

## INTERRELACIONES DE POLINIZACION EN ZONAS ARIDAS DE CHILE.<sup>1</sup>

### POLLINATION INTERRELATIONS IN CHILEAN ARID ZONES

H.TORO.,<sup>2</sup> E. CHIAPPA.,<sup>3</sup> R. COVARRUBIAS<sup>4</sup> Y R. VILLASEÑOR<sup>3</sup>

#### ABSTRACT.

This study reports the pollination ecology of *Prosopis tamarugo* and its relations with other species of plants growing in the salty desert of northern Chile (*P. flexuosa*, *P. alba*, *P. strombulifera*, *P. burkartii* and *Caesalpinia aphylla*). The following species of insects are considered the most important pollinators: *Centris mixta*, *C. moldenkei*, *Pachodynerus peruensis* and the lycaenid *Leptotes trigemmatius*. Observations were made on the behaviour of the pollinators, inflorescence characters, fruit production and mechanisms to avoid competition.

KEY WORDS: Pollination ecology, *Prosopis*, northern desert, Chile.

#### INTRODUCCION

La importancia ecológica y económica de algarrobos y tamarugos (*Prosopis*), en el norte de Chile, ha sido ampliamente reconocida en el país desde que CORFO, en 1965, inicia una extensiva reforestación de más de 20.000 hectáreas, que se extienden en los salares de Pintados, Bellavista y Zapiga.

En la zona, los estudios sobre *Prosopis* se han centrado principalmente en cuanto a: problemas fisiológicos (Acevedo *et al.*, 1985a y b); Aravena y Acevedo, 1985; López, 1985; Mooney *et al.*, 1980; Sudzuki, 1969, 1985), uso de las especies en ganadería y manejo (Aguirre y Wram, 1985; Cadahia, 1970; Elgueta y Calderón, 1971; Habit,

1980; Klein, 1970; pestes y su posible control (Cogollor *et al.*, 1985; varios documentos internos de CORFO; Gates Clarke, 1987; Johnson, 1983; Klein y Campos, 1978; León, 1974; Bobadilla *et al.*, 1987). Sin referirse expresamente a las especies de *Prosopis* del norte, se encuentra información pertinente en los trabajos de Ward *et al.*, (1977), Solbrig y Cantino (1975), así como también varios trabajos editados por Simpson (1977) y por Palacios y su grupo en Argentina (Genise *et al.*, 1990; Hunziker *et al.*, 1986; Palacios y Bravo, 1981; Picca *et al.*, 1990; Zallochi *et al.*, 1990). Aunque existen aportes de valor en la sistemática del género (Burkart, 1976; Muñoz, 1971; Serra y Gajardo, 1988), se necesita aún un estudio más acabado sobre los *Prosopis* del grupo Algarrobia que permita identificarlos con claridad (Palacios, información personal).

A pesar de ser sólo unas pocas especies de *Prosopis* y una de *Caesalpinia* los únicos vegetales que se desarrollan bien en el desierto salado del norte, muy poca o ninguna información se ha reunido hasta ahora acerca de sus mecanismos de polinización y de las interrelaciones que por esa vía se establecen entre ellas. Varios autores mencionan a *Centris* como el polinizador más importante de *P. tamarugo* (Campos, 1968; Klein y Campos, 1978; Cogollor *et al.*, 1985; Toro, 1986;

<sup>1</sup> Financiado por Proyecto FONDECYT 90-0490.

<sup>2</sup> Laboratorio de Zoología. Universidad Católica de Valparaíso. Casilla 4059. Valparaíso, Chile.

<sup>3</sup> Fac. de Cs Naturales y Exactas. Universidad de Playa Ancha de Ciencias de la Educación. Casilla 34-V, Valparaíso, Chile.

<sup>4</sup> Instituto de Entomología. Universidad Metropolitana de Cs. de la Educación, Casilla 147, Santiago, Chile.

Bobadilla *et al.*, 1987). Sin embargo se observa una falta de estudios centrados en el proceso de la polinización, sin contar que hasta hace poco tiempo no se disponía de una taxonomía clara para los *Centris* de la zona (Toro y Chiappa, 1989).

En tanto la única especie de *Caesalpinia* prácticamente no es usada por la población humana que habita el norte de Chile, las especies arbóreas de *Prosopis* (algarrobos y tamarugos) tienen una fuerte demanda permanente, que podría amenazar su sobrevivencia, tanto en forma de combustible, en la actividad minera de la 1ª y 2ª región, como para alimento de ganado, especialmente en la 1ª región, donde no hay otros vegetales disponibles.

El principal objetivo de este trabajo es aportar información sobre los agentes y mecanismos que intervienen en la polinización en las especies del género *Prosopis* y otras plantas presentes en la 1ª Región de Chile.

#### MATERIALES Y METODOS

Las observaciones se realizaron en Iquique, 1ª Región, en una plantación de tamarugos a cargo de CONAF, situada aproximadamente 20 km al sur de Pozo Almonte (20°24'S; 69°33'W) y en lugares próximos a La Tirana. Se realizó un total de nueve viajes a la zona en las siguientes fechas:

1990 - Julio-Agosto y Octubre

1991 - Enero, Junio y Octubre

1992 - Enero, Abril, Mayo y Diciembre

El período Octubre-Noviembre corresponde a la máxima floración de Primavera de algarrobos y tamarugos. En los meses restantes se realizaron observaciones sobre el tamarugo en cuanto a: 1) floración de "devareo" (fuera de época primavera), 2) recuento y disposición de los frutos en el eje de la inflorescencia; 3) determinación del número de frutos sanos que se encuentran caídos bajo el árbol, lanzando al azar un marco de alambre de 25 x 25 cm, procediendo luego a examinar y contar el número de frutos encerrados en él, tanto los sanos como los atacados por herbívoros; 4) determinación del período de floración máxima de *Prosopis strombulifera*; 5) Durante todo el período de observación se hicieron recorridos permanentes por la Pampa del Tamarugal en búsqueda de flora acompañante del tamarugo. En ellos se determinó el estado de floración y de

actividad reproductiva de estas especies. En los mismos períodos se realizaron observaciones comparativas en la localidad de Quillagua (2ª Región).

6) Para la cuantificación del número de flores por inflorescencia se ubicaron 16 árboles al azar en cada uno de los cuales se tomaron cinco inflorescencias con botones cerrados, cinco con flores cerradas y pistilos expuestos y cinco con corolas abiertas en buen estado. El recuento en cada caso se realizó bajo lupa binocular. 7) Se estimó el transporte de polen por el viento, colocando 30 portaobjetos con glicerina, colgando de las ramas bajo los tamarugos y 26 portaobjetos a uno, dos y tres metros de distancia de la planta; estos se mantuvieron en el lugar durante tres días. La posibilidad de polinización anemófila se estimó también recubriendo 30 inflorescencias con bolsas de malla, que permitían el paso de polen, pero no de insectos y 30 con bolsas de tejido denso que excluían el paso de polen y viento. 8) Se realizaron colectas de insectos durante todo el período de floración de las especies presentes, confirmando posteriormente en el laboratorio la identificación que se había realizado en el terreno. Para obtener una información cuantificable en cuanto a número de ejemplares visitantes, las colectas con red se hicieron por períodos fijos de 10 minutos (Nº insectos/planta/tiempo). 10) Se determinaron las especies polinizadoras por acarreo de polen libre y se registró su comportamiento en cuanto a:

- punto de llegada a las flores y dirección seguida posteriormente.
- recompensa buscada por los visitantes y
- persistencia de la recompensa durante la estación (o tiempo)

#### RESULTADOS Y DISCUSION

##### Flora nativa de la Pampa del Tamarugal.

La búsqueda de flora nativa, de polinización entomófila, ha permitido detectar las siguientes especies para la Pampa del Tamarugal: *Prosopis tamarugo*, *P. strombulifera*, *P. burkartii* (Mimosaceae), *Caesalpinia aphylla* (Caesalpinaceae), *Tessaria absinthioides* (Compositae) y dos especies de algarrobos (Mimosaceae). En este trabajo no se ha diferenciado entre las especies de alga-

robo, ya que ambas florecen sincrónicamente y son visitadas por las mismas especies de insectos. Una de ellas parece corresponder a *P. flexuosa* de acuerdo a Zallocki *et al.*, (1990) y la otra a *P. alba*, de acuerdo a Serra y Gajardo (1988). Ambas especies aparecen a veces identificadas como *P. chilensis* (Klein y Campos, 1978), especie que se distribuye muchísimo más al sur en nuestro territorio, por lo que parece ser necesario un estudio taxonómico más acabado de ellas en el norte, para determinar las variaciones intraespecíficas y la diversidad específica.

*P. tamarugo* es una especie claramente identificable en la primera Región, no así en la Segunda, donde hay una población al sur de Ticonao (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 Canchones florecen a lo largo del año, con una floración típica de primavera que alcanza su máximo en octubre, además de presentar uno o dos peaks de floración de devareo, variables tanto en número como en intensidad, entre fin de Abril y Julio (trabajo en preparación); en tanto, la población de San Pedro de Atacama presenta una sola floración estival, observada por nosotros durante el mes de Diciembre, no disponemos en este caso de observaciones sobre floración de devareo, pero ésta no existe según información local, dato que sería necesario confirmar.

*P. strombulifera* se observó creciendo con distribución agrupada en la Pampa del tamarugal, formando manchas de vegetación baja hasta poco más de un metro. Esta circunstancia sugiere que aparentemente depende de un mecanismo distinto de dispersión de semillas que algarrobos y tamarugos. Se pudieron ubicar tres áreas con grupos de plantas de esta especie, vecinas a la localidad de La Guaica. Los pobladores de la zona ejercen sobre ellas una presión importante, por coleccionar los frutos en forma exhaustiva para venderlos en un pequeño comercio local como amuletos de la buena suerte. Además de la pérdida de semillas, hay un daño importante al pisar las plantas en la búsqueda de frutos. Se observaron además poblaciones de *P. strombulifera* en la zona de Copiapó las que muestran diferencias estructurales importantes que hacen su conespecificidad dudosa.

*P. burkartii* es una especie extremadamente es-

casa, de la cual se lograron ubicar sólo dos pequeños grupos de plantas, el más grande, también cerca de La Guaica (20°26'S; 69°33'W), corresponde a la localidad tipo de la descripción original. Se observaron escasas flores a lo largo del año y no pudo determinarse el período de floración máxima. Dado el reducido número de ejemplares presente, esta especie no parece jugar ningún rol ecológico significativo en el momento actual, al mismo tiempo que se presenta en muy grave peligro de extinción.

*Caesalpinia aphylla* ocupa extensas áreas precordilleranas en terrenos arenosos o arcillosos. La existencia de plantaciones artificiales de *Prosopis* arborescentes, determina algunas situaciones sintópicas con *Caesalpinia* vecinas a La Tirana, que también son de floración sincrónica con tamarugos y algarrobos durante el período primaveral.

*Tessaria absinthioides* ha desarrollado grupos pequeños de plantas cerca de La Guaica. Esta especie no ha sido considerada en este trabajo, debido al mal estado que presentaban los ejemplares en los años que duraron las observaciones.

### Producción de frutos.

Para la planta el problema básico de supervivencia está en originar una cantidad suficiente de semillas, de manera que algunas de ellas puedan llegar a germinar y producir nuevas plantas. Este último proceso parece ser un hecho de muy baja probabilidad dadas las condiciones ambientales del desierto y la necesaria concurrencia de varios factores externos, pero sin embargo exitoso en el momento actual, ya que se ha constatado la presencia de renovales espontáneos en varios sectores.

En todo caso, distintas especies de *Prosopis*, que se corresponden con las secciones establecidas por la taxonomía botánica, siguen estrategias distintas, en las cuales tiene incidencia el proceso de polinización.

- Los algarrobos (Algarrobia), producen frutos en número netamente inferior a los tamarugos, alargados y dulces, lo que los hace especialmente atractivos para mamíferos (incluido el hombre); éstos las hacen pasar por su tubo digestivo ablandando la testa y dejándolas en buenas condiciones de germinar (Klein y Campos, 1978)

- En tamarugos (*Cavenicarpa*) hay generalmente dos máximos de producción de flores y frutos en el año (Villaseñor *et al.*, en preparación), la floración y fructificación de primavera es ligeramente posterior a los algarrobos y muchísimo más abundante, mientras que la de invierno, a veces aun más abundante que la anterior, se presenta en un período en que no hay otros frutos disponibles en la zona; sin embargo su presencia e intensidad parece variar mucho en diferentes años, como se indica más arriba

Para discernir si el factor período del año tiene incidencia en la cantidad de frutos por infrutescencia se tomaron muestras en tres fechas que podrían corresponder a fructificaciones diferentes: 4-X-1990; 5-I-1991 y 25-VI-1991. Los recuentos hechos en diez árboles tomados al azar se indican en tabla 1.

TABLA 1.  
PROMEDIO DE FRUTOS PRODUCIDOS POR INFRUTESCENCIA, EN FLORACION PRINCIPAL (ENERO Y OCTUBRE) Y DE DEVAREO (JUNIO).

	4-X-1990	5-I-91	25-VI-91
$\bar{X}$	6.49	5.67	12.76
Ds	6.16	6.35	8.30
n	306	181	199

$\bar{X}$  = medio

Ds = División standard

n = N° de infrutescencia observadas

Un análisis de varianza de una vía ( $F= 65.06$ ;  $p < 0.001$ ), indica que el período del año tiene una influencia clara sobre la variable analizada, es decir número de frutos por racimo.

Como se trata de tres fechas fijas, es de interés determinar cuál o cuáles de ellas son las causantes de la diferencia general mostrada por el análisis de varianza. Para aclarar este punto recurrimos al método de Scheffé (en Berthet, 1978), de comparación múltiple de medias.

Los resultados de estas comparaciones (tabla 2) muestran que tanto las medias de X-90 como la de I-91, difieren significativamente de VI-91; sin embargo la de X-90 no difiere significativamente de la de I-91.

TABLA 2  
COMPARACION DE MEDIAS DE FRUTOS PRODUCIDOS EN TRES MUESTREOS REALIZADOS.

Contraste	F observado	Significación
X-1990/VI-1991	99.71	***
I-1991/VI-1991	210.40	***
X-1990/I-1991	1.60	NS

\*\*\* =  $p < 0.001$ ; NS = No significativo

En los muestreos realizados en diferentes períodos del año, que se describen más arriba, nos dió la impresión que podría haber una influencia del factor "individuo" o "árbol" en el número de frutos por racimo. Para discernir este punto se realizaron tres análisis de varianza, correspondientes cada uno a las fechas de muestreo. Los resultados se muestran en tabla 3.

TABLA 3  
EFECTO DEL FACTOR ARBOL SOBRE EL NUMERO DE FRUTOS POR RACIMO.

Muestreo	F observado	Grados de libertad	Significación
X-1990	1.9235	10 y 294	*
I-1991	5.4040	9 y 171	***
VI-1991	1.9175	9 y 195	*

\*\*\* = significativo para  $p < 0,001$

\* = significativo para  $p < 0.05$

Se observa en todos los casos un efecto significativo del factor árbol, habiendo entonces árboles con pocos frutos y otros con una mayor cantidad; como se trabajó con un modelo aleatorio, los resultados pueden ser extendidos al conjunto de la población de árboles de la zona.

Aunque los frutos son menos dulces que los de algarrobos igual deben pasar por el tubo digestivo de un mamífero y esperar que las crecidas del "invierno boliviano" (lluvias estivales del altiplano) den las condiciones de humedad necesaria para la germinación (Solbrig y Cantino, 1975).

Algarrobos y tamarugos siguen la teoría de Janzen (1969), en cuanto a que los frutos acumulados bajo el árbol favorecen demasiado la concentración de herbívoros. Los recuentos de semillas caídas bajo 12 árboles mostraron 68.97% de frutos atacados por insectos herbívoros ( $n = 1131$ ); de éstos el número de Bruchidae aumenta con el tiempo (Solbrig y Cantino, 1975),

hasta prácticamente atacar todas las semillas presentes, desfavoreciendo así el crecimiento de renovales bajo la copa de los árboles originales.

El paso por el tubo digestivo de mamíferos herbívoros tiene otros significados importantes para la semilla además de la ruptura de la testa: la distribución a distancia, con respecto a la planta progenitora, escapar de los insectos herbívoros que se concentran bajo el árbol y la protección de las semillas del ataque directo de insectos herbívoros que ya pueden estar contaminando el fruto, éstos necesariamente terminan el ataque por acción de las enzimas, cuando el fruto está dentro del aparato digestivo.

Basados en nuestras observaciones preliminares para *P.strombulifera* y *P.burkartii* (Strombocarpa), la reproducción no se basa en un enorme número de frutos, ni sigue estrictamente la hipótesis de Janzen (1969), dada su distribución agregada, sino más bien en una producción no tan abundante, que es retenida entre las plantas progenitoras; éstas les proporcionan una importante protección contra mamíferos, gracias a un sistema más fino y denso de espinas de alta eficiencia. En nuestras observaciones, ambas especies mantenían en el suelo, bajo el follaje, un gran número de frutos que no habían sido alcanzado por las ovejas o cabras que allí son abundantes, hecho que concuerda con la distribución espacial agrupada que se había mencionado más arriba.

La cantidad de frutos originada depende fundamentalmente de dos factores: cantidad de flores disponibles y existencia de sistemas de polinización adecuados.

### Polinización anemófila.

Los siguientes resultados indican ausencia de polinización anemófila en tanarugos:

- 30 inflorescencias envueltas con bolsas de malla no dieron resultados significativamente distintos de igual número de inflorescencias envueltas con bolsas de género denso, ya que se obtuvo  $F=0.09$  con  $p > 0.05$  para el número de frutos en diferentes tipos de bolsas, en el análisis estadístico.

- Los portaobjetos con glicerina, que no estaban bajo el árbol, indicaron sólo ocasionales granos de polen ( $\bar{x}=3$  granos de polen por  $cm^2$ ;  $n=20$ ) y también, muy baja abundancia cuando

estaban colgando del ramaje ( $\bar{x}=9$  granos de polen por  $cm^2$ ;  $n=30$ )

- La forma del estigma, como una pequeña concavidad al extremo de un tubo estrecho (Genise *et al.*, 1990) no ofrece una superficie adecuada de adherencia.

- Se suma a lo anterior el viento extremadamente fuerte, que sopla con frecuencia en el desierto, lo que en un sistema de polinización anemófila, produciría una pérdida demasiado importante de granos de polen para una planta que crece típicamente dispersa.

### Polinización entomófila.

A pesar de ser varias las especies de insectos que visitan *Prosopis* (Ward *et al.*, 1977; Bobadilla *et al.*, 1987), son pocas las que juegan un rol importante en la polinización; éstas han sido determinadas por transporte de polen libre en su cuerpo y corresponden, incluyendo a los visitantes de *Caesalpinia*, a las siguientes (no se ha estudiado el rol de las especies nocturnas):

#### Hymenoptera

##### Colletidae

*Colletes murinus* Friese

*Chilimelissa luisa* Toro y Moldenke.

##### Halictidae

*Caenohalictus* sp.

##### Anthophoridae

*Centris mixta* Friese

*Centris moldenkei* Toro y Chiappa.

##### Apidae

*Apis mellifera* L.

##### Vespidae

*Pachodynerus peruensis* Saussure.

#### Lepidoptera

##### Lycaenidae

*Leptotes trigemmatas* Butler.

#### Diptera

##### Bombyliidae

*Villa* sp.

y algunas otras especies ocasionales (Syrphidae, Tachinidae, Calliphoridae, Cecidomyiidae, Sarcophagidae).

Los taxa corresponden a grupos típicamente poliléticos que han logrado ajustarse a las condiciones ambientales del desierto donde funcionan

como verdaderos oligolécnicos. *Colletes murinus* y *Caenohalictus sp.* son especies muy escasas, razón por la cual parecen tener poca o ninguna incidencia en el proceso de polinización. *Chilimelissa luisa* es una abeja muy pequeña, que alcanza sólo a 4 ó 5 mm de largo, es abundante en *Caesalpinia*, sólo la hemos encontrado en algunos tamarugos y en ciertos sectores localizados de los mismos, por lo que la consideramos como un polinizador menos importante para *Prosopis*.

De las seis especies restantes *Leptotes* y *Pachodynerus* se encuentran presentes casi todo el año, variando su densidad poblacional de acuerdo a la cantidad de flores presentes. La presencia de abeja miel depende fundamentalmente del hombre, ya sea en su situación de cultivo transhumante o de cultivos permanentes que son alimentados en los períodos de floración escasa (Toro *et al.*, 1992). Las especies de *Centris* vuelan solamente durante la floración de primavera, desde septiembre a la primera mitad de noviembre; sin embargo también los hemos encontrado volando en diciembre en la 2a. Región, cerca de San Pedro de Atacama. *Villa*, como otros Bombyliidae, es parásito de abejas, en este caso *Centris* o excepcionalmente del lepidóptero *Leptotes trigemmatum* (Bobadilla, información personal) y su densidad por lo general es baja.

Tratando de entender el valor como polinizador de la especies mencionadas, se midió su tiempo de permanencia sobre las flores (tabla 4). Las visitas cortas indicarían presumiblemente un mejor polinizador, ya que el insecto pasa más rápidamente de una flor a otra, concordando con la idea de Harder y Thompson (en Roubik, 1992) de que es el número de visitas de los polinizadores el que determina la evolución de los rasgos florales y sus mecanismos de atracción.

TABLA 4  
TIEMPO (SEGUNDOS) DE VISITA DE INSECTOS  
SOBRE FLORES DE *P. TAMARUGO*

	$\bar{X}$	r	Ds	n
<i>C. mixta</i>	11.26	2 - 35	8.74	39
<i>P. peruensis</i>	13.99	2 - 39	9.85	29
<i>L. trigemmatum</i>	18.06	6 - 49	10.35	26
<i>A. mellifera</i>	14.51	3 - 37	8.8	46

$\bar{X}$  = media; r = rango; Ds = desviación standard; n = número de insectos observados.

Se puede notar que el rango de los tiempos de visita es muy amplio para las cuatro especies, siendo el más alto el de *Leptotes*, que puede permanecer largamente cuando está ovipositando.

- *Leptotes* se posa generalmente en un solo punto, próximo al ápice, camina poco, prefiriendo principalmente estados inmaduros de las inflorescencias para ovipositar o aparearse.

- *Apis* realiza visitas más bien lentas, caminado 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. El comportamiento parece procurar la mayor economía energética, consiguiendo el máximo de carga con el menor gasto en los desplazamientos.

- *Pachodynerus* se detiene principalmente en flores no abiertas con o sin estigma expuesto, éstos le sirven de sitio de caza para buscar larvas de mariposas para sus crías; pero cuando se alimenta visita flores abiertas, con nectarios fácilmente accesibles, donde adquiere algo de polen en los tarsos y sobre su cuerpo.

- *Centris* presenta una estrategia de visitas muy veloces, con cambios rápidos de inflorescencias y de árboles, incluso para las hembras que buscan polen. Los machos visitan las flores preferentemente en las tardes, dejando las mañanas para competir por apareamientos en el área de nidificación; las hembras, en cambio no tienen preferencias marcadas en las horas de recolección, ya que su rol de abastecedoras del nido es permanente. *Centris* es del tipo de visitantes que sacan sólo el néctar más accesible, obteniendo la mejor oferta de la flor. Esta circunstancia produce una mayor eficiencia de polinización por la rápida exploración de un mayor número de flores.

Para conocer el comportamiento de llegada del insecto a la inflorescencia y la dirección del recorrido inmediatamente posterior, se examinaron ambos factores, que podrían representar la mejor oportunidad de polinización cruzada exitosa dentro de la inflorescencia (tabla 5)

TABLA 5  
PREFERENCIAS DE LUGAR DE LLEGADA Y  
MOVIMIENTOS SIGUIENTES DE LAS PRINCIPALES  
ESPECIES DE INSECTOS QUE VISITAN  
INFLORESCENCIAS DE TAMARUGO.

	Llegan (%)			Continúan (%)			n	
	base	centro	ápice	izq.	der.	base		ápice
<i>L.trigemmatum</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

Se observa una clara preferencia de *L.trigemmatum* para llegar a la parte distal de la inflorescencia sin importar que hayan o no flores con corolas abiertas, a diferencia de las demás especies en las cuales el número de llegadas a la base y al centro sumadas son siempre mayores que al ápice; el trayecto que sigue luego, hacia la base, es siempre muy corto y pocas veces sobrepasa el tercio distal. *Apis* y *Centris* en cambio cuando continúan proximalmente, por lo general, alcanzan a la base (a no ser que se trate de inflorescencias ya viejas) y muestran una clara preferencia por flores completamente abiertas. Esta última circunstancia produce una variación apreciable en la llegada de lo ápidos con respecto a otros insectos. Debido a que la apertura de las corolas es más temprana proximalmente, hay un mayor acercamiento de las abejas hacia la base cuando hay sólo botones distales presentes. La situación opuesta se puede advertir en *Pachodynerus*, que no tiene atracción especial por flores abiertas, por lo que no manifiesta marcada preferencia por una zona determinada de llegada.

La llegada de los polinizadores y el camino que siguen posteriormente podría influenciar, mediante respectivas polinizaciones, la disposición alcanzada posteriormente por los frutos en la inflorescencia. En éstas se observa generalmente el ápice del eje seco, mientras que la mayor parte de los frutos se ubican en la parte media basal. Los porcentajes de distribución en la inflorescencia corresponden a: 32.1% basales; 62.5% en zona media y 5.4% apicales, para n=56 inflorescencias.

### Tipos de recompensas para el polinizador.

Uno de los aspectos interesantes del sistema es el tipo de recompensa que ofrece el árbol a las especies polinizadoras. Por ser varias de ellas de naturaleza diferente para cada caso, se obtienen resultados con claras ventajas adaptativas, que permiten por una parte evitar la competencia entre los insectos y por otra, dar mayores posibilidades a la planta, que puede así disponer de polinizadores por un tiempo más largo. Las visitas responden a diferentes motivaciones, de modo que cuando alguna de éstas 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. Desde este punto de vista la introducción de la abeja de miel plantea una situación distinta.

Se pudo determinar las siguientes recompensas:

- Néctar y polen; observados en un gran número de casos para los Apoidea o para todos los insectos que visitan *Prosopis*, como es el caso del néctar. Estos materiales son utilizados como alimento de adultos y juveniles (Kevan & Baker, 1983). El néctar, sin embargo, puede ser usado como líquido, sin importar su valor nutritivo, en la realización de otras funciones como bajar temperatura (Toro *et al.*, 1991) o ablandar el substrato para excavar nidos (Chiappa y Rojas, 1991).

- Proporcionar lugar de apareamiento y tejidos vegetales para alimento de larvas, como es lo requerido por *L.trigemmatum*.

- Proporcionar larvas que son utilizadas como alimento de insectos depredadores, como se encontró para *Pachodynerus peruensis* (Vespidae) y *Villa sp.* (Bombyliidae).

Estas recompensas diferentes determinan un espectro de posibilidades, también distintas, en cuanto a período fenológico y una independencia de un polinizador único. 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 vespídos, cuando hay ausencia total de abejas en la temporada.

El posible exceso de lepidópteros que pudiera favorecer este mecanismo, susceptible de transformarse en una plaga amenazante para la supervivencia de la planta, es compensado en cierto modo, por un período corto sin flores, que deja por lo tanto sin alimento a los adultos, sirviendo de mecanismo de control.

La eficiencia de recolección demostrada por la abeja de miel no parece tener ventajas para *Prosopis*, ya que la mayor ganancia para 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 polinización cruzada.

### Flores disponibles.

Se estimó importante analizar nuestros datos sobre la variación numérica de los distintos estados florales dispuestos en las inflorescencias, diferenciando botones cerrados, flores cerradas con estigma expuesto y de flores con corolas abiertas, mediante un análisis de varianza a dos criterios, modelo cruzado mixto; es decir, con un factor fijo, los 3 estados florales y otro factor aleatorio, los 16 árboles.

Los resultados mostraron para el factor "estado" un valor de F observado= 56.30 (con 2 y 129 grados de libertad), altamente significativo para  $p < 0.001$ ; el factor árbol entregó un valor de F-observado= 1.63, no significativo (con 15 y 192 grados de libertad). La interacción factorial fué significativa con F observado = 1.91, lo que nos indica que, si bien el factor árbol, en forma global no fué significativo, el factor estado no es totalmente independiente del factor árbol y es posible que para algún estado particular pueda mostrar su acción.

Las medias obtenidas para el conjunto de datos de cada "estado" se muestran en tabla 6.

TABLA 6  
NUMERO DE BOTONES Y FLORES EN  
INFLORESCENCIAS DE TAMARUGO

Estado	$\bar{X}$	Ds	Max.	Min.	n
botón cerrado	80.99	22.73	130	26	80
flor cerrada con estigma expuesto	81.54	21.42	126	26	80
flor abierta	53.19	21.42	105	18	80

En la comparación múltiple de medias del factor fijo "estado" los resultados muestran que tanto el número de botones cerrados, como el de flor cerrada con estigma expuesto difieren en forma muy significativa del número de flores abiertas por inflorescencia. En cambio el número de botones cerrados no difiere del número de flores cerradas (tabla 7).

TABLA 7  
COMPARACION DEL NUMERO DE BOTONES  
CERRADOS, FLORES CERRADAS CON ESTIGMA  
EXPUESTO Y FLOR ABIERTA EN INFLORESCENCIAS  
DE TAMARUGO

Contraste	F-observado	Significación
botón cerrado/flor abierta	78.40	***
flor cerrada/flor abierta	85.17	***
botón cerrado/flor cerrada	0.03	NS

\*\*\* =  $p < 0,001$ ; Ns = No significativo

En el caso de igualdad de medias, para botones cerrados y flores cerradas con estigma expuesto, se puede postular que durante esta fase del desarrollo no hay pérdida de botones. Sin embargo en forma alternativa se podría pensar que el número de botones cerrados puede ser en realidad mayor, pero que no todos están presentes simultáneamente en el raquis, de modo que el muestreo ha tomado sólo un subconjunto del total; esto es decir que la inflorescencia joven era todavía demasiado pequeña y no diferenciaba apicalmente todos los botones que se verían posteriormente; nosotros nos inclinamos por la primera hipótesis, dado el gran parecido en las medias, en las desviaciones estandar y en los rangos

Existe una gran diferencia entre los valores promedios del número de flores abiertas por inflorescencia y el número de frutos por inflorescencia (53.19 : 5.67), la diferencia es tan apreciable que induce a pensar que las inflorescencias tienen un rol adaptativo propio, que resulta con tendencias distintas en la parte masculina y femenina.

En la parte femenina el número de ovarios, que puede dar frutos, aparentemente sobrepasa la capacidad física del raquis, de manera que si cada ovario diera un fruto el raquis no los podría soportar. Esta situación exige de una selección que puede ser efectuada por alguna de las siguientes vías:



a.- Mediante una "selección arena" (Stearns, 1987), en la cual se reconozcan genotipos de calidad inferior que son eliminados en un nivel de desarrollo muy temprano. Esto corresponde a un sistema energéticamente barato que funciona antes de que haya existido una gran inversión parental.

b.- Mediante un sistema inhibitor que desarrollen los ovarios fecundados y que actúe sobre los no fecundados (Solbrig y Cantino, 1975).

Cualquiera de los dos sistemas, pero particularmente el segundo, origina una presión de selección con premio para las primeras flores fecundadas. Esta situación podría explicar bien la protoginia desarrollada por *Prosopis*, aun dentro de medios tan selectivos como el desierto, que pudieran de otra manera favorecer sistemas protándricos.

La parte masculina, en cambio parece mostrarse bien adaptada en relación a dos objetivos importantes:

- presentar la mayor cantidad de polen, de donde resultan inflorescencias alargadas, con gran número de estambres y,

- ofrecerlo a los polinizadores en el tiempo más largo posible, lo que se obtiene mediante la apertura de los pétalos y la exposición de las anteras gradualmente en el tiempo y desde la base hacia la región apical de la inflorescencia.

La oferta de néctar, para la mayor parte de los insectos, es simultánea con la aparición de polen, excepto para algunas mariposas con aparatos bucales muy finos, que logran introducir su proboscide entre los pétalos cerrados y alcanzar los nectararios que, aunque no están expuestos, ya tienen néctar formado internamente (Villaseñor et al. en preparación.)

En líneas generales entonces, la planta recompensa sólo el acarreo de polen y no la visita a los estigmas que ya se encontraban abiertos con anticipación.

De acuerdo a Solbrig y Cantino (1975), las inflorescencias con gran cantidad de flores, responden a la necesidad de atraer más polinizadores. Este también pudiera ser el caso de algarrobos y tamarugos pero en mucho menor grado la situación de *P.strombulifera* y *P.burkartii*, que presentan inflorescencias cortas y casi redondeadas.

Es conveniente todavía hacer una consideración más, Simpson (en Solbrig y Cantino, 1975), ha logrado aumentar la cantidad de frutos

en dos y cuatro veces más con polinización artificial, lo que pareciera indicar dificultades en el proceso de polinización natural, éstas pueden ser atribuibles a la forma del estigma, a la misma protoginia o a una baja densidad poblacional de los polinizadores.

### Interrelaciones.

Considerando el bajo número de especies que intervienen en el proceso de polinización (citadas en tabla 4), en relación con otras especies de *Prosopis* (Genise et al., 1990; Simpson, 1977) parecen importantes las estrategias que permiten su buena distribución como recurso, ésto se consigue a través de dos procesos básicos:

a.- Utilización de una distinta especie de polinizador en plantas que florecen sincrónicamente.

Esta es la situación de *Prosopis* con *Caesalpinia aphylla*, la única especie distinta, de planta con flores, capaz de sobrevivir bien en la zona. La polinización de *Caesalpinia* se hace fundamentalmente a través de *Centris moldenkei* (Toro y Chiappa, 1989), mientras que *Prosopis* lo hace a través de *Centris mixta*. Existe un pequeño porcentaje de esta última que también visita *Caesalpinia*, pero opuestamente, no existen ejemplares de *Centris moldenkei* en las colectas realizadas sobre *Prosopis* (tabla 8).

TABLA 8  
NUMERO DE EJEMPLARES DE INSECTOS,  
COLECTADOS EN 10 MIN POR PLANTA (4  
COLECTORES), QUE VISITAN CAESALPINIA Y  
*P.TAMARUGO* EN LA PAMPA DEL TAMARUGAL.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
<i>C. aphylla</i>	21	10	9	8	6	2	1	1	1	0
<i>P. tamarugo</i>	7	0	15	3	1	1	3	1	9	11

A = *Leptotes trigemmatius*; B = *Centris moldenkei*; C = *Centris mixta*; D = *Chilimelissa luisa*; E = *Diptera sp.*; F = *Buprestidae sp.*; G = *Apis mellifera*; H = *Colletes murinus*; I = *Pachodynerus peruensis*; J = *Bruchidae sp.*

Aunque *L.trigemmatius* se muestra muy abundante, le asignamos un rol polinizador inferior a *Centris*, por la cantidad de polen encontrado en el cuerpo. Lo mismo sucede con *Ch.luisa* en tamarugo, pero en este caso no por la cantidad de polen que transporta sino por su pequeño tamaño

y su tendencia a ubicarse sólo en algunos sectores de árboles determinados. La frecuencia de *A. mellifera* es muy variable en la zona, los ejemplares son escasos cuando provienen de colonias asilvestradas o cuando están lejos de colmenares cuidados, pero su densidad crece mucho con la llegada de colonias transhumantes. Los Bruchidae, aunque son abundantes no transportan polen en su cuerpo.

La distinta preferencia de *C. mixta* y la situación monoléctica de *C. moldenkei*, hacen pensar en la existencia de fenómenos coevolutivos, dada la tendencia poliléctica de las especies actuales del género *Centris* en otros ecosistemas. La especialización encontrada no sólo se refiere a alimentación, sino también a ciclo biológico, que ha tenido que sincronizarse con los períodos de floración de las plantas de la zona, como se ha encontrado para *C. mixta* respecto a los *Prosopis* arbóreos.

#### b.- Floración secuencial.

El segundo mecanismo que favorece la buena utilización de los polinizadores es la floración secuencial. Los algarrobos florecen más temprano en la primavera, de modo que su mayor abundancia de flores se produce en la segunda mitad de Septiembre y primera de Octubre. Para los tamarugos la floración de primavera comienza a fines de Septiembre y alcanza su máximo en la segunda mitad de Octubre, la floración cesa durante Enero-Febrero y comienza otra de devareo, bastante variable, que tiene uno o dos máximos en Abril y Julio

*P. strombulifera* se comporta de manera algo semejante a *P. tamarugo*, ya que florece a lo largo del año, sus flores son siempre escasas, excepto en Febrero, donde alcanza su máximo de abundancia.

No tenemos datos suficientes de *P. burkartii*, ya que en todas las observaciones hechas se han encontrado sólo flores aisladas.

Existe una clara relación entre algarrobos y tamarugos con respecto al uso de los polinizadores de primavera, particularmente *C. mixta*, cuyos adultos emergen de los sitios de nidificación en esa temporada. Las siguientes consecuencias se visualizan de esta relación:

- La ausencia de *Centris* antes de septiembre pudiera ser un factor selectivo negativo para una floración más temprana de los algarrobos.

- Mientras existen abundantes flores de al-

garrobos las abejas continúan visitándolos, por aprendizaje de recolección o por preferencias gustativas. En nuestras observaciones las primeras inflorescencias de tamarugos prácticamente no eran visitadas por *Centris* cuando éstos sin embargo, eran abundantes en las flores de algarrobo. Este hecho parece ser un factor selectivo que limita la floración más temprana del tamarugo cuando ambas especies conviven.

El desfase en la floración también fué observado en la II Región, donde las poblaciones locales de tamarugos, con floración estival solamente, presentan la máxima cantidad de flores posterior a aquella de los algarrobos.

- La disminución de flores de los algarrobos motiva un reacondicionamiento en *Centris*, que al no encontrar satisfechas todas sus necesidades, visita y aprende a recolectar en tamarugo.

- La máxima floración de tamarugos encuentra una alta densidad de polinizadores disponibles (que dependían anteriormente del algarrobo). El proceso es especialmente importante ya que origina una acción mutualista (Waser & Real, 1979), entre algarrobos y tamarugos, con ventajas para los últimos; esta situación ya fué visualizada en tiempos de la reforestación motivando la plantación de algunos algarrobos en el bosque de tamarugos (Klein y Campos, 1978).

Opuestamente, no parece haber una relación con las otras especies de *Prosopis*, ya que *P. strombulifera* florece cuando no hay *Centris* en el medio; en este tiempo utiliza como polinizadores a *Leptotes trigemmatius* (Lycaenidae) y a una especie de *Villa* (Bombyliidae), esto es sin tomar en cuenta la presencia variable y circunstancial de *Apis*.

En el tiempo de máxima floración de *P. strombulifera*, *Leptotes* alcanza alta densidad sobre las flores, ya que solo éstas están disponibles y por lo tanto son la única fuente de alimento para adultos; debido a estas dos circunstancias *Villa* también es abundante, por encontrar néctar para los adultos y además larvas de *Leptotes* a las cuales parasitar.

Por otra parte hay una buena relación entre la forma redondeada de la inflorescencia de *P. strombulifera* y el comportamiento de *Leptotes*, ya que como se había dicho anteriormente, la mariposa llega preferentemente al ápice y realiza sólo cortos trayectos cuando camina hacia el extremo proximal.

Posiblemente *P.burkartii* tiene un sistema de polinización semejante a *P.strombulifera*, sin embargo nosotros no hemos encontrado ningún insecto especialista para esta especie, habiéndose recolectado escasos ejemplares de todos los insectos indicados en tabla 8. Los polinizadores propios o las relaciones de polinización que pueden haber existido entre esta especie y el resto, posiblemente no existen en la actualidad, debido al escaso número de ejemplares disponibles de *P.burkartii* que no son suficientes para soporiar asociaciones exclusivas. También puede tratarse de un híbrido (Burkart, 1976), de formación reciente o poco exitoso, que no ha establecido asociaciones específicas.

#### CONCLUSIONES.

Se han ubicado cinco especies de *Prosopis* y una de *Caesalpinia* como las principales plantas con flores de la Pampa del Tamarugal; *Tessaria absinthioides* y las especies cultivadas no han sido consideradas en este trabajo.

En *Prosopis* 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.

Los insectos polinizadores, determinados por acarreo de polen sobre su cuerpo, corresponden a: tres especies de Apoidea, un Lycaenidae, un Vespidae y una especie de Bombyliidae, detalladas en el texto.

Existe una buena acomodación de los elementos de la comunidad en relación al proceso de polinización, ésta se manifiesta fundamentalmente en los siguientes aspectos:

- Hay una secuencia cronológica en la floración de *Prosopis* que evita la competencia por los polinizadores y desarrolla posiblemente para algarrobos y tamarugos efectos mutualistas.

- El comportamiento de visita a las flores de las especies de insectos se realiza de acuerdo a la forma de la inflorescencia, existiendo ventajas para *Centris* 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 solo realiza pequeños desplazamientos sobre las flores.

- Aunque la floración es sincrónica en *Caesalpinia* y los *Prosopis* arbóreos, se evita competencia utilizando un polinizador diferente.

- Se ofrecen las siguientes recompensas para los polinizadores: polen, néctar, tejidos vegetales para alimento de larvas, lugar de apareamiento y larvas para alimento de juveniles carnívoros; estas recompensas son atractivas para diferentes especies de insectos y pueden funcionar en distintas épocas del año.

#### AGRADECIMIENTOS

Al Ingeniero Agrónomo Sr. Héctor Vargas y colaboradores, de la Universidad de Tarapacá, por la ayuda prestada en la realización de este trabajo y a la CONAF, I Región, por permitir los estudios en la Reserva -El Refresco-. Agradecemos también a los correctores anónimos de la Revista cuyas valiosas sugerencias han sido tomadas muy en cuenta.

#### REFERENCIAS

- ACEVEDO, E., D. SOTOMAYOR & V. ZENTENO. 1985a. Parámetros hídricos de tejidos foliares en *Prosopis tamarugo* Phil. En: Habit, M.A. Edit. pp.271-277.
- 1985b. Antecedentes sobre mecanismo de fijación de Anhidrido carbónico en *Prosopis tamarugo* Phil. En: Habit M.A. Ed. pp.279-287
- AGUIRRE, J. & J.WRAM. 1985. Especies del género *Prosopis* y su manejo en la Pampa del Tamarugal. En: Habit M.A. Ed. pp: 3-33.
- ARAVENA, R. & E. ACEVEDO. 1985. Estudio de la relación hídrica de *Prosopis tamarugo* Phil. mediante isótopos estables, Oxígeno-18 y Deuterio. En: Habit, M.A. Ed. op. 263-269.
- BERTHET, P. 1978. Biostatistique. Publ. Université Catholique de Louvain, Belgique, 96pp.
- BOBADILLA, D., R. CORTES & H. VARGAS. 1987. Estudio de insectos que atacan al tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.) y al algarrobo (*Prosopis chilensis* (Mol.) Stunz). Univ. de Tarapacá, Inst. Agronomía. 168 pp. Mimeografiado.
- BURKART, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). J. Arnold Arbor. 57(3): 219-525.
- CAMPOS L.E. 1968. Estudio entomológico del tamarugo. Memoria anual 1967. Depto de Biología, Fac. Agronomía. Universidad de Chile, pp 80-84. Mimeografiado.
- CADAHIA, D. 1970. Informe sobre el Plan Forestal Ganadero Pampa del Tamarugal. Estudio de la FAO para el BID. Corporación de Fomento, Chile, 25pp. Mimeografiado.
- COGOLLOR, G., M. CHEUL & M. POBLETE. 1985.

- Evaluación del daño por insectos en tamarugo *Prosopis tamarugo* Phil. y estudios para el control químico. En: Habit, M.A. Ed. pp. 445-453.
- CHIAPPA E y M. ROJAS. 1991. Observaciones en la nidificación de *Pachodynerus peruensis* (Saussure) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). Rev. Chilena Ent. 19: 45-50.
- ELGUETA, H. & S. CALDERON. 1971. Estudio del tamarugo como productor de alimento del ganado lanar en la Pampa del Tamarugal. Inf. técnico N° 38. Instituto Forestal de Chile, Santiago. pp.37
- GATES CLARKE, J.F. 1987. Two new species of *Cryptophlebia* Walsingham from Chile. Acta Ent.Chilena, 14: 7-12.
- GENISE, J., A. PALACIOS, P.S. HOC, R. CARRIZO, L. MOFAT, M.P. MOM, M.A. AGUILLO, P. PICCA & S. TORREGROSA. 1990. Observaciones sobre la biología floral de *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoidea). Fases florales y visitantes en el distrito chaqueño serrano. Darwiniana 30 (1-4): 71-85.
- HABIT M.A. 1980. Contribución al conocimiento del árbol forrajero del desierto *Prosopis tamarugo* Phil., FAO Santiago, 124pp.
- HUNZINKER, J.M., B.O. SAIDMAN, C.A. NARANJO, R.A. PALACIOS, L. POGGIO Y A.D. BURGHANDT. 1986. Hybridization and genetic variation of argentine species of *Prosopis*. For Ecol.Manage.16: 301-315.
- JANZEN, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution 23:1-27.
- JOHNSON, C.D. 1983. Manual sobre insectos que infestan semillas de *Prosopis*. FAO. Roma. 59 pp.
- KEVAN, P.G. & BAKER, H.G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Annual Review of Entomology, 28: 407-453.
- KLEIN, C. 1970. Evaluación de la producción de frutos en tamarugos adultos del bosque Junoy, temporada 1969-1970. Formulario de evaluación CORFO, Depto. de Tarapacá. Laboratorio Entomología INCONOR Canchones. pp, 12 Dactilografiado.
- KLEIN, C.& L. CAMPOS. 1978. Biocenosis del tamarugo (*Prosopis tamarugo* Philippi) con especial referencia a los artrópodos fitófagos y sus enemigos naturales. Z. ang. Ent. 85(1): 86-108.
- LOPEZ, O.C. 1985. Efecto del termoperfodo en el crecimiento del tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.). En: Habit M.A. Ed.pp. 299-309 .
- LEON, H. 1974. Estudio comparativo de espolvoreos y pulverizaciones para control de insectos del tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.). Tesis Ing. Agr. Univ. de Chile, Stgo.
- MOONEY, H.A., S.L. GULMON, P.W. RUNDEL & J. EHLERINGER. 1980. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the Northern Atacama Desert. Oecología, 44: 177-180.
- MUÑOZ P.,C. 1971. Una nueva especie de *Prosopis* para el norte de Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 32: 363-370.
- PALACIOS, R.A. y LILIA BRAVO. 1981. Hibridación natural en *Prosopis* (Leguminosae) en la región chaqueña argentina. Evidencias morfológicas y cromatográficas. Darwiniana, 23 (1):3-35.
- PICCA, P., M.A. AGULLO, R.A. PALACIOS & P.S. HOC. 1990. Pollen vitality and morphology in three *Prosopis* species. Bull. I.G.S.M.,18: 124-134.
- ROUBIK, D.W.1992. Loose niches in tropical communities: why are there so few bees and so many trees? In: Effects of Resource Distribution on animal-plant Interactions. 327-354. Academic Press,Inc.
- SERRA, M.T. y R. GAJARDO. 1988. Fichas técnicas de especies amenazadas de *Prosopis*. Universidad de Chile. Dpto. de Silvicultura CONAF.
- SIMPSON, B.B. Ed. 1977. Mesquite. Its Biology in two Desert Shrub Ecosystems. Dowden, Hutchinson and Ross Inc. Stroudsburg, Pennsylvania.
- SOLBRIG, O. & Ph. CANTINO. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoidea). Journal of the Arnold Arboretum 56(2): 185-210.
- STEARNS, S.C. 1987. The selection-arena hypothesis. En: The Evolution of sex and its consequences. Experiencia: supplementum: 155 pp337-360. Birkhauser Verlag BaselBoston.
- SUDZUKI, F. 1969. Absorción foliar de humedad atmosférica en tamarugo, *Prosopis tamarugo* Phil. Bol. Tecn. No. 30, Fac. Agronomía, U.de Chile, pp: 1-23.
- 1985. Influencia del medio ambiente sobre la anatomía foliar de *Prosopis tamarugo* Phil. En: Habit M.A. Ed. pp: 331-367 .
- TORO, H. 1986. Problemas en la introducción y desarrollo de la apicultura en zonas Áridas y Semiáridas de Chile. Bol. Soc. Bio. 41 Concepción, 57:81-88.
- 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., CHIAPPA, E., COVARRUBIAS, R. Y VILLASENOR, R. 1992. Transporte de polen por *Apis mellifera* en la Pampa del Tamarugal. Acta Ent. Chilena, 17: 95-99.
- TORO, H., E. CHIAPPA., L. RUZ y V. CABEZAS. 1991. Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). I Parte. Acta Ent. Chilena,16: 97-111.
- WASER,N.M. & REAL, L.A. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. Nature 281: 670-672.
- WARD, C.R., C.W. O'BRIEN, D.E. FOSTER, & E.W. HUDDLESTONE. 1977. Annotated check list of New World insects associated with *Prosopis* (mesquite). USDA-ARS. Tech. Bull. No. 1557, 115 pp. Washington.
- ZALLOCHI, E.M., R. PALACIOS & M. BRIZUELA. 1990. Interpopulation variation in *Prosopis flexuosa* DC. from Northern Chile. Bull.I.G.S.M., 18: 135-149.