciones de la U. Católica de Valparaíso.