



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
"ZARAGOZA"

PATRONES DE POLINIZACION Y FENOLOGIA FLORAL EN
POBLACIONES DE *Opuntia* spp. EN SAN LUIS POTOSI Y
ZACATECAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

ROSALVA GARCIA SANCHEZ



1984



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
ANTECEDENTES	7
1. Reproducción sexual y propagación vegetativa	7
2. Relación planta-polinizadores	8
2.1. Correspondencia morfológica flor-polinizador	8
2.2. Aislamiento reproductivo: fenología floral y polinización	10
2.3. Relaciones energéticas del forrajeo de los polinizadores	13
2.4. Relación planta-polinizador y la estructura genética de las poblaciones vegetales	15
3. Biología y polinización en especies del género <i>Opuntia</i> .	17
3.1. Taxonomía de <i>Opuntia</i>	17
3.2. Reproducción sexual y propagación vegetativa en especies de <i>Opuntia</i>	18
3.3. Mecanismo floral y fenología de especies de <i>Opuntia</i>	19
3.4. Polinización en <i>Opuntia</i>	20
3.5. Polinización y potencial de hibridación en <i>Opuntia</i> .	23
4. Historia natural y ecología de abejas solitarias	25
OBJETIVOS E HIPOTESIS	31
MATERIALES Y METODOS	32
1. Selección de los sitios de estudio	32
2. Descripción de los sitios de estudio	32

3. Estructura de la población de <i>Opuntia</i>	35
4. Fenología floral de <i>Opuntia</i>	36
5. Colecta de especímenes entomológicos	37
6. Observaciones sobre patrones de forrajeo de las abejas	37
7. Análisis estadístico de la información	38
RESULTADOS	39
1. Abundancia y distribución de las poblaciones de <i>Opuntia</i> en los sitios de estudio	39
2. Fenología floral de <i>Opuntia</i> spp.	43
2.1. <i>Opuntia streptacantha</i>	43
2.2. <i>Opuntia leucotricha</i>	44
2.3. Otras especies	47
3. Ocurrencia temporal de polinizadores de <i>Opuntia</i>	47
3.1. Ocurrencia de las abejas visitadoras de <i>Opuntia</i> en todos los sitios de estudio	47
3.2. Ocurrencia de las abejas visitadoras de <i>Opuntia</i> en cada sitio de estudio	49
3.3. Otros insectos visitadores de <i>Opuntia</i>	55
4. Relaciones entre la abundancia y distribución de los recursos florales y el patrón de visitas florales	55
4.1. Distancia de vuelo entre flores de <i>Opuntia</i>	55
4.2. Frecuencia de vuelos dentro y entre plantas de <i>Opuntia</i> conespecíficas e interespecíficas	67
4.3. Rutas individuales de vuelo de <i>Diadasia</i> <i>rinconis</i>	71
DISCUSION	85

1. Distribución espacial y temporal de los recursos de <i>Opuntia</i> y su relación con la abundancia de polinizadores	85
2. El patrón de polinización de <i>Diadasia rinconis</i> y la abundancia de recursos	88
3. El patrón de forrajeo de <i>Diadasia rinconis</i> y su relación con el flujo genético	93
CONCLUSIONES	96
LITERATURA CITADA	97
APENDICE	109

INDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Especies y formas de <i>Opuntia</i> , su abundancia relativa (%) y nombre común en los sitios de estudio	40
2	Abundancia y distribución de las poblaciones de <i>Opuntia</i> en los sitios de estudio	42
3	Lista taxonómica de las abejas que visitan flores de <i>Opuntia</i> spp., en cuatro localidades del Altiplano Potosino-Zacatecano	48
4	Ocurrencia de las abejas visitadoras de <i>Opuntia</i> spp. en las distintas fechas de colecta en los cuatro sitios de estudio	50
5	Resumen de la ocurrencia temporal y colecta de las abejas que visitan <i>Opuntia</i> spp. en cada sitio de estudio	54
6	Porcentaje de vuelos entre flores visitadas de la misma especie, y entre diferentes especies de <i>Opuntia</i> , en Potrero Tortugas, Villa de Arriaga, San Luis Potosí	68
7	Porcentaje de vuelos entre flores visitadas de la misma especie, y entre diferentes especies de <i>Opuntia</i> , en Presa Tortugas, Villa de Arriaga, San Luis Potosí	69
8	Porcentaje de vuelos entre flores visitadas de la misma especie, y entre diferentes especies de <i>Opuntia</i> , en Rancho Santa Rosa, Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí	70

9	Porcentaje de vuelos entre flores visitadas de la misma especie, y entre diferentes especies de <i>Opuntia</i> , en Ejido Trancoso, Guadalupe, Zacatecas.	72
10	Vuelos individuales de machos (M) y hembras (H) de <i>Diadasia rinconis</i> entre flores y especies de <i>Opuntia</i>	75
11	Comparaciones de la distancia de vuelos interflorales durante el forrajeo de machos (M) y hembras (H) de <i>Diadasia rinconis</i> entre sitios de estudio y sexos	84

INDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Fenología floral de <i>Opuntia streptacantha</i> en Potrero Tortugas (sitio 1) y Presa Tortugas (sitio 2), y de <i>O. leucotricha</i> en Ejido Trancoso (sitio 4) en 1983	46
2	Abundancia de especies de abejas que visitan las flores de las distintas especies de <i>Opuntia</i> con base en las colectas realizadas en los cuatro sitios de estudio	52
3	Frecuencia de vuelo en cuatro intervalos de distancia correspondientes a seis fechas de observaciones en Potrero Tortugas, Villa de Arriaga, San Luis Potosí	57
4	Frecuencias de vuelo en tres intervalos de distancia, correspondientes a cuatro fechas de observaciones en Presa Tortugas, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.	60
5	Frecuencias de vuelo en cuatro intervalos de distancia, correspondientes a seis fechas de observaciones en Rancho Santa Rosa, Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí	62
6	Frecuencias de vuelo en cuatro intervalos de distancia, correspondientes a seis fechas de observaciones en Ejido Trancoso, Guadalupe, Zacatecas	64
7	Relación entre la abundancia de flores y la frecuencia de vuelos largos (>10 m) de <i>Diadasia rinconis</i>	66

8	Rutas individuales de vuelo típicas de <i>Diadasia rinconis</i> macho y hembra en la población central de <i>Opuntia streptacantha</i> , Potrero Tortugas, Villa de Arriaga, SLP.	74
9	Rutas individuales de vuelo típicas de <i>Diadasia rinconis</i> macho y hembra en las poblaciones marginales de <i>Opuntia</i> spp. en Presa Tortugas, Villa de Arriaga, SLP.	78
10	Rutas individuales de vuelo típicas de <i>Diadasia rinconis</i> macho y hembra en las poblaciones de <i>Opuntia</i> spp. en Santa Rosa, Salinas de Hidalgo, SLP.	80
11	Rutas individuales de vuelo típicas de <i>Diadasia rinconis</i> macho y hembra en la población central de <i>Opuntia leucotricha</i> de Ejido Trancoso, Guadalupe, Zacatecas	82
12	Gráfica teórica, en ella se muestra la relación generalizada entre las distancias de vuelo recorridas por <i>Diadasia rinconis</i> en función del recurso floral	92

RESUMEN

El género *Opuntia* incluye una gran variedad de formas y especies silvestres y cultivadas que constituyen uno de los recursos más versátiles y abundantes de las zonas semiáridas del centro de México. La variabilidad dentro del género puede ser el resultado de la ocurrencia de hibridación introgresiva entre formas simpátricas. Las posibilidades de intercambio genético entre las formas y especies de *Opuntia* está mediado por la conducta de forrajeo de los insectos visitantes, que a su vez dependen de la distribución y abundancia de los recursos florales básicos: polen y néctar. Los objetivos de este estudio son: (1) identificar la entomofauna visitadora de *Opuntia*, (2) conocer las pautas conductuales de los insectos durante su forrajeo en función de la disponibilidad de recursos, y (3) definir las posibles consecuencias sobre el flujo genético entre diversas formas de *Opuntia* en dos nopaleras ecológicamente centrales y marginales.

No se observó especificidad entre visitantes florales y las formas de *Opuntia* estudiadas. El principal polinizador fue la abeja de hábitos solitarios *Diadasia rinconis* Cockerell. Se encontró una correlación negativa entre la abundancia de flores en anthesis y las distancias de vuelo interflorales de *D. rinconis* observadas individualmente. Las distancias de vuelo entre dos visitas florales consecutivas rara vez fue mayor de 10 m en poblaciones centrales de *Opuntia*. En poblaciones con individuos más espaciados (poblaciones marginales) se observaron algunos vuelos de más de 50 m. Se sugiere, con base en los resultados anteriores, que el potencial de flujo genético puede ser mayor en poblaciones marginales, y entre aquellos individuos de *Opuntia* que florecen al inicio y final del período de floración.

INTRODUCCION

Las zonas áridas y semiáridas se presentan en todos los continentes y ocupan alrededor del 35% de la superficie terrestre (Cloudsley-Thompson 1979). En México, de acuerdo a diversos autores y criterios para su definición, las zonas áridas y semiáridas se extienden sobre el 50-70% del Territorio Nacional (Rzedowski 1968, 1978, Maldonado 1983).

Las zonas áridas y semiáridas de México constituyen considerables porciones del Desierto Sonorense (Península de Baja California y Sonora), del Desierto Chihuahuense (Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León, San Luis Potosí y Zacatecas), y otras áreas de menor extensión en los estados de Querétaro, Hidalgo, Puebla, Oaxaca y Yucatán (Rzedowski 1968, Medellín-Leal y Gómez-González 1979, Maldonado 1983). En estas zonas predomina un clima que se caracteriza por la escasez e irregularidad de las precipitaciones, baja humedad atmosférica e incidencia de abundante energía solar que provoca fuerte iluminación y grandes oscilaciones en el calentamiento del suelo. Estas condiciones, unidas a las características topográficas regionales y al origen y propiedades físico-químicas del suelo resultan en un escaso desarrollo de la cubierta vegetal (Rzedowski 1968, 1983, Claverán y González 1969, Medellín-Leal y Gómez-González 1979). Las condiciones climáticas extremas que prevalecen en las zonas áridas y semiáridas han propiciado la evolución de una gran variedad de especies vegetales, con adaptaciones morfológicas y fisiológicas muy especializadas (Cloudsley-Thompson 1979, MacMahon 1979).

Los grupos étnicos precolombinos que habitaron las zonas áridas y semiáridas de México, principalmente las tribus chichimecas de los guachichiles, zacatecos, pames y negritos, utilizaron los recursos espontáneos que estas zonas ofrecen mediante la recolección de plantas y frutos y la fauna silvestre asociada, para satisfacer sus necesidades de alimentación, vestido y alojamiento

(Hernández-Xolocotzi 1970, Beltrán 1964, Mellink, inédito). Si bien los productos utilizados y algunos patrones de uso han persistido por varios siglos, la utilización de los recursos de estas zonas en la época colonial sufrió grandes cambios a consecuencia del establecimiento de poblaciones humanas sedentarias. El avance de estas poblaciones trajo consigo, como base para su sustento, la introducción de la ganadería extensiva con animales de origen europeo, la utilización de nuevas técnicas e instrumentos para la agricultura, el desarrollo de la minería con sus demandas de leña y carbón, y la introducción de nuevas plantas, principalmente cultivos de origen euroasiático (Hernández-Xolocotzi 1970, Mellink, inédito). Desde la época colonial la utilización de los recursos naturales de las zonas áridas y semiáridas se ha intensificado, y ha llegado a ocasionar, en años recientes, la excesiva extracción de las especies útiles, el sobrepastoreo de los agostaderos y el avance de la frontera agrícola con base en la destrucción extensiva de la vegetación natural (Beltrán 1964, González y Scheffey 1964, Hernández-Xolocotzi 1970, Aguirre 1979).

Los recursos vegetales que se presentan espontáneamente en las zonas áridas y semiáridas de México son relativamente limitados en cuanto a su diversidad, abundancia y tasa de renovación. La cubierta vegetal, además de ser importante como agente protector del suelo o como alimento para los animales domésticos, incluye especies que proporcionan aceites, ceras, fibras, principios medicinales, sustancias fermentables, alimento y frutas frescas para autoconsumo y mercadeo local (Beltrán 1964, González y Scheffey 1964, Rzedowski 1964, Hernández-Xolocotzi 1970, Maldonado 1983).

En la actualidad, ante el continuo aumento de la población mexicana, se ha tratado de incorporar estas zonas a la economía activa del país. Para lograrlo se ha dirigido el esfuerzo hacia el desarrollo de la agricultura y a la

construcción de algunas obras de riego, a pesar de que generalmente se considera que la potencialidad agrícola es muy limitada. Una alternativa en el uso de los recursos de las zonas áridas y semiáridas que varios autores han propuesto reiteradamente es la de generar un sistema de utilización múltiple que incorpore consideraciones socioeconómicas y ecológicas fundamentales (Rzedowski 1964, Hernández-Xolocotzi 1970, 1983, Aguirre 1979, 1983, Maldonado 1983).

Entre los recursos utilizados en las zonas áridas y semiáridas de México destacan numerosas especies de la familia Cactaceae. Dentro de este grupo se encuentran los nopales, pertenecientes al género *Opuntia*, representado en México por más de 600 especies y variedades (Bravo 1978). Algunas especies de este género son elementos dominantes en comunidades de las planicies y laderas del centro y norte del país, en los estados de Aguascalientes, Durango, Guanajuato, Jalisco, San Luis Potosí y Zacatecas (Rzedowski y McVaugh 1966, Rzedowski 1968). Estas comunidades se encuentran en diversos hábitats entre 1000 y 2200 msnm, con precipitación media anual de 300-600 mm y temperatura media anual de 16-22°C (Rzedowski 1968, Velázquez-Castro 1962).

Tradicionalmente, a las densas asociaciones de especies arbóreas y arbustivas del género *Opuntia* se les ha designado como "nopaleras", término utilizado más formalmente por Miranda y Hernández-Xolocotzi (1963) para definir el tipo de vegetación con dominancia fisionómica de especies de este género. Rzedowski y McVaugh (1966) y Rzedowski (1968) lo consideran como una variante del matorral crasicale.

Velázquez-Castro (1962) menciona la presencia de extensas nopaleras con dominancia de *Opuntia streptacantha* y *O. leucotricha* en la zona desértica de San Luis Potosí y Zacatecas, en suelos de origen ígneo derivados de roca riolítica. Estas especies, y otras cactáceas que coexisten con ellas en

menor abundancia, han sido y son ampliamente utilizadas en el Altiplano. Entre los usos más comunes se pueden mencionar: (1) para la alimentación humana como fruta y verdura fresca, o como productos derivados de frutos en forma de bebidas y dulces; (2) como forraje en pastoreo o ramoneo directo, con o sin el chamuscado de espinas, y con corte, picado y chamuscado en pesebre, y (3) como cercas vivas (Hernández-Xolocotzi 1970, Medellín-Leal y Gómez-González 1979, Flores y Aguirre 1979, Bye 1979).

En años recientes se ha generalizado el desmonte extensivo de las comunidades dominadas por especies de *Opuntia* para dedicar los terrenos al uso agrícola de temporal. La reducción de su extensión original posiblemente ha modificado los mecanismos de interacción biológica que han mantenido su estructura y organización por largos períodos. En la actualidad aún se desconocen muchos de los mecanismos de interacción entre las especies de *Opuntia* con otras especies vegetales y con su fauna asociada. Se desconoce también el efecto que la frontera agrícola pueda ejercer sobre las poblaciones naturales de *Opuntia* a través de sus efectos sobre la entomofauna natural.

En México se han realizado algunos estudios de carácter agronómico sobre especies y formas de *Opuntia*. Estos trabajos se han concentrado en el mejoramiento genético de formas domesticadas o semidomesticadas que presentan características deseables comercialmente (Barrientos y Brauer 1964, Barrientos 1983, Sosa 1964). También se han realizado estudios sobre la taxonomía y distribución geográfica del grupo, encontrándose serias dificultades en su resolución debido a la gran variabilidad de las especies y formas de *Opuntia* presentes en México (Velázquez-Castro 1962, Bravo 1978).

La variabilidad en *Opuntia* es posiblemente el resultado de la ocurrencia de hibridación entre morfoespecies mediante la reproducción sexual y la propagación vegetativa. Las posibilidades de generar mayor variabilidad

genética son mayores cuando ocurre la reproducción sexual, la cual, en *Opuntia*, implica el proceso de polinización.

El presente trabajo está dirigido a conocer taxonómicamente la entomofauna visitadora de flores de *Opuntia*, definir sus patrones de forrajeo en función de la disponibilidad de flores en antesis, y definir las posibles consecuencias de la interacción entre plantas y polinizadores sobre el intercambio genético dentro y entre poblaciones de *Opuntia*.

ANTECEDENTES

1. Reproducción sexual y propagación vegetativa.

Los procesos de propagación vegetativa y reproducción sexual en las plantas tienen carácter adaptativo, y son resultado de un desarrollo evolutivo relacionado básicamente con la ocupación, extensión o mantenimiento de sus áreas de distribución (Abrahamson 1980, Solbrig 1980). Existen especies vegetales que han desarrollado uno u otro mecanismo de propagación. Sin embargo, muchos organismos utilizan ambos medios propagativos, lo cual puede aumentar las posibilidades de éxito ecológico del grupo (Abrahamson 1980, Howell y Roth 1980).

En poblaciones donde la propagación vegetativa y la reproducción sexual ocurren simultáneamente, la descendencia suele desarrollarse de manera diferente. En el caso de la descendencia asexual generalmente existe un desarrollo inmediato y cercano al progenitor, con baja tasa de mortalidad y con un genotipo previamente probado en el ambiente. La descendencia de origen sexual se presenta limitada estacionalmente, se dispersa más ampliamente, generalmente presenta una etapa de latencia, su genotipo es relativamente impredecible y presenta una alta tasa de mortalidad (Abrahamson 1980, Howe y Smallwood 1982).

El reclutamiento vegetativo en las angiospermas es considerado como un mecanismo que implica relativamente pocos riesgos (Abrahamson 1980). Una población con propagación vegetativa suele consistir de unos pocos genotipos altamente adaptados y abundantes localmente, mientras que una población sexual puede consistir de una gran variedad de genotipos de baja aptitud promedio en su ambiente, y con mayores posibilidades ante un ambiente cambiante. La reproducción sexual depende en gran medida de los procesos de polinización

(Abrahamson 1980).

La armonía de la relación entre los modos de propagación vegetativa y reproducción sexual depende de factores abióticos tales como humedad ambiental, luz y temperatura, y de interacciones bióticas tales como competencia y polinización que ha sido un factor determinante en el balance reproductivo de algunas plantas árticas (Sarukhán 1980).

2. Relación planta-polinizadores.

2.1. Correspondencia morfológica flor-polinizador.

Se considera que la evolución de las estructuras florales está ligada estrechamente a la evolución de los procesos de polinización (Proctor y Yeo 1973, Faegri y van der Pijl 1979). Si consideramos que la mayoría de las especies vegetales son polinizadas por el viento y que, de acuerdo a Faegri y van der Pijl (1979), la anemofilia es derivada de la entomofilia, esperaríamos que la mayoría de las flores fuesen reducidas y simples en extremo. Sin embargo, en las angiospermas, que son el grupo de plantas más ampliamente distribuido, predomina la polinización biótica en sus diversas modalidades (Proctor y Yeo 1973, Faegri y van der Pijl 1979).

La polinización biótica se caracteriza por introducir en la secuencia de eventos a un segundo organismo, el cual actúa como vector, y es indispensable para la interacción entre el polen y el estigma (Linskens 1982). La polinización es el prelude necesario para que se lleve a cabo la fertilización y formación de semilla en la planta (Proctor y Yeo 1973).

En las plantas polinizadas por los diversos animales existe una tendencia general a desarrollar una gran integración y precisión en la generación, transferencia y depositación del polen. Por ello es frecuente encontrar adaptaciones morfológicas y etológicas especializadas entre aquellas flores

que tienen a los insectos como vectores de polinización (Baker y Hurd 1968, Proctor y Yeo 1973, Faegri y van der Pijl 1979). Se considera que las flores originalmente presentaron estructuras no especializadas, como por ejemplo el gran número de estambres, que posteriormente decrecieron en número y cuya posición fue mejor definida (Percival 1969). Los carpelos inicialmente estaban libres y existía un área estigmática marginal pero no estilo; posteriormente, los carpelos se unieron presentando un estilo y estigma (Percival 1969). Así, los cambios que han sufrido evolutivamente las estructuras florales han resultado en formas como las que presentan algunas orquídeas, cuyos nectarios y anteras se encuentran en la parte interna y baja de la flor y sólo son abiertos cuando son visitados por un insecto específico (Proctor y Yeo 1973, Stebbins 1974, Faegri y van der Pijl 1979). Otro refinamiento de la interacción flor-polinizador es la introducción de movimientos activos en algunas partes florales, conocido como tigmotropismo (Percival 1969).

Algunas angiospermas que son consideradas como elementos pertenecientes a familias primitivas son polinizadas por coleópteros. En estas flores hay poca especialización estructural y existen partes florales en abundancia, de manera que si algunos carpelos o estambres son dañados por los insectos masticadores otros permanecen funcionales (Percival 1969, Baker y Hurd 1968, Faegri y van der Pijl 1979). La polinización realizada por coleópteros suele ser casual, ya que sus movimientos son restringidos y no presentan adaptaciones morfológicas desarrolladas para el transporte de polen (Proctor y Yeo 1973, Faegri y van der Pijl 1979). Sin embargo, este sistema de polinización no es el más común entre las angiospermas. Muchas de las especies vegetales son polinizadas por insectos de otros órdenes como Hymenoptera y Diptera. Las flores polinizadas por insectos de estos órdenes a menudo presentan características estructurales que casi aseguran la polinización en cada visita del insecto (Faegri y van der

Pijl 1979). No obstante, la estrecha adaptación que se observa en algunos casos no es necesariamente el producto final de la coevolución entre plantas y polinizadores (Janzen 1980, Linskens 1982).

2.2. Aislamiento reproductivo: fenología floral y polinización.

Se han identificado diversos mecanismos que permiten a las poblaciones y especies mantener su identidad genética y permanencia espacio-temporal en un ambiente determinado. Muchos de estos mecanismos son función de sus requerimientos físicos y químicos particulares como luz, agua o nutrientes, o bien, son generados por la interacción entre los organismos (Levin y Anderson 1970, Proctor y Yeo 1973, Waser 1979). De gran importancia son los mecanismos de aislamiento reproductivo que limitan o evitan el intercambio de genes entre las especies (Stebbins 1950, 1970, 1974, Dobzhansky *et al.* 1977).

Diversos autores como Stebbins (1950, 1978) Faegri y van der Pijl (1979) y Dobzhansky *et al.* (1977) mencionan que existen diversos mecanismos de aislamiento reproductivo en las plantas, que pueden ser agrupados de la siguiente forma:

- a) Aislamiento geográfico, que comprende a las especies alejadas por barreras geográficas y por requerimientos de un hábitat específico.
- b) Barreras de aislamiento reproductivo, que comprende procesos como la estacionalidad en la fase de floración, especificidad del polinizador (incluye aislamiento de tipo mecánico o etológico), incompatibilidad interespecífica de polinización y fertilización, incompatibilidad gamética e hibridación no viable o estéril.

El mecanismo de aislamiento más conocido, y quizás el más extendido, es el de tipo mecánico, en el cual dos especies difieren a tal grado en su

morfología floral que un insecto puede operar eficazmente en una especie, pero no en la otra (Faegri y van der Pijl 1979). Otro mecanismo que es de ocurrencia común involucra la conducta del insecto. En este caso, la polinización es mecánicamente posible, pero no ocurre. Los visitantes suelen distinguir diferencias sutiles entre los colores o aromas, y son altamente selectivos, de manera que la visita a una flor excluye la visita a otro tipo de flor (Proctor y Yeo 1973, Faegri y van der Pijl 1979, Pleasants 1981).

Existen grupos de especies vegetales simpátricas que presentan desplazamientos en sus periodos de floración (Levin y Anderson 1970, Mosquin 1971, Heithaus 1974, Zimmerman 1980). Como resultado, se observa una secuencia fenológica interespecífica y una reducida sobreposición de la floración entre especies simpátricas. Los estudios sobre fenología reproductiva muestran la íntima relación entre los insectos y las flores. El tiempo de emergencia del insecto adulto y sus periodos activos frecuentemente coinciden con la floración de aquella o aquellas especies que más utiliza (Snow 1965, Baker y Hurd 1968, Mosquin 1971, Stephenson 1979, 1982).

Las especies vegetales que tienen periodos similares de floración, que crecen entremezcladas o muy cercanas, y que además son polinizadas por los mismos insectos, sean o no interfértiles, pueden competir por el servicio de los polinizadores (Snow 1965, Levin y Anderson 1970, Mosquin 1971, Waser 1979). La presencia simultánea de un homólogo floral puede resultar detrimental para una u otra especie. Esto se debe a que la densidad y actividad del polinizador frecuentemente son insuficientes para asegurar la fertilización de los óvulos receptivos de ambas especies cuando éstas son autoincompatibles (Levin y Anderson 1970, Heinrich 1975). La fertilización

en las especies alógamas generalmente está en función del número de visitas del polinizador, y de la proporción de éstas que sean precedidas por una visita a plantas de la misma especie (Levin y Anderson 1970, Waser 1982).

La ocurrencia de la competencia en la relación planta-polinizador puede estudiarse desde dos puntos de vista:

- a) La competencia entre plantas, que se presenta cuando los recursos florales (néctar y polen) son abundantes y los polinizadores escasos (Heinrich 1975).
- b) La competencia entre polinizadores, que ocurre cuando los recursos florales son escasos y los polinizadores abundantes (Heinrich 1975, Levin 1979).

La intensidad de la competencia en la relación planta-polinizador depende de las condiciones ambientales que limitan el tamaño y distribución de las poblaciones vegetales y de los polinizadores. La competencia depende también de la densidad y distribución de los recursos florales, que puede variar de acuerdo al patrón fenológico que presenta cada especie (Wainwright 1978, Waser 1979, Augspurger 1980, 1981). Conforme decrece la abundancia de flores en antesis, disminuye la probabilidad de que las flores sean visitadas por el polinizador cuando estos son poco específicos (Levin 1979, Augspurger 1980, Stephenson 1982). El patrón de distribución espacial y temporal de floración de una especie puede determinar qué tan atractivas y conspicuas resultan las flores al polinizador (Heinrich 1975, Thomson 1980, Thomson, Maddison y Plowright 1982, Macior 1983).

Es tan frecuente encontrar abejas donde hay néctar y polen, que desde la antigüedad se ha postulado que existe una estrecha relación entre estos insectos y los recursos florales a través del proceso de polinización. Sin embargo, la influencia que la relación planta-polinizadores pueda ejercer en

las características de la comunidad son poco conocidas. En años recientes se han realizado trabajos encaminados a esclarecer la importancia de las interacciones planta-polinizadores dentro de la estructura de la comunidad. De especial interés ha sido al conocer la relación entre los consumidores de polen o néctar y el tipo reproductivo específico de una especie vegetal, y si estas relaciones contribuyen o no a determinar la diversidad de la comunidad (Heithaus 1974, Pleasants 1981, Schemske 1981 y Thomson 1982). El desplazamiento de los períodos de floración de especies simpátricas es considerado como un mecanismo que puede reducir la competencia por los servicios de los polinizadores. Esto puede operar no solo entre especies relacionadas, sino como un factor que evita la competencia por polinizadores entre especies muy diferentes taxonómicamente, inmersas en la misma comunidad (Snow 1965, Mosquin 1971, Heithaus 1974, Waser 1979, Augspurger 1980, Pleasants 1981, Thomson 1982). Cuando una comunidad presenta numerosas especies en floración simultánea, habrá algunos insectos visitantes que pueden ser polinizadores principales para una especie A, al tiempo que el mismo insecto puede ser un polinizador menor de la especie B. Asimismo, la especie A tendrá otros insectos como polinizadores menores (Levin y Kerster 1974, Heinrich 1975, Augspurger 1981, Motten *et al.* 1981).

Cuando los individuos de dos especies vegetales son interfértiles y sus hábitats se sobreponen, pueden ocurrir mecanismos de selección natural que tienden a disminuir la polinización entre ellas. Tales mecanismos pueden ser pequeñas diferencias morfológicas florales o pequeños desplazamientos en el tiempo de floración o de exposición del polen y néctar. Se ha observado, inclusive, que los individuos de la misma especie en diferentes hábitats pueden florecer en diferentes momentos (p.ej. Schmitt 1983).

2.3. Relaciones energéticas del forrajeo de los polinizadores.

Un factor que suele ser determinante en el establecimiento, mantenimiento y desarrollo de la relación planta-visitadores florales, es la cantidad de alimento que el visitador puede obtener de la flor (Heinrich 1975, Levin 1979). Salvo algunas excepciones, como en ciertas especies del género *Aristolochia* (*A. clematitis*) o la orquídea *Orchis papilionacea*, que atraen a sus polinizadores por el aroma y por la apariencia visual, respectivamente (Proctor y Yeo 1973), el mayor atrayente de la flor para el polinizador es el alimento. La cantidad de alimento proporcionado en relación con la demanda energética del visitador influye en la cantidad de movimientos del visitador de flor a flor y de planta a planta (Levin y Kerster 1974, Heinrich 1975, 1979, Pyke, Pulliam y Charnov 1977). Si la recompensa alimenticia por cada flor es relativamente grande, el visitador puede restringir sus movimientos a pocas flores en pocas plantas (Levin y Kerster 1974, Heinrich 1975). Si la recompensa es relativamente pequeña, el visitador aprende a evadir tales flores y/o plantas. Desde una perspectiva evolutiva, la constancia de los visitantes a ciertas flores ha determinado la evolución de las señales florales e incrementado el porcentaje de polinización (Baker y Hurd 1968, Heinrich 1975, Linskens 1982). Esta constancia es también conocida como "fidelidad" en las preferencias florales. La constancia es mantenida por la recompensa que ofrece la flor al polinizador (Linskens 1982). La recompensa floral ejerce a su vez el papel de atrayente. Los atrayentes florales se han diferenciado en: (1) atrayentes primarios, que satisfacen la demanda de alimento del insecto (p.e. polen y néctar), y (2) atrayentes secundarios, que actúan directa o indirectamente sobre los sentidos del insecto (p.e. color, tamaño y forma de las estructuras florales; (Proctor y Yeo 1973, Faegri y van der Pijl 1979).

Generalmente se supone que las plantas asignan la energía mínima requerida a la producción de atrayentes para los polinizadores, que a su vez resulte suficiente para asegurar una adecuada polinización (Percival 1969, Heinrich 1975, Pyke, Pulliam y Charnov 1977). Si la recompensa por cada flor individual es alta, la polinización puede estar restringida a unas pocas plantas a través de polinizadores óptimos o especialistas (Heinrich 1975, Levin 1979). Así, la eficiencia de los atrayentes y la recompensa alimenticia mantienen la fidelidad temporal de los visitantes hacia ciertas flores. Esta fidelidad puede determinar si una planta es visitada con preferencia a su vecina, afectar el movimiento entre plantas del visitador floral, y ser un prerrequisito para la evolución de la relación planta-polinizador (Heinrich 1975, Bookman 1983).

La recompensa alimenticia ofrecida por las flores la proporcionan, básicamente, el néctar y el polen. Los azúcares son los componentes esenciales del néctar, principalmente los monosacáridos glucosa y fructuosa, y el disacárido sacarosa. La sacarosa predomina en las flores con corola tubular; la glucosa y la fructuosa en las flores abiertas (Percival 1969). El néctar también contiene aminoácidos, proteínas, lípidos, antioxidantes, alcaloides, glucósidos y ácidos orgánicos entre sus componentes. Hiebert y Calder (1983) señalan la importancia de la presencia de sales de potasio y sodio en el néctar de diferentes especies florales en relación con el balance de estos elementos requerido por algunos colibríes e insectos. La importancia del polen, como recompensa alimenticia para los polinizadores, no radica en su contenido energético, sino en sus proteínas, las cuales son usadas para alimentar a las larvas durante su crecimiento (Percival 1969, Baker y Hurd 1968, Heinrich 1975). El polen es probablemente el alimento más importante para las abejas solitarias, y el

néctar para las abejas sociales (Linsley 1958, Baker y Hurd 1968, Heinrich 1975).

2.4. Relación planta-polinizador y la estructura genética de las poblaciones vegetales.

Las especies persisten y evolucionan a través del tiempo en sus hábitats con base en un sistema genético. El sistema genético dentro de las poblaciones debe conservar suficiente aptitud genética inmediata que le permita permanecer en un ambiente establecido y poco cambiante, además de permitir la suficiente flexibilidad genética que permita a su progenie adaptarse a cualquier cambio ambiental o bien emigrar a otros sitios (Dobzhansky *et al.* 1977, Stebbins 1978, Solbrig 1980). De alguna manera, la población debe conservar cierto equilibrio entre estas necesidades tan opuestas.

El acervo genético de una población puede ser modificado por su sistema reproductivo. El sistema reproductivo más común en las angiospermas es la alogamia, que se lleva a cabo por medio de la fertilización cruzada. Este sistema ofrece grandes posibilidades de recombinación genética, que a su vez mantiene y puede aumentar la variabilidad en la población (Stebbins 1950, 1974, 1978, Dobzhansky *et al.* 1977).

Las posibilidades de fertilización cruzada en las angiospermas aumentan a través de la polinización entomófila. El proceso de polinización se asegura con la gran cantidad de alimento ofrecido por la planta, que junto con los atrayentes secundarios atraerá gran cantidad de polinizadores. Además, la fertilización cruzada se asegura con el desarrollo de mecanismos que impiden la autopolinización tales como la dicogamia o la diferente distribución de sexos (Stebbins 1974, Levin 1979). La endogamia reduce la

variabilidad genética, aunque puede resultar en adaptaciones individuales (Stebbins 1950, 1970, Jain 1976, Dobzhansky *et al.* 1977). Si los insectos son escasos, o las plantas crecen muy apartadas entre sí, la autopolinización junto con la autofertilización (autogamia y geitonogamia) es el mecanismo más ventajoso que permite a las poblaciones mantenerse en el tiempo ecológico (Baker 1955, 1967, Stebbins 1970).

El sistema reproductivo de las especies tiene diferente potencial en diferentes situaciones. Levin (1979) menciona que existe una correlación entre el sistema reproductivo, el acervo genético y el comportamiento ecológico de las especies. Un sistema reproductivo alógamo es adecuado únicamente si el agente polinizador es efectivo para llevar a cabo la polinización cruzada en una proporción adecuada para la población (Stebbins 1970, Levin 1979, Linskens 1982).

Las posibilidades de recombinación genética son afectadas por factores internos tales como el número de cromosomas de la especie, o la frecuencia de entrecruzamientos. También pueden estar involucrados factores externos tales como el tamaño de la población, el grado en el cual puede darse libre intercambio genético, o bien, las distancias recorridas por el polinizador (Levin y Kerster 1971, 1974, Levin, Kerster y Niedzlek 1971, Stebbins 1978).

La estrategia de forrajeo de los polinizadores puede afectar el nivel y grado de hibridación interespecífica. La frecuencia de hibridación es función inversa del grado de especialización y constancia floral (Levin 1979). La distribución, tamaño y modo reproductivo de la población vegetal, aunados a las distancias de vuelo recorridas por los polinizadores, determinan el tamaño del vecindario genético. Se puede definir como vecindario genético al acervo genético equivalente al número de individuos reproductivos con los cuales el individuo X puede aparearse

completamente al azar (Levin y Kerster 1971, Schmitt 1983).

El flujo genético potencial suele ser dependiente de los hábitos de forrajeo y distancias de vuelo del polinizador o visitador floral. Estas distancias de vuelo pueden influenciar la dispersión del polen, y por tanto, el tamaño del vecindario genético (Levin y Kerster 1974, Waser y Price 1982). Los distintos polinizadores o visitadores florales de una especie vegetal pueden tener diferentes contribuciones al tamaño del vecindario y a la dispersión del polen, y con ello, a la cantidad de flujo genético (Levin 1979, Waser 1982). Los visitadores o polinizadores florales que ejercen vuelos largos tienen mayor potencial para incrementar el tamaño del vecindario genético (Schmitt 1983). Sin embargo, es frecuente encontrar vecindarios genéticos pequeños dentro de las poblaciones (Levin 1979). Waser (1982) señala que las relaciones entre el tamaño del vecindario genético, la dispersión diferencial del polen entre las plantas de vecindarios cercanos, y el comportamiento del polinizador, ofrecen posibilidades de microdiferenciación en las poblaciones de plantas.

3. Biología y polinización en especies del género *Opuntia*.

3.1. Taxonomía de *Opuntia*.

Las cactáceas, como la mayoría de las especies vegetales han estado sujeta a variaciones en su definición taxonómica. De igual forma, sus elementos integrantes han sufrido cambios en su clasificación en función de los conceptos científicos y filosóficos prevalecientes en distintas épocas (Britton y Rose 1963, Bravo 1978). Actualmente, la clasificación taxonómica tiende a ser biosistemática, que en su concepto dinámico incluye factores tanto fisiológicos, genéticos, bioquímicos, ecológicos, geográficos y fitogenéticos (Benson 1982, Bravo 1978).

La discriminación taxonómica actual de las especies de *Opuntia* es muy compleja debido a que la taxonomía tradicional ha considerado únicamente caracteres morfológicos. Esta limitación ha dificultado la discriminación de especies en estados juveniles, ecotipos e híbridos, y ha ocasionado una extensa sinonimia de los sistemas de clasificación.

3.2. Reproducción sexual y propagación vegetativa en especies de *Opuntia*.

Los sistemas reproductivos de las plantas perennes del matorral xerófito, como en el caso de *Opuntia*, deberán estar adaptados a las condiciones ambientales prevalecientes en estas comunidades.

Las opuntias, como todas las fanerógamas, se reproducen por semilla. Sin embargo, muchas especies se propagan muy fácil y espontáneamente en forma vegetativa por medio de tallos y del pericarpio de algunos frutos (Barrientos y Brauer 1964).

En el género *Opuntia* la propagación se lleva a cabo en cualquiera de las siguientes formas: (1) propagación sexual a través de la dispersión de semillas por hormigas recolectoras, aves, y mamíferos que las depositan junto con sus heces (González-Espinosa 1982); (2) propagación vegetativa, llevada a cabo por los pastores de cabras, ovejas, bovinos y equinos, que acostumbran cortar el borde superior de los cladodios, los cuales pueden enraizar en un 30%. Los animales domésticos tiran un número considerable de pencas al consumirlas sobre las plantas, las cuales comúnmente enraizan.

Benson (1982) y Bravo (1978) mencionan que en la descendencia proveniente de semilla es frecuente encontrar híbridos y posibles mutantes, siendo esta una de las causas de que se aprecien cambios morfológicos. Esta variación puede ser debida a cambios genéticos o a cambios en las condiciones ambientales como altitud, temperatura, humedad o a las características químicas del

suelo. Estos factores pueden afectar algunas características del individuo como el tamaño y la coloración de la flor, entre otras (Bravo 1978).

Aunque los frutos de *Opuntia* producen numerosas semillas, muy pocas de ellas son las que llegan a establecerse como plantas reproductivas debido a las adversidades del ambiente físico y biótico durante las etapas de germinación y establecimiento de plántulas (González-Espinosa 1982). La vigorosa propagación vegetativa de *Opuntia* puede mantener la variabilidad generada sexualmente.

3.3. Mecanismo floral y fenología de especies de *Opuntia*.

Las flores de *Opuntia* son inferováricas. El perianto es generalmente simétrico y de color amarillo. La flor presenta numerosos estambres y un estilo central simple (Benson 1982). El estilo presenta un estigma amplio, lobulado, más elevado que los estambres y presenta un anillo nectarial en su base (Bravo 1978). Cada flor permanece abierta durante un día. Al abrir la flor se exponen las anteras dehiscentes, y aunque no se conoce el momento preciso en que se inicia la receptividad del estigma, se supone que existe una sobreposición en el tiempo de dehiscencia de las anteras y de receptividad del estigma. El néctar es fácilmente accesible a los insectos de lengua corta, y el polen es accesible a muchos otros insectos (Grant y Grant 1979a, b).

El período de floración de cada especie de *Opuntia* es breve, y generalmente se presenta como una sucesión continua de flores dentro de la misma planta y dentro de los individuos de cada especie (Grant y Grant 1979a, Grant y Hurd 1979, Rodríguez-Zapata 1981). En Río Grande, Zacatecas, Rodríguez-Zapata (1981) registró la fenología reproductiva de algunas especies de *Opuntia* y encontró la siguiente secuencia: *O. robusta*, *O. cochinera*, *O. streptacantha* y *O. leucotricha*. El mismo autor menciona que las mismas especies muestran

traslapos de floración relativamente grandes,

Grant, Grant y Hurd (1979) han encontrado que en algunas especies, como *O. lindheimeri*, las flores de las primeras etapas hasta la mitad del período de floración no son autógamas. Sin embargo, algunas flores de la última etapa de floración aparentemente sí lo son.

3.4. Polinización en *Opuntia*.

Existen varios estudios de campo sobre polinización en diversos géneros de cactáceas que incluyen especies de *Opuntia* de Arizona, California y Texas (Grant, Grant y Hurd 1979).

De acuerdo con Grant y Grant (1979a) desde 1939 Porsch reconoció cinco sistemas de polinización para la familia Cactaceae. Estos sistemas son: (1) flores polinizadas por abejas, (2) flores polinizadas por colibríes, (3) flores polinizadas por palomillas, (4) flores polinizadas por murciélagos y (5) flores promiscuas. La utilización de la expresión "flor polinizadas por abeja" o "flor polinizada por murciélagos" no implica exclusividad, sino la tendencia más general. Se ha encontrado que existe un gran número de insectos, principalmente holometábolos, como coleópteros, lepidópteros, dípteros e himenópteros que son visitantes de las flores de *Opuntia*. No obstante, los visitantes más constantes a las flores de *Opuntia* en el SW de los Estados Unidos, resultaron ser abejas y coleópteros, aunque el comportamiento y el papel de estos dos grupos de insectos son diferentes (Grant y Grant 1979a, b).

A las flores de *Opuntia* se les incluye dentro del grupo de flores promiscuas polinizadas por abejas y coleópteros. Los Grant encontraron que sólo algunas especies de coleópteros se encuentran tan amplia y abundantemente distribuidas entre las poblaciones de *Opuntia* como para estar involucradas en

la polinización (Grant y Grant 1979a, b). Los coleópteros se encuentran asociados a la biología floral de *Opuntia*. Su actividad se restringe a devorar los estambres, de cuyo polen se alimentan aunque algo de éste se adhiere a los pelos de su cuerpo. En general tienden a permanecer en la flor y no volar a otra a menos que sean perturbados, o cuando la flor ya se ha marchitado. Además, no es frecuente que un coleóptero entre en contacto con el estigma. Estas observaciones llevan a pensar que si bien los coleópteros son visitantes florales muy comunes, no son polinizadores regulares, y que su actuación como tales es únicamente accidental (Grant y Hurd 1979, Grant, Grant y Hurd 1979). Las especies de coleópteros que podrían contribuir mínimamente a la polinización en *Opuntia* pertenecen a las familias Melyridae, Nitidulidae, Scarabaeidae, Crysomelidae y Buprestidae (Grant y Hurd 1979). Sin embargo, existe cierta asociación entre algunos coleópteros (*Carpophilus floralis*, *C. pullipenis* y *Trichochrous imbratus*) con las flores de *Opuntia*. Esta relación no es clara debido al escaso conocimiento que se tiene de la ecología floral. Se ha considerado, inclusive, que la posición ínfera del ovario, y la senescencia del perianto y androceo, probablemente han evolucionado como defensa contra los coleópteros (Grant y Hurd 1979, Grant y Connell 1979, Grant, Grant y Hurd 1979).

Las abejas de especies solitarias y sociales son consideradas, en general, como los insectos polinizadores más importantes. Este grupo de insectos está asociado a una gran diversidad de especies vegetales debido a que el ciclo de vida de la abeja, tanto en su etapa adulta como en etapas larvales depende del polen o néctar de las flores (Baker y Hurd 1968, Forster 1977). La mayoría de las abejas que se han observado asociadas a cactáceas son recolectoras de polen, aunque algunas recolectan néctar, o polen y néctar (Grant y Grant 1979a).

Las abejas visitan las flores de *Opuntia* por causas muy diversas. Se conoce un amplio espectro de especies de abejas que visitan las flores de *Opuntia*. En un cómputo realizado por Grant y Hurd (1979) a partir de registros de Hurd, Michener y Timberlake, se encontró que el número de abejas visitadoras de *Opuntia* asciende a 90 especies. La mayoría son abejas nativas del sur de Norteamérica y norte de México (Grant, Grant y Hurd 1979): Andrenidae (14 especies), Halictidae (15 especies), Megachilidae (28 especies), Anthophoridae (29 especies). Se adjuntó a la lista la familia Apidae con 2 especies, entre las que se incluye *Apis mellifera* (Grant y Hurd 1979). Muchas de las especies de abejas encontradas en *Opuntia* son poliléticas, esto es, colectan polen de un gran número de especies vegetales. Solamente ciertas especies se comportan como oligolécticas a las flores de especies de *Opuntia* (Grant y Hurd 1979). Los géneros oligolécticos a *Opuntia* son *Perdita*, *Lithurge*, *Ashmeadiella*, *Diadasia* y *Melissodes* (Grant y Hurd 1979). Hasta la fecha no se conocen especies de abejas colectoras de polen o néctar que mantengan una relación específica con una sola especie de *Opuntia*.

El hecho de que una especie de abeja sea oligoléctica a las flores de *Opuntia* no explica ni mide su actuación como agente polinizador específico (Grant y Hurd 1979). Se conoce el caso de *Perdita texana*, que colecta polen únicamente en plantas de *Opuntia*. Sin embargo, *P. texana* es una abeja pequeña que ordinariamente entra y sale de las flores de *Opuntia* sin tener contacto con el estigma (Grant y Hurd 1979, Grant, Grant y Hurd 1979).

Todas las abejas visitadoras de *Opuntia* pueden, presumiblemente, recoger polen. Sin embargo, no todas contribuyen a la polinización de la flor debido a que el tamaño del cuerpo y el comportamiento intrafloral de las abejas son factores determinantes de su eficacia como polinizadores (Grant y Grant

1979a, b, Grant y Hurd 1979). Las abejas deben coleccionar polen o néctar durante su forrajeo. Si las abejas son pequeñas, como *Perdita texana* o *Dialictus papillosus*, pueden obtener una carga completa de polen en una sola flor, en un mismo viaje, y por lo tanto no suelen volar entre varias flores. De aquí que las abejas pequeñas no sean polinizadores eficientes de *Opuntia* (Grant y Hurd 1979). Las abejas de tamaño mediano y grande, como *Agapostemon angelicus* y *Lithurge apicalis*, realizan durante su forrajeo visitas frecuentes a flores distintas para completar su carga. Al introducirse en la flor entran en contacto con el estigma, y depositan el polen que transportan sobre sus cuerpos, lo cual aumenta su valor como polinizadores en especies de *Opuntia* (Grant y Hurd 1979, Grant y Grant 1979a, b).

Se han encontrado las mismas especies de abejas en diferentes especies de *Opuntia* dentro de una misma área. Por tanto, se considera que los polinizadores no son una barrera para la hibridación interespecífica en el género *Opuntia* (Grant, Grant y Hurd 1979).

3.5. Polinización y potencial de hibridación en *Opuntia*.

Las condiciones ambientales que experimenta una población vegetal no son uniformes en toda su área de distribución. Estas variaciones en el hábitat pueden ser observadas en las poblaciones silvestres a través de su tamaño y su estructura (Solbrig 1980). En las especies vegetales, el tamaño y la estructura de sus poblaciones han permitido delimitar áreas de distribución que pueden ser consideradas como centrales, cuando el hábitat es favorable, y marginales si el hábitat es desfavorable. Las áreas centrales o marginales para alguna especie en particular pueden ser delimitadas dentro de una o en varias comunidades (Levin 1979, Solbrig 1980).

Conforme varían las condiciones del hábitat y se pasa de una población

central a una marginal, varía también la proporción y distribución local de los individuos reproductivos. Con ello varía también su relación con los polinizadores (Levin 1979).

En las poblaciones vegetales que presentan el sistema de polinización cruzada, y que tienen a un insecto poliléctico como vector de la polinización, las posibilidades de que ocurra la polinización interespecífica son altas (Levin 1979). Las posibilidades de hibridación aumentan cuando las poblaciones son relativamente pequeñas, cuando colindan, se encuentran entremezcladas, o se superponen con otras poblaciones de valor nutricional semejante para el polinizador. La hibridación también puede ser frecuente cuando las poblaciones sufren algún disturbio que permite el establecimiento de otras plantas que pueden ser altamente competitivas por los polinizadores (Levin 1979, Lloyd 1980). La proporción de vuelos de los polinizadores entre especies diferentes, el movimiento potencial del polinizador y el tamaño del vecindario entre plantas tienen un efecto significativo en el potencial de hibridación de las poblaciones. Dentro de comunidades con diferentes densidades y diversidades el potencial de hibridación para cada población es diferente.

En estudios realizados por Grant y Grant (1979c, d, 1980) se ha señalado que mucha de la variación observada en las poblaciones de *Opuntia* puede ser resultado de la hibridación. Benson (1982) y Bravo (1978) mencionan que la hibridación natural es un proceso muy común en el género *Opuntia*. Sin embargo, estos trabajos no rebasan la fase descriptiva preliminar y se fundamentan en semejanzas morfológicas y ecológicas muy generales.

Grant y Grant (1979c, d) estudiaron tres especies simpátricas, *Opuntia lindheimeri*, *O. edwardsii* y *O. phaeacantha major*, que se hibridizan en forma natural en todas las combinaciones posibles. En estas especies se determinaron primero características morfológicas extremas de los tipos alopátricos.

Después se cuantificaron las características morfológicas en las poblaciones simpátricas. Finalmente, se encontró que existen poblaciones de organismos híbridos y poblaciones que presentan diferentes etapas de introgresión. El género *Opuntia*, por ser un grupo que presenta propagación vegetativa vigorosa, favorece el desarrollo de poblaciones que pueden diferenciarse en microespecies clonales, algunas de las cuales pueden ser derivadas de híbridos. Estas poblaciones en general son poco conocidas (Grant y Grant 1979d, 1980).

Entre las especies del género *Opuntia* en México existe una gran diversidad de formas que prosperan en condiciones ambientales diferentes. Algunas especies, como *Opuntia streptacantha* y *O. leucotricha*, están tan amplia y abundantemente distribuidas, que es posible encontrar poblaciones ecológicamente centrales y marginales con un gran potencial de intercambio genético con morfoespecies simpátricas.

4. Historia natural y ecología de abejas solitarias.

Más del 50% de las especies frutales y cultivos anuales dependen de la polinización por insectos. En años recientes, se han desarrollado técnicas en fruticultura y agricultura que utilizan la fauna apícola, obteniéndose incrementos en la producción (Jean-Prost 1981).

El desarrollo de la agricultura ha tenido y tiene una profunda influencia en la distribución de las abejas nativas, favoreciendo a aquellas abejas asociadas a las prácticas agrícolas (Linsley 1958). Sin embargo, el patrón de distribución de las abejas está más determinado por la amplitud de factores climáticos que por las áreas bióticas (Linsley 1958, Heinrich 1979).

Una característica taxonómica de las abejas como grupo es que un gran número de especies se encuentran concentradas en relativamente pocos géneros

(Wilson 1971, Forster 1977). Las abejas incluyen especies sociales, semisociales, solitarias y parásitas (Wilson 1971). De Norteamérica se conocen 99 géneros, de los cuales 66 géneros y cerca de 2500 especies son abejas solitarias (Baker y Hurd 1968).

Cockerell (1935, véase Baker y Hurd 1968), menciona el papel de las abejas como el grupo de insectos polinizadores más importantes, y postula que las interacciones entre las angiospermas y sus abejas polinizadoras han evolucionado bajo las severas condiciones de las regiones áridas y desérticas. Las zonas áridas y semiáridas son particularmente ricas en número de especies de abejas.

La especificidad hacia las flores existe en diversos grados entre las abejas. Se considera que es un comportamiento característico de la mayoría de las abejas, y es muy acentuado entre las abejas de regiones áridas (Linsley 1958). Las abejas de áreas desérticas pueden ser arbitrariamente divididas en dos grupos, con base en la estación de actividad y la naturaleza de las plantas que les sirven de alimento (Baker y Hurd 1968). Estos grupos son:

1. Aquellas abejas que están activas en la primavera y dependen de las flores de herbáceas anuales. Estas son abejas principalmente holárticas como *Andrena*, *Dufourea* y *Tetralonia*.
2. Aquellas abejas que visitan flores de plantas xerófitas perennes como *Larrea*, *Prosopis*, *Cercidium* y cactáceas, que pueden florecer por períodos más largos o en diferente período. Estas son abejas principalmente neotropicales como *Centris* y *Perdita*, o algunas cosmopolitas como *Halictus* y *Megachile* (Linsley 1958, Baker y Hurd 1968).

El número absoluto de abejas de una especie que visita a las flores de una determinada especie vegetal no es un índice preciso de la importancia

relativa de la especie en la polinización. Por ejemplo, una especie con un período largo de existencia, como son las abejas sociales, cuya colonia puede estar activa por meses o años, pueden ser polinizadores más constantes de alguna especie vegetal que las abejas solitarias, que decrecen en abundancia a través de la estación (Linsley 1958, Baker y Hurd 1968).

La competencia por los recursos alimenticios (néctar y polen, principalmente) ha resultado en el desarrollo de una mayor eficiencia en el patrón de forrajeo (Baker y Hurd 1968, Heinrich 1979). Las abejas solitarias suelen seleccionar su sitio de anidamiento en función de lo satisfactorio del sustrato, la proximidad de las fuentes de polen y néctar, y en algunos casos del agua (Linsley 1958, Forster 1977). Muchas abejas construyen su nido cerca del sitio donde emergieron, y la mayoría de estas abejas solitarias (hembras) anidan en grupos y llegan a constituir poblaciones de hasta miles de nidos (Wilson 1971). La mayoría de las especies de abejas solitarias eligen sitios bien drenados, y algunas otras anidan en partes vegetales como troncos, piedras, nidos vacíos, o bien en cavidades preexistentes de otras abejas o avispas (Linsley 1958, Forster 1977).

La construcción del nido lo realiza la hembra y generalmente consiste de celdas individuales en las cuales se deposita el polen (futuro alimento para la larva), se oviposita un huevo y son selladas, dejando un olor distintivo del nido (Linsley 1958, Wilson 1971). El desarrollo de la larva es generalmente rápido, seguido de una diapausa en el capullo que puede durar hasta que las condiciones ambientales sean favorables (meses o años). Algunas abejas solitarias, como las especies de Megachilidae, no construyen capullos y su desarrollo es directo (Linsley 1958, Wilson 1971).

Las hembras suelen descansar durante la noche en sus nidos. Algunos machos descansan dentro de la flor, en madrigueras desiertas, en los nidos

ocupados por la hembra, o bien, pueden construir nidos temporales para pasar la noche (Linsley 1958).

Malyshev (1936, *íde* Linsley 1958) considera que la gran mayoría de las abejas solitarias son más oligoléticas o monoléticas que poliléticas. A nivel de familia, Anthophoridae y Megachilidae tienen diferentes preferencias que Colletidae y Andrenidae; no obstante todas son oligoléticas.

Existen características morfológicas y fisiológicas adaptativas al oligolecticismo, todas ellas tendientes a desarrollar habilidades para localizar más eficientemente la fuente de alimento. Las características morfológicas se refieren a la recolección de polen, y las fisiológicas a la sincronización de los periodos de emergencia con los de floración (Linsley 1958; Baker y Hurd 1968). Los hábitos oligoléticos no son benéficos para la planta pero sí para las abejas. Sin embargo, las abejas oligoléticas, son polinizadores más eficientes que aquellos individuos o especies poliléticos. Puede ser que el oligolecticismo cumpla con evadir o reducir la competencia por los recursos florales (Linsley 1958).

Las comunidades con un alto porcentaje de oligotropismo poseen mucha mayor diversidad vegetal que aquellas comunidades con pocos organismos oligoléticos y abundantes individuos poliléticos. Cuando existe escasez crítica de polen, las comunidades oligoléticas aseguran la fecundación de gran número de especies vegetales, que a su vez preservan la diversidad de especies de abejas. En las comunidades poliléticas, las especies de abejas menos adaptadas pueden extinguirse localmente, o bien fragmentarse y evolucionar hacia especies alopátricas cercanamente relacionadas, como ha ocurrido en los géneros *Diadasia* y *Perdita* (Linsley 1958).

Desde un punto de vista filogenético, las abejas más primitivas son aquellas de la familia Colletidae, con órganos bucales muy cortos, y algunas

especies todavía con ausencia del aparato recolector; son abejas solitarias y están ampliamente distribuidas por el mundo. Más adelante en la escala evolutiva encontramos a la familia Halictidae, que incluye recolectoras de pata, poco peludas, de hábitos solitarios, comunales o cuasisociales y semisociales. Las Andrenidae son abejas pequeñas poco vistosas, recolectoras de pata, la mayoría solitarias, muy pocas comunales, y están ampliamente distribuidas por el mundo, excepto en Australia. Los miembros de la familia Megachilidae son recolectoras de abdomen, con un aparato en forma de cepillo, en su mayoría solitarias, aunque algunas especies son comunales y cuasisociales y están ampliamente distribuidas por el mundo. A las especies de la familia Anthophoridae las encontramos activas en primavera, tienen un pelo afelpado, una lengua notablemente larga, presentan todos los grados de sociabilidad, y están ampliamente distribuidos por el mundo. La familia más evolucionada es Apidae, que comprende formas solitarias, parasitas y sociales. Las Apidae son abejas recolectoras de tibia, con fuertes cepillos en las tibias posteriores. Los géneros de esta familia están particularmente distribuidos en el mundo debido a su estrecha relación con las plantas de cultivo (Wilson 1971, Forster 1977).

OBJETIVOS E HIPOTESIS

Con base en los antecedentes aquí revisados se realizó el presente trabajo con los siguientes objetivos e hipótesis:

1. Determinar la entomofauna visitadora de flores en poblaciones centrales y marginales de *Opuntia* spp. El número de especies y abundancia de los visitantes florales de *Opuntia* spp. será mayor en las poblaciones centrales.
2. Determinar el patrón de forrajeo de las principales especies de insectos polinizadores en función de la disponibilidad de recursos, en poblaciones de *Opuntia* con diferentes densidades y distribución espacial de individuos. Los polinizadores recorrerán distancias interflorales inversamente proporcionales a la abundancia de las flores de *Opuntia*.
3. Determinar si la distribución y abundancia de individuos de *Opuntia* modifica las posibilidades de intercambio genético al influir sobre el patrón de forrajeo de los polinizadores. Las posibilidades de intercambio genético entre individuos de la misma especie, y entre diferentes especies, serán mayores en las poblaciones ecológicamente marginales.
4. Determinar las formas locales de *Opuntia* que por su fenología floral y su entomofauna asociada presenten mayores posibilidades de intercambio genético.

MATERIALES Y METODOS

1. Selección de los sitios de estudio.

Se realizaron recorridos preliminares dentro del área ocupada por nopaleras en los estados de San Luis Potosí y Zacatecas. Se seleccionaron cuatro comunidades para estudio permanente con base en los siguientes criterios:

Comunidades centrales: presentan alta densidad de una especie particular de *Opuntia* y baja diversidad de otras especies del mismo género.

Comunidades marginales: presentan diversidad relativamente alta de especies de *Opuntia* y baja densidad de cada especie del mismo género. Se encuentran en límites locales de distribución de nopaleras.

2. Descripción de los sitios de estudio.

Sitio 1. Potrero Tortugas, Rancho El Palmar, municipio de Villa de Arriaga, San Luis Potosí. El rancho se ubica en la parte suroeste del estado de San Luis Potosí, a 21°55' de latitud norte y 101°12' de longitud oeste, a una altitud de 2150 msnm (Carta Topográfica CETENAL F-14-C-13). El terreno es ligeramente inclinado, con pendientes menores al 8%. Se presentan rocas basálticas, con suelos poco profundos, rojizos, de textura media o gruesa, del tipo litosol eútrico (Carta Edafológica CETENAL F-14-C-13). El clima corresponde al tipo BS₀kw(e)g templado, extremoso, con verano cálido y temperatura media anual de 16.1°C; con régimen de lluvias en verano y precipitación media anual de 350 mm (Carta Climática de Guadalajara, Secretaría de Programación y Presupuesto). El tipo de

vegetación en el sitio es un matorral crasicauale denso, y corresponde a la asociación específica de nopalera-pastizal (Miranda y Hernández-Xolocotzi 1963, Rzedowski 1968). En este sitio predominan *Opuntia streptacantha* y *O. robusta*. Otras especies vegetales perennes abundantes en el sitio son: *Yucca decipiens*, *Agave salmiana* ssp. *crassispina*, *Acacia schaffneri*, *Dalea bicolor*, *Eysenhardtia polystachia*, *Mimosa biuncifera*, *Beuvaria ternifolia*, *Trixis angustifolia*, *Senecio longilobus*, *Jatropha spathulata*, *Bahia schaffneri*, *Brickellia veronicaefolia*, *Ferocactus latispinus*, *Echinocessulocactus* sp., *Mammillaria magnimamma*, *Bouteloua gracilis* y *Leptochloa dubia* (veáse mayor información en Rodríguez-Zapata 1981). El uso principal de la vegetación es a través del pastoreo de bovinos y recolección de tuna, aunque se encuentra en exclusión desde mayo de 1980.

Sitio 2. Presa Tortugas, Rancho Santiago, municipio de Villa de Arriaga, San Luis Potosí. Esta localidad se ubica a los 21°53' de latitud norte y 101°12' de longitud oeste, a una altitud de 2200 msnm (Carta Topográfica CETENAL F-14-C-13). El sitio se ubica en lomerío con pendientes pronunciadas, mayores del 8%. Los suelos son derivados de roca ígnea de tipo riolítica, ligeros, poco profundos, del tipo litosol eútrico, y muy rocoso (Carta Edafológica CETENAL F-14-C-13). El clima corresponde al tipo BS_{kw}"(x')(i)g, que se caracteriza por ser un clima semiseco, templado, con lluvias en verano y lluvias invernales de 5 a 10.2 mm; con temperatura media anual de 16.1°C y precipitación media anual de 433.9 mm; presenta condición de canícula (Carta Climática de Guadalajara, Secretaría de Programación y Presupuesto). El tipo de vegetación en este sitio corresponde a la asociación muy abierta de pastizal-nopalera-izotal (Miranda y Hernández-Xolocotzi 1963, Rzedowski 1978). Las especies de *Opuntia* dominantes son *O. streptacantha*, *O. rastrera* y *O. robusta*. Otras especies vegetales perennes y relativamente abundantes en este sitio son:

Yucca decipiens, *Agave salmiana* spp. *crassispina*, *Dasylirion* sp., *Bouvardia ternifolia*, *Ferocactus hystrix*, *Echinofossulocactus* sp., *Mammillaria magnanima* y *Stipa eminens*. El uso principal de la vegetación es a través del pastoreo ligero de bovinos y equinos. Las condiciones propias del hábitat determinan condiciones marginales para el género *Opuntia*.

Sitio 3. Rancho Santa Rosa, municipio de Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí. Esta localidad se ubica a los 22°40' de latitud norte y 101°41' de longitud oeste, a una altitud de 2080 msnm (Carta Topográfica CETENAL F-A-61). El sitio se ubica en terrenos planos. Los suelos son del tipo castañozem háplico, de textura media (Carta Edafológica CETENAL F-A-61). El clima corresponde al tipo $BS_{Qkwx}(e)g$, que se caracteriza por ser seco, templado, con período de lluvias en verano, y lluvias invernales de entre 5 y 10.2 mm, con temperatura media anual de 16.3°C y precipitación media anual de 349.6 mm (Carta Climática de Guadalajara, Secretaría de Programación y Presupuesto). El tipo de vegetación en este sitio es un matorral espinoso, y corresponde a la asociación específica de nopalera-pastizal (Miranda y Hernández-Xolocotzi 1963, Rzedowski 1978). Las especies de *Opuntia* dominantes son *O. streptacantha*, *O. rastrera*, *O. Lindheimeri* var. *cuija*, *O. robusta* y *O. leucotricha*. Otras especies vegetales perennes presentes en el sitio incluyen: *Prosopis laevigata*, *Larrea tridentata*, *Haplopappus spinulosus*, *O. imbricata*, *Echinocereus cinerascens*, *Sporobolus airoides* y *Bouteloua gracilis*. El uso principal de la vegetación es a través del pastoreo excesivo por bovinos y caprinos. En esta región la agricultura es otra práctica que se incrementa constantemente con disminución del área de vegetación natural.

Sitio 4. Ejido Trancoso, municipio de Guadalupe, Zacatecas. El sitio se ubica al suroeste del estado de Zacatecas, a 22°44' de latitud norte, 101°22'

de longitud oeste, y a una altitud de 2200 msnm (Carta Topográfica CETENAL F-13-B-68). El sitio se ubica en terrenos planos con algunos lomeríos cercanos. Los suelos son de origen ígneo, del tipo litosol éútrico, de textura media (Carta Edafológica CETENAL F-13-B-68). El clima corresponde al tipo BS₁kw"(e)g, que se caracteriza por ser semiseco templado, con régimen de lluvias en verano y lluvias invernales de entre 5 y 10.2 mm; presenta condición de canícula, temperatura media anual de 16.1°C y precipitación media anual de 459.9 mm (Carta Climática de Guadalajara, Secretaría de Programación y Presupuesto). El tipo de vegetación en este sitio es un matorral crasicaule, y corresponde a una nopalera densa (Miranda y Hernández-Xolocotzi 1963, Rzedowski 1978). La especie dominante de *Opuntia* en el sitio es *O. leucotricha*. Otras especies vegetales perennes presentes en el sitio incluyen: *Dalea bicolor*, *Bouvardia ternifolia*, *Brickellia veronicaefolia* y *Parthenium incanum*. El uso principal de la vegetación es a través del pastoreo excesivo por ganado caprino y bovino. Algunas áreas cercanas se dedican a actividades agrícolas de temporal.

3. Estructura de las poblaciones de *Opuntia*.

Se obtuvo la abundancia de las especies de *Opuntia* en cada localidad. Sobre tres líneas imaginarias con diferente orientación aleatoriamente elegidas, se establecieron 25 puntos a intervalos de 30 m para la aplicación del método de los cuadrantes centrados en un punto (Cox 1972). En cada punto, y en cada uno de los cuadrantes, se midió la distancia al individuo reproductivo más cercano. La densidad se midió con el promedio de las distancias del punto al individuo y la aplicación de la siguiente fórmula:

$$\text{densidad} = \frac{10\ 000}{d^2}$$

donde:

densidad = número de individuos/hectárea

d = distancia promedio de los individuos al punto central de los cuadrantes

Se midió la distancia a la planta vecina de la misma especie más cercana, a partir del individuo medido en cada cuadrante. El número de distancias medidas varió de acuerdo a la diversidad de cada localidad.

4. Fenología floral de las especies de *Opuntia*.

Se registró la fenología de las principales especies de *Opuntia* en cada localidad. Se marcaron 10 pencas elegidas al azar en cada uno de 10 individuos de la especie dominante en cada sitio. En estas pencas se contó el número de yemas florales, flores y frutos incipientes en cada día de observación y se observó la proporción de flores funcionalmente activas en cada período.

5. Colecta de especímenes entomológicos.

Se realizaron colectas de las abejas que visitan las flores de *Opuntia*. La colecta se realizó cuando las abejas estaban activas dentro de la flor. Se colectó durante todo el período de floración en plantas cercanas al área permanente de estudio. Se utilizaron cámaras letales con acetato de etilo y redes entomológicas. La finalidad de esta colecta fué identificar las especies de abejas que visitan las flores de *Opuntia* con mayor frecuencia y determinar su ocurrencia a través del período reproductivo de *Opuntia* spp. Se realizaron colectas de otros insectos visitantes de las flores de

Opuntia en las horas de su mayor actividad. Para la colecta de coleópteros se utilizaron cámaras letales de acetato de etilo dentro de las cuales se introducían 2 ó 3 flores de *Opuntia*, sacudiéndolas frecuentemente para provocar la caída de los insectos.

Las abejas colectadas se montaron en cajas entomológicas provisionalmente mientras se procedía a su identificación. Posteriormente, se procedió a etiquetarlas siguiendo el formato del Centro de Entomología y Acarología del Colegio de Postgraduados en Chapingo, México, en donde se depositó una colección completa de ejemplares.

Los coleópteros colectados fueron fijados en alcohol al 70%, y algunos fueron montados en seco para proceder a su identificación.

6. Observaciones sobre el patrón de forrajeo de las abejas.

En cada localidad se establecieron sitios permanentes de observación. El tamaño del área de observación fue variable (de aproximadamente 0.5-1.5 ha) de acuerdo a las densidades particulares de las poblaciones de *Opuntia* spp. en cada sitio. Se realizaron mapas aproximados y a escala de cada sitio de observación. Estos mapas permitieron conocer las distancias recorridas por las abejas visitadoras de flores de *Opuntia* durante su forrajeo.

Los períodos de observaciones comprendieron de las 10:00 a las 15:00 horas, un día a la semana en cada sitio durante las 4 ó 6 semanas que duró la floración. Estos períodos incluyeron casi la totalidad del período diario de actividad de forrajeo de las distintas especies de abejas, y casi la totalidad del período de floración de las especies de *Opuntia* observadas. Se realizaron conteos de vuelos de las abejas, incluyéndolos en cuatro clases de distancia de vuelo interfloral: (1) menos de 1 m (entre flores de la misma planta), (2) de 1 a 5 m, (3) de 5 a 10 m y (4) mayores de 10 m. Los

conteos se realizaron siguiendo visualmente a las abejas en forma individual. La observación se inició cuando la abeja se encontraba activa dentro de la flor de alguna planta del sitio, siguiéndola en su recorrido hasta perderla de vista y contabilizando cada parada dentro de alguna flor. Para verificar su importancia como polinizadores efectivos, se realizaron observaciones sobre la conducta de las diferentes abejas dentro de las flores de *Opuntia* y durante su vuelo. Se observó también la actividad de los coleópteros más frecuentes dentro de las flores de *Opuntia*.

Se obtuvieron los mapas individuales de vuelo de algunas abejas que visitan frecuentemente a las flores de *Opuntia* spp. El mapeo se realizó con el trazo de un plano que une las observaciones simultáneas de 3-4 personas colocadas cerca de ciertas plantas con flores en anthesis. Estas plantas fueron puntos definidos por el patrón regular de vuelo de cada abeja. Estos mapas se realizaron en las cuatro localidades para la especie de abeja más abundante.

7. Análisis estadístico de la información.

Se procedió a la aplicación de diversos métodos y procedimientos de análisis estadístico. Se aplicaron métodos estadísticos paramétricos siempre que la información cumplía con los supuestos necesarios (Sokal y Rohlf 1979, Steel y Torrie 1980). Cuando estos no se cumplían se utilizaron procedimientos no paramétricos (Siegel 1956). En todas las pruebas estadísticas se rechazó la hipótesis nula correspondiente cuando la probabilidad asociada con el valor del estadístico obtenido era menor que 0.05.

RESULTADOS

1. Abundancia y distribución de las poblaciones de *Opuntia*.

Sitio 1. Potrero Tortugas, Rancho el Palmar, Villa de Arriaga, San Luis Potosí. Los individuos de *Opuntia* spp. en esta localidad forman una nopalera densa y uniforme, con un promedio de 483 individuos de *Opuntia* por hectárea. Esta nopalera está dominada fisionómicamente por *Opuntia streptacantha* (75%) y *O. robusta* (21%). La abundancia de otras especies de *Opuntia* es muy baja (menos del 5%; cuadro 1). La distancia entre plantas de diferentes especies de *Opuntia* dentro de la comunidad no sobrepasa en promedio los 5.0 m, y la distancia máxima entre los individuos de la misma especie no sobrepasa los 6 m (cuadro 2). Con base en las características estructurales de esta comunidad, se considera que el sitio corresponde a una población central de *Opuntia streptacantha*.

Sitio 2. Presa Tortugas, Rancho Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí. Los individuos de *Opuntia* spp. en esta localidad forman una nopalera muy abierta y heterogénea, con un promedio de 80 individuos de *Opuntia* por hectárea. Esta nopalera está dominada fisionómicamente por *Opuntia robusta* (53.0%), *O. rastrera* (19.58%) y *O. streptacantha* (15.01%). La abundancia de otras especies de *Opuntia* es baja (cuadro 1). Sin embargo, el sitio presenta una alta diversidad de especies y formas de *Opuntia*. La distancia promedio entre plantas de las diferentes especies de *Opuntia* es de 11.16 m, y la distancia máxima entre los individuos de la misma especie es de 51.0 m (cuadro 2). Con base en las características estructurales de esta comunidad se considera que en el sitio se presentan poblaciones marginales de las especies dominantes de *Opuntia*.

Cuadro 1. Especies y formas de *Opuntia*, su abundancia relativa (%), y nombre común en los sitios de estudio,

Sitio 1. Potrero Tortugas

1. *O. streptacantha* (75.0%): nopal cardón
2. *O. robusta* (21.25%): nopal tapón
3. *O. leucotricha* (1.25%): nopal duraznillo
4. *O. joconostle* (1.25%): nopal joconostle
5. *O. rastrera* (1.25%): nopal rastrero o arrastradillo
6. *O. sp.*

Sitio 2. Presa Tortugas

1. *O. robusta* (53.0%): nopal tapón
2. *O. rastrera* (19.58%): nopal rastrero o arrastradillo
3. *O. streptacantha* (15.01%): nopal cardón
4. *O. aff. matudae* (5.88%)
5. *O. leucotricha* (4.57%): nopal duraznillo
6. *O. joconostle* (0.65%): nopal joconostle
7. *O. lindheimeri* var. *cuija* (0.65%): nopal cuijo
8. *O. sp.* (0.65%): nopal pachón
9. *O. aff. robusta*: nopal tapón blanca (*)
10. *O. aff. hyptiacantha*: nopal cascarón (*)
11. *O. aff. joconostle*: nopal joconostle (*)

Sitio 3. Rancho Santa Rosa

1. *O. lindheimeri* var. *cuija* (26.0%): nopal cuijo
2. *O. streptacantha* (25.0%): nopal cardón
3. *O. rastrera* (20.0%): nopal rastrero
4. *O. robusta* (19.0%): nopal tapón
5. *O. leucotricha* (6.0%): nopal duraznillo
6. *O. cochinera* (3.0%): nopal cochinero
7. *O. microdasys* (1.0%): nopal cegador
8. *O. aff. joconostle*: nopal joconostle (*)
9. *O. aff. rastrera*: nopal rastrero (*)
10. *O. sp.* (*)

Cuadro 1. Continuación...

Sitio 4. Ejido Trancoso

1. *O. leucotricha* (74.03%): nopal duraznillo
2. *O. robusta* (9.61%): nopal tapón
3. *O. rastrera* (6.73%): nopal rastrero
4. *O. streptacantha* (5.76%): nopal cardón
5. *O. aff. hystiacantha* (1.92%): nopal cascarón
6. *O. cochinera* (0.96%): nopal cochinero
7. *O. sp.* (0.96%): nopal charol

(*) Estas formas de *Opuntia* son escasas, y no fueron incluidas con el tamaño de muestra utilizado.

Cuadro 2. Abundancia y distribución de las poblaciones de *Opuntia* en los sitios de estudio.

Sitio	Densidad (ind/ha)	Distancia (m) entre individuos de <i>Opuntia</i> spp ($\bar{x} \pm d.e$), N=100	Distancia (m) entre individuos conespecíficos de la especie de <i>Opuntia</i> más abundante ($\bar{x} \pm d.e$), y amplitud
Potrero Tortugas	483	4.55 ± 2.36	2.62 ± 1.02 (1.1 - 5.7) N = 61
Presa Tortugas	80	11.16 ± 7.60	14.71 ± 10.33 (1.7 - 51) N = 38
Rancho Santa Rosa	238	6.48 ± 3.46	6.06 ± 6.58 (1.2 - 22.7) N = 30
Ejido Trancoso	411	4.93 ± 2.78	3.76 ± 1.44 (1.5 - 7.5) N = 40

Sitio 3. Rancho Santa Rosa, Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí. Los individuos de *Opuntia* spp. en esta localidad forman una nopalera abierta y heterogénea, con un promedio de 238 individuos de *Opuntia* por hectárea. Esta nopalera es dominada fisionómicamente por *Opuntia lindheimeri* var. *cuija* (26%), *O. streptacantha* (25%), *O. rastrera* (20%) y *O. robusta* (19%). La abundancia de otras especies de *Opuntia* es baja (menor al 10%; cuadro 1). Este sitio presenta una alta diversidad de formas de *Opuntia*. La distancia promedio entre plantas de las diferentes especies de *Opuntia* es de 6,48 m, y la distancia máxima entre los individuos de la misma especie es de 22.7m (cuadro 2). Con base en las características estructurales de esta comunidad se considera que las poblaciones de este sitio no se ubican en las condiciones extremas de las poblaciones centrales o marginales.

Sitio 4. Ejido Trancoso, Guadalupe, Zacatecas. Los individuos de *Opuntia* spp. en esta localidad forman una nopalera densa, con un promedio de 411 individuos de *Opuntia* por hectárea. Esta nopalera es dominada fisionómicamente por *Opuntia leucotricha* (74%). La abundancia de otras especies de *Opuntia* es baja (menor al 10%; cuadro 1). La distancia promedio entre individuos de las diferentes especies de *Opuntia* es de 4.93 m, y la distancia máxima entre los individuos de la misma especie es de 7.5 m (cuadro 2). Con base en las características estructurales de la comunidad se considera que en el sitio se presenta una población central de *Opuntia leucotricha*.

2. Fenología floral de *Opuntia* spp.

2.1. *Opuntia streptacantha*.

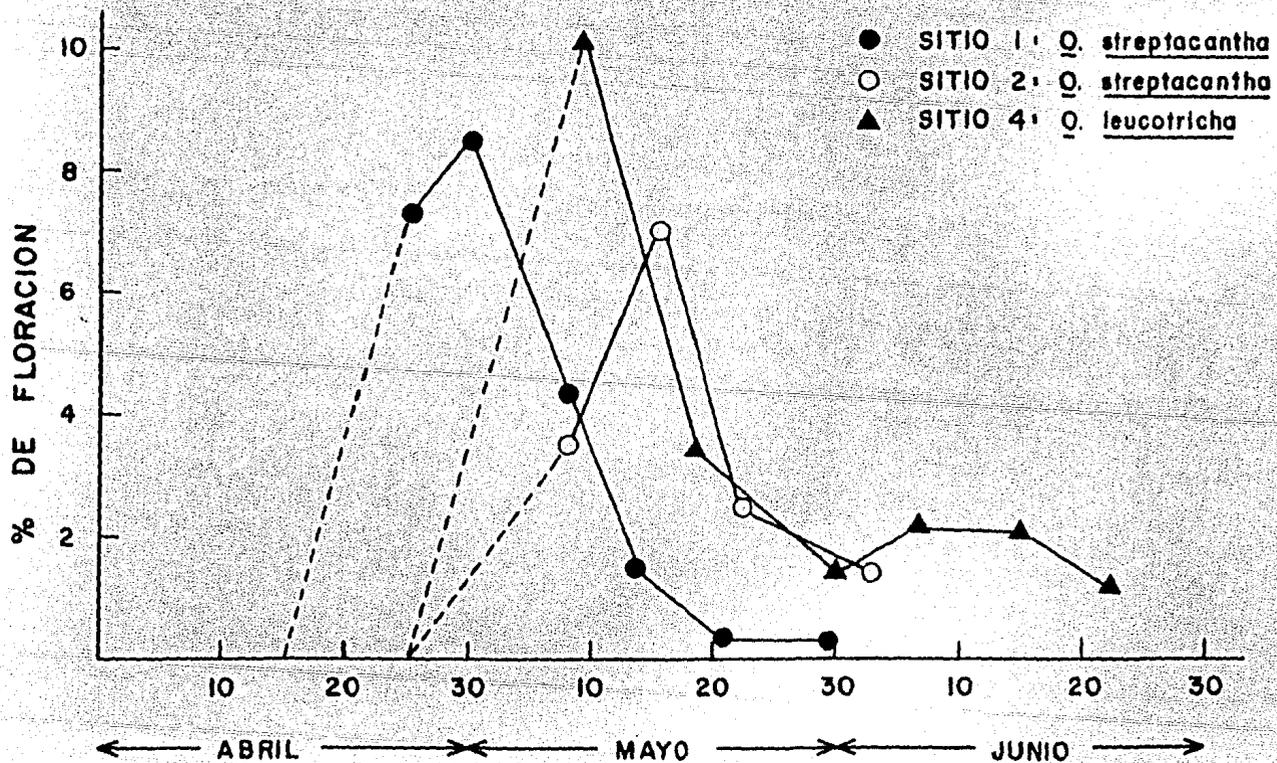
El período de floración cuantificado en *Opuntia streptacantha* comprendió

desde mediados de abril hasta fines de mayo en el sitio 1 (Potrero Tortugas), y de principios de mayo al inicio de junio en el sitio 2 (Presa Tortugas). Se realizaron otras observaciones no cuantitativas sobre la floración desde mediados de marzo. El porcentaje de flores con relación a las demás estructuras reproductivas (yemas florales y frutos) en los días de observaciones siempre fue inferior al 10%. En la Fig. 1 se muestra como varía el % de flores durante el período de floración de *O. streptacantha* en los sitios 1 y 2. Como se observa, existe un desplazamiento entre los períodos de floración de *O. streptacantha* de ambos sitios. En Potrero Tortugas (sitio 1) la floración se inicia y alcanza su máximo 2-3 semanas antes que en Presa Tortugas (sitio 2). Sin embargo, la finalización de la floración es aproximadamente simultánea. Se tienen observaciones cualitativas que indican que en Potrero Tortugas la curva de floración no es simétrica: el incremento en abundancia de flores es más rápido que el descenso. En Presa Tortugas la curva de floración para *O. streptacantha* es aproximadamente simétrica.

2.2. *Opuntia leucotricha*.

El período de floración de *Opuntia leucotricha* se cuantificó solamente en el sitio 4 (Ejido Trancoso), único sitio estudiado en que la especie es dominante. El período de floración comprendió de principios de mayo a fines de junio. Con base en observaciones cualitativas, se asume que el período de floración se inició a fines de abril. El incremento en el número de flores para esta especie fue rápido encontrando un valor máximo de 12% a los 13 días de iniciada la floración. A partir del 20 de mayo se inició una etapa de lento descenso en la floración. La curva de floración de *O. leucotricha* en este sitio fue marcadamente asimétrica (Fig. 1).

Fig. 1. Fenología floral de *Opuntia streptacantha* en Potrero Tortugas (sitio 1) y Presa Tortugas (sitio 2), y de *O. leucotricha* en Ejido Trancoso (sitio 4) en 1983.



2.3. Otras especies.

No se registró la fenología floral de las especies no dominantes, como *Opuntia robusta*, *O. rastrera* y *O. lindheimeri* var. *cuija*. Sin embargo, con base en observaciones cualitativas se puede establecer que su floración ocurre traslapándose considerablemente con la floración de las demás especies de *Opuntia* en cada sitio. La floración de *O. robusta* se inició a principios de marzo y terminó a mediados de abril en el sitio 1 (Potrero Tortugas).

3. Ocurrencia temporal de polinizadores de *Opuntia*.

3.1. Ocurrencia de abejas visitadoras de *Opuntia* en todos los sitios de estudio.

La entomofauna antófila de las especies de *Opuntia* más constantemente encontradas en las cuatro localidades de estudio corresponden a los órdenes Coleoptera e Hymenoptera. Se encontró que las abejas son el grupo de himenópteros de mayor importancia en la polinización del género *Opuntia*.

La ocurrencia de las abejas visitadoras de flores de *Opuntia* se observó a lo largo de casi todo el período de floración de las especies dominantes en cada sitio. Este período de observaciones abarcó desde principios de marzo (para *O. robusta*) hasta fines de junio. Solamente se depositaron en la colección entomológica final ejemplares obtenidos a partir del mes de abril.

Se encontraron 21 especies de abejas visitadoras de flores de *Opuntia*, mismas que pueden ser agrupadas en 14 géneros y en 6 familias (cuadro 3): Colletidae (1 género, 1 especie), Halictidae (3 géneros, 5 especies), Andrenidae (1 género, 2 especies), Megachilidae (3 géneros, 5 especies), Anthophoridae (4 géneros, 7 especies), y Apidae (2 géneros, 2 especies). La familia Anthophoridae fue la mayormente representada, tanto en número de géneros como en número de individuos (cuadro 3, Fig. 2).

Cuadro 3. Lista taxonómica de las abejas que visitan flores de *Opuntia* spp. en cuatro localidades del Altiplano Potosino-Zacatecano.

Familia	Género y especie
Colletidae	1. <i>Colletes</i> sp.
Halictidae	2. <i>Agapostemon texanus</i> Cresson 3. <i>Augochlorella neglectula</i> Cockerell 4. <i>Dialictus microlepidus</i> Ellis 5. <i>Dialictus</i> ca. <i>rhodognathus</i> Cockerell
Andrenidae	6. <i>Perdita</i> ca. <i>azteca</i> Timberlake sp. nv. 7. <i>Perdita bicolor</i> Smith
Megachilidae	8. <i>Ashmeadiella</i> sp. 9. <i>Ashmeadiella opuntiae</i> Cockerell 10. <i>Ashmeadiella meliloti</i> Cockerell 11. <i>Lithurge littoralis</i> Cockerell 12. <i>Megachile</i> sp.
Anthophoridae	13. <i>Anthophora californica tarsata</i> Sichel 14. <i>Anthophora montana</i> Cresson 15. <i>Ceratina</i> sp. 1 16. <i>Ceratina</i> sp. 2 17. <i>Diadasia rinconis</i> Cockerell 18. <i>Melissodes gilensis crenata</i> LaBerge 19. <i>Melissodes tristis</i> Cockerell
Apidae	20. <i>Apis mellifera</i> L. 21. <i>Bombus pennsylvanicus sonorus</i> Say

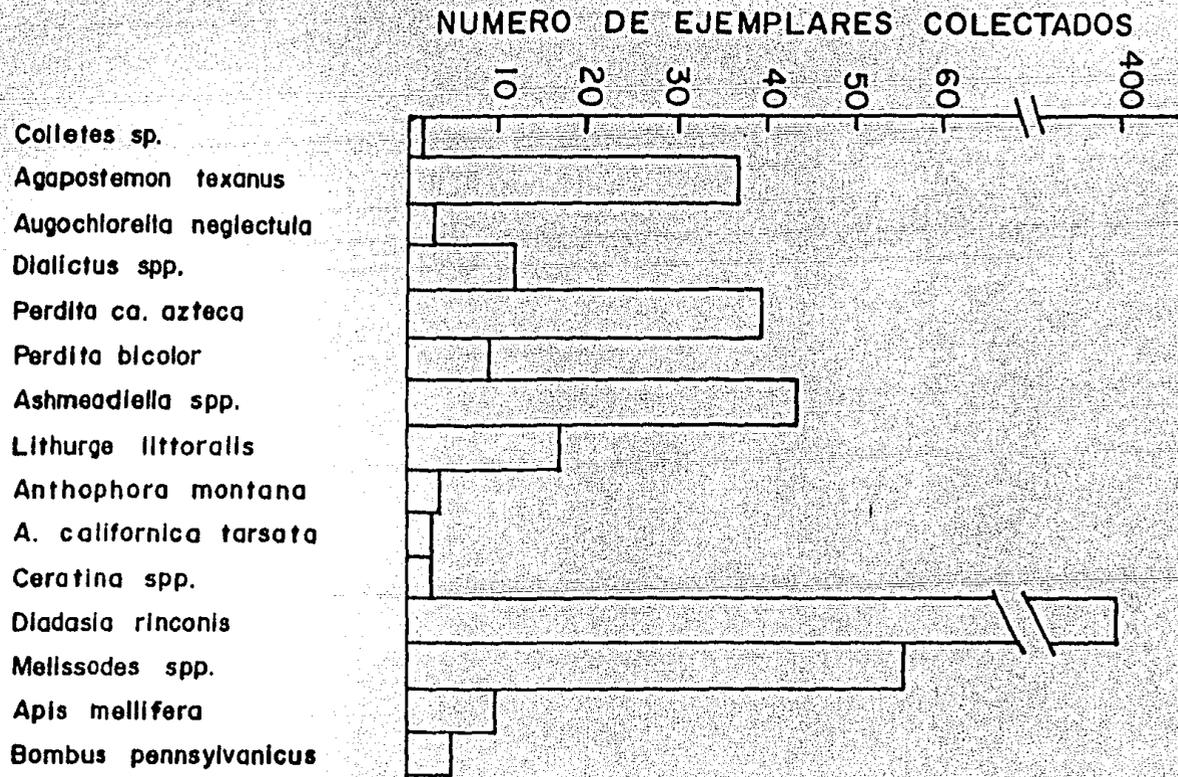
La apifauna visitadora de *Opuntia* varió a lo largo del período de floración de la especie dominante de *Opuntia* en cada sitio. La apifauna asociada a *Opuntia* incluye: (1) especies continuas y abundantes como *Diadasia rinconis* y *Melissodes* spp; (2) especies continuas y poco abundantes como *Ashmeadiella* spp., *Perdita* ca. azteca y *Dialictus* spp.; (3) especies discontinuas, preferentemente tardías, y poco abundantes como *Agapostemon texanus*, *Perdita bicolor*, *Lithurge littoralis* y *Anthophora montana* y (4) especies casuales como *Colletes* sp., *Augochlorella neglectula*, *Anthophora californica tarsata*, *Ceratina* spp., *Apis mellifera* y *Bombus pennsylvanicus sonorus* (cuadro 4).

3.2. Ocurrencia de abejas visitadoras de *Opuntia* en cada sitio de estudio.

Sitio 1. Potrero Tortugas, Rancho el Palmar, Villa de Arriaga, San Luis Potosí. En esta localidad se encontró un total de 15 especies de abejas, pertenecientes a las familias Halictidae, Andrenidae, Megachilidae, Anthophoridae y Apidae (cuadro 5 y Apéndice A-1). La familia Anthophoridae, con cuatro géneros fue la más representada. Solamente *Diadasia rinconis* y *Melissodes* spp. tienen distribución regular a lo largo del período de observaciones (abril y mayo). Las especies *Anthophora californica tarsata* y *Apis mellifera* fueron colectadas solamente en este sitio (Apéndice A-1).

Sitio 2. Presa Tortugas, Rancho Santiago, Villa de Arriaga, San Luis Potosí. En esta localidad se encontró un total de 12 especies de abejas visitadoras de *Opuntia*, pertenecientes a las familias Andrenidae, Megachilidae, Anthophoridae, y Apidae (cuadro 5 y Apéndice A-2). Las especies que se presentaron con distribución regular a lo largo del período de floración de las opuntias locales (mayo e inicio de junio) fueron *Diadasia rinconis* y *Lithurge*

Fig. 2. Abundancia de especies de abejas que visitan las flores de las distintas especies de *Opuntia* con base en las colectas realizadas en los cuatro sitios de estudio.



littoralis. Las especies restantes se encontraron escasamente representadas. En el caso de *Bombus pennsylvanicus sonorus* por ejemplo se pudo coleccionar un solo ejemplar como único representante de la familia Apidae (Apéndice A-2). En este sitio se coleccionó el menor número total de abejas (cuadro 5).

Sitio 3. Rancho Santa Rosa, Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí. En esta localidad se encontró un total de 9 especies de abejas que visitan flores de *Opuntia*, pertenecientes a las familias Halictidae, Andrenidae, Megachilidae y Anthophoridae (cuadro 5 y Apéndice A-3). La única especie que presentó ocurrencia temporal regular a lo largo del período de floración (abril y mayo) fue *Diadasia rinconis*. Las especies restantes están muy escasamente representadas (Apéndice A-3). En este sitio se encontró el menor número de especies de abejas.

Sitio 4. Ejido Trancoso, Guadalupe, Zacatecas. En esta localidad se encontró un total de 16 especies de abejas visitadoras de *Opuntia*, que pertenecen a las familias Colletidae, Halictidae, Andrenidae, Megachilidae y Anthophoridae. Las especies que presentaron ocurrencia temporal regular a lo largo del período de floración (mayo y junio) fueron: *Diadasia rinconis*, *Melissodes* sp., *Perdita* ca. *azteca* y *Ashmeadiella* spp. Las especies restantes están escasamente representadas (Apéndice A-4). En este sitio se coleccionó el mayor número total de abejas.

Al comparar las cuatro localidades se puede apreciar que *Diadasia rinconis* es común a todos los sitios, y que es, además, la más constante y abundante a lo largo del período de floración de las especies de *Opuntia*. Las especies de *Melissodes* en los sitios 1 y 4, se encuentran regularmente distribuidas, aunque son menos abundantes que *Diadasia rinconis*.

Quadro 5. Resumen de la ocurrencia temporal y colecta de las abejas que visitan *Opuntia* spp. en cada sitio de estudio.

Sitio de estudio	Familias	Especies	Ejemplares colectados
Potrero Tortugas	5	15	115
Presa Tortugas	4	12	41
Rancho Santa Rosa	4	9	136
Ejido Trancoso	5	16	296

3.3. Otros insectos visitantes de *Opuntia* spp.

Otro grupo importante de insectos que visitan las flores de *Opuntia* lo constituyen los coleópteros. Durante las colectas realizadas en las cuatro localidades a lo largo de todo el período de floración, se encontraron las familias Nitidulidae y Melyridae en forma muy abundante, Scarabaeidae escasamente representada, y ocasionalmente se encontró Buprestidae. Estos organismos se alimentan del polen de *Opuntia*, aunque no exclusivamente. Su actividad como polinizadores se reduce a escasos movimientos entre flores cercanas con un mínimo transporte de polen, sus períodos activos quedan comprendidos entre las 10:00 A.M. y las 16:00 P.M.

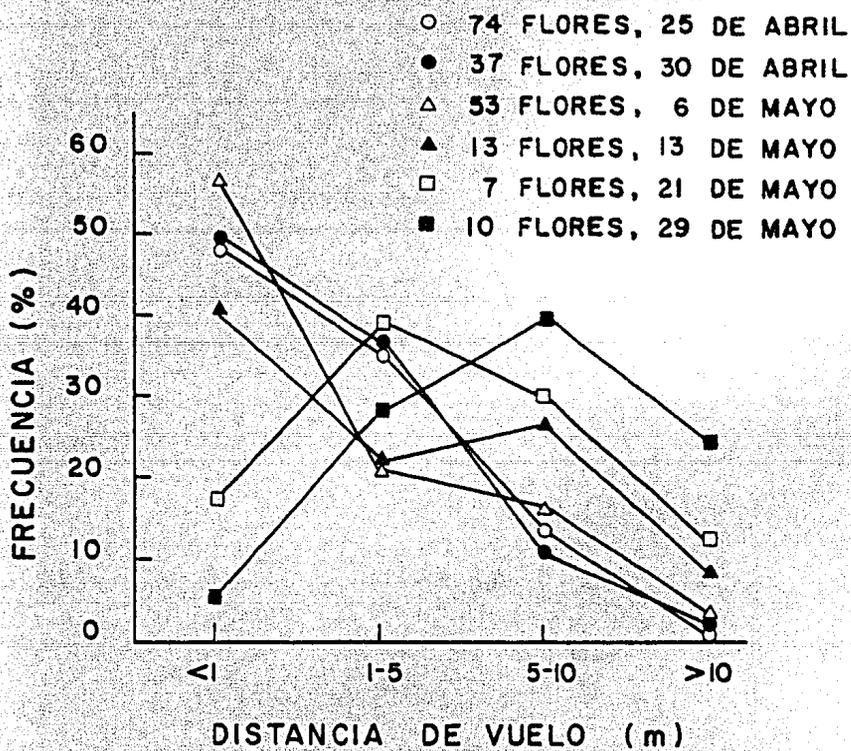
4. Relaciones entre la abundancia y distribución de los recursos florales y el patrón de forrajeo de *Diadasia rinconis*.

4.1. Distancias de vuelo entre flores de *Opuntia*.

Las Figs. 3-6 muestran el comportamiento de vuelo de individuos de *Diadasia rinconis* en relación a la disponibilidad de recursos en las cuatro localidades de estudio en diferentes fechas de observación.

Los datos de la Fig. 3 corresponden a la población central de *Opuntia streptacantha* ubicada en Potrero Tortugas. Se observa una frecuencia relativamente alta (>40%) de vuelos cortos (<1m), cuando el número de flores disponibles es relativamente alto, lo cual ocurrió en las primeras cuatro fechas de observación. Conforme la abundancia de flores disminuye se observa un incremento en la proporción de vuelos largos y la consecuente disminución de vuelos cortos. La heterogeneidad en la proporción de vuelos de las distintas clases de distancias fue significativa entre las distintas fechas y abundancia de flores ($\chi^2_8 = 61.21$, $P < .001$).

Fig. 3. Frecuencia de vuelo en cuatro intervalos de distancia correspondientes a seis fechas de observaciones en Potrero Tortugas, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.



Los datos de la Fig. 4 corresponden a la población marginal de *Opuntia* spp. ubicada en Presa Tortugas. Se observa una frecuencia relativamente alta (>40%) de vuelos cortos (<1m) cuando el número de flores disponibles es relativamente alto; aún cuando la disponibilidad de flores disminuye, el porcentaje de vuelos menores de 1 m se mantiene alto (>35%). Conforme la abundancia de flores disminuye la frecuencia de vuelos largos (> 10m) aumenta notablemente. La heterogeneidad en la proporción de vuelos de las distintas clases de distancia fue significativa entre las diferentes fechas y abundancia de flores ($\chi^2_G = 13.82$, $P < .05$).

La Fig. 5 corresponde al sitio del Rancho Santa Rosa. Se observa una frecuencia relativamente alta (>50%) de vuelos cortos (<1m) de *Diadasia rinconis* en aquellas fechas en que los recursos florales son abundantes y moderadamente escasos. Conforme disminuye la abundancia de flores, la frecuencia de vuelos largos (>10m) aumenta ligeramente, y solo se observa inversión en la frecuencia de vuelos largos sobre los vuelos cortos cuando la disponibilidad de recursos florales es casi nula (0.20%). La heterogeneidad en la proporción de vuelos de las distintas clases de distancia fue significativa entre las diferentes fechas y abundancia de flores ($\chi^2_G = 67.60$, $P < .001$).

La Fig. 6 corresponde a la población central de *Opuntia leucotricha* ubicada en Trancoso, Zacatecas. Se observa una frecuencia relativamente alta (>40%) de vuelos cortos (<1m), cuando el número de flores es relativamente alto. Con la disminución gradual de la abundancia de flores, se observa un aumento en la frecuencia de vuelos largos (>10m) y la consecuente disminución en la frecuencia de vuelos cortos. La heterogeneidad en la proporción de vuelos en las distintas clases de distancia fue significativa entre las diferentes fechas y abundancia de flores ($\chi^2_{15} = 60.61$, $P < .001$).

En la Fig. 7 se muestra la relación entre el número de flores en anthesis y el porcentaje de vuelos interflorales de *Diadasia rinconis* que excedían los

Fig. 4. Frecuencias de vuelo en tres intervalos de distancia, correspondientes a cuatro fechas de observaciones en Presa Tortugas, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.

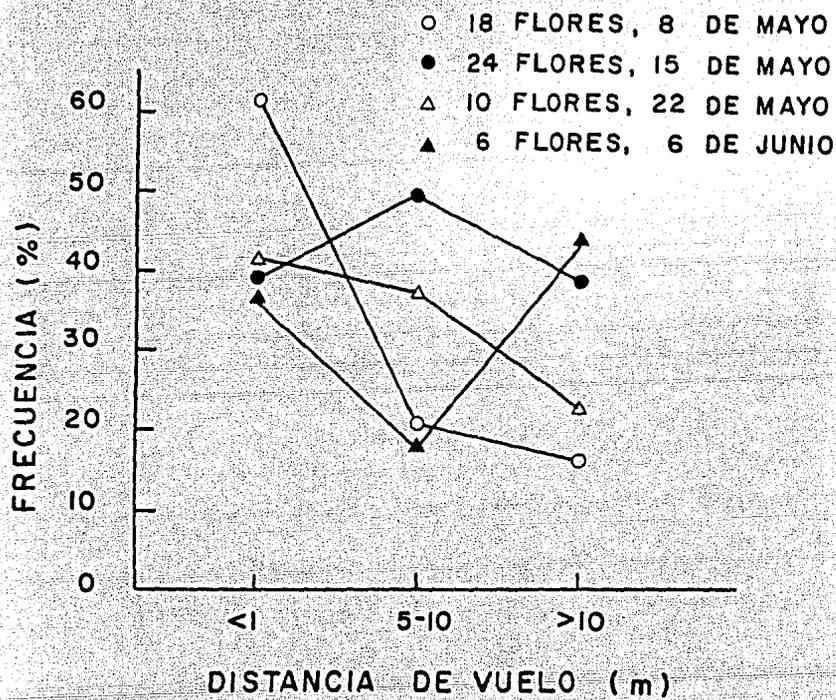


Fig. 5. Frecuencias de vuelo en cuatro intervalos de distancia, correspondientes a seis fechas de observaciones en Rancho Santa Rosa, Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí.

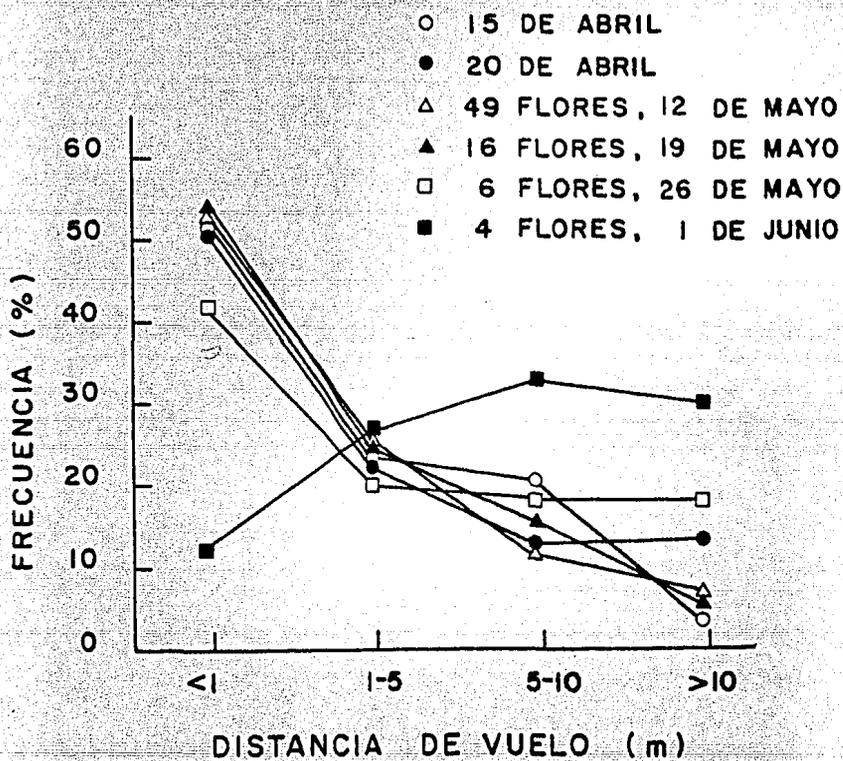


Fig. 6. Frecuencias de vuelo en cuatro intervalos de distancia, correspondientes a seis fechas de observaciones en Ejido Trancoso, Guadalupe, Zacatecas.

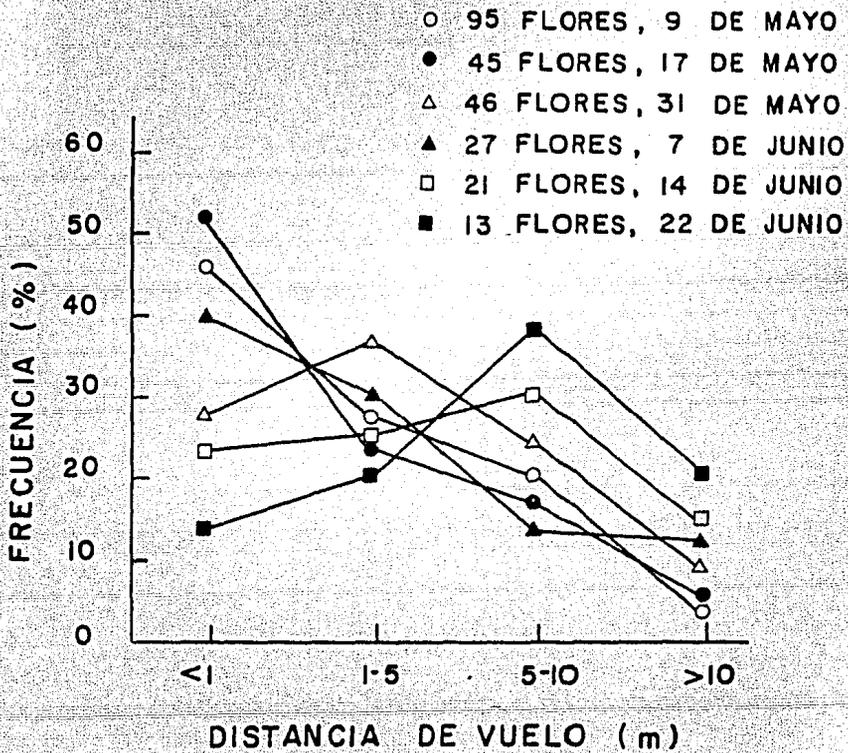
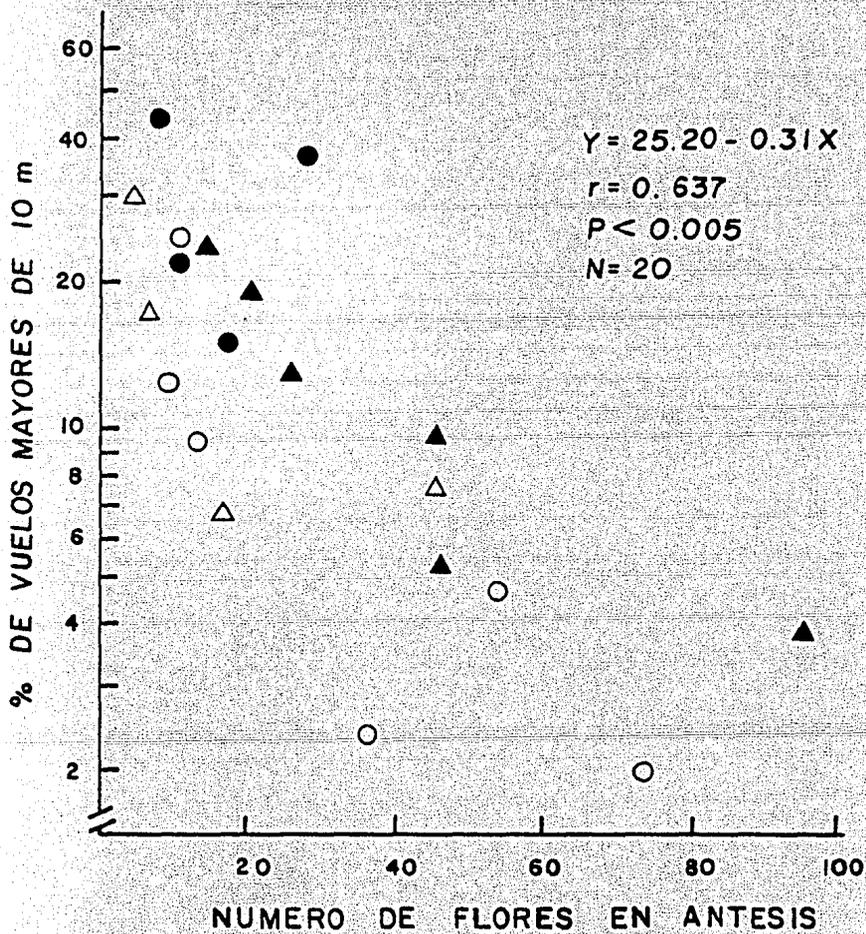


Fig. 7. Relación entre la abundancia de flores y la frecuencia de vuelos largos (> 10 m) de *Diadasia rinconis*. (○) Potrero Tortugas, (●) Presa Tortugas, (△) Rancho Santa Rosa y (▲) Ejido Trancoso.



10 m. Esta figura se elaboró con base en las observaciones obtenidas en todas las fechas de observación en los cuatro sitios de estudio. La relación entre estas dos variables es significativa ($r = 0.64$, $P < .005$, $N = 20$).

4.2. Frecuencia de vuelos dentro y entre plantas conspecificas e interespecificas de *Opuntia*.

En los cuadros 6-9 se presentan los cambios en el tipo de vuelo dentro y entre las especies de *Opuntia*, conforme transcurre el período de floración. El cuadro 6 corresponde a la población ecológicamente central de *O. streptacantha* y muestra una amplia predominancia de vuelos entre flores de individuos de la misma especie a lo largo de todo el período de floración, para tres clases de distancias consideradas. Más del 85% de los vuelos se observaron entre flores de *O. streptacantha*. La frecuencia de vuelos interespecificos siempre fue baja ($< 12.5\%$), y estuvieron más representados en las distancias comprendidas entre 1 y 10 m.

El cuadro 7 corresponde a la población ecológicamente marginal de *Opuntia* en Presa Tortugas. Una frecuencia superior al 50% de vuelos entre flores del mismo individuo corresponden a *O. streptacantha*. La frecuencia de vuelos conspecificos comprendidos entre las distancias de 1 a 10 m disminuye (de un 66.66% hasta un 40.00%) con el transcurso del período de floración. En los vuelos mayores a 10 m la frecuencia de vuelos interespecificos es generalmente superior al 50% a lo largo del período de floración. La frecuencia más baja (37.5%) de vuelos largos interespecificos se presenta en la fecha con mayor número absoluto de flores (15 de mayo; Fig. 4).

El cuadro 8 corresponde a las poblaciones de *Opuntia* ubicadas en Rancho Santa Rosa. La frecuencia de vuelos conspecificos comprendidos entre 1 y

Cuadro 6. Porcentaje de vuelos entre flores visitadas de la misma especie, y entre diferentes especies de *Opuntia*, en Potrero Tortugas, Villa de Arriaga, San Luis Potosí. Todos los vuelos interflorales sobre distancias <1 m incluyeron flores del mismo individuo.

Fecha	Tipo de vuelo	Distancia de vuelo interfloral	
		1 - 10 m	>10 m
25/04/83	Conespecíficos	93,75	100,00
	Interespecíficos	6,25	0,00
30/04/83	Conespecíficos	92,85	100,00
	Interespecíficos	7,15	0,00
06/05/83	Conespecíficos	87,50	100,00
	Interespecíficos	12,50	0,00
13/05/83	Conespecíficos	93,33	83,33
	Interespecíficos	6,66	16,66
21/05/83	Conespecíficos	87,50	100,00
	Interespecíficos	12,50	0,00
29/05/83	Conespecíficos	100,00	100,00
	Interespecíficos	0,00	0,00

Cuadro 7. Porcentaje de vuelos entre flores visitadas de la misma especie, y entre diferentes especies de *Opuntia*, en Presa Tortugas, Villa de Arriaga, San Luis Potosí. Todos los vuelos interflorales sobre distancias <1 m incluyeron flores del mismo individuo.

Fecha	Tipo de vuelo	Distancia de vuelo interfloral	
		1 - 10 m	> 10 m
08/05/83	Conespecíficos	66.66	42.85
	Interespecíficos	33.33	57.15
15/05/83	Conespecíficos	66.65	62.50
	Interespecíficos	33.35	37.50
22/05/83	Conespecíficos	49.99	25.00
	Interespecíficos	50.01	75.00
02/06/83	Conespecíficos	40.00	41.66
	Interespecíficos	60.00	58.44

Cuadro 8. Porcentaje de vuelos entre flores visitadas de la misma especie, y entre diferentes especies de *Opuntia*, en Rancho Santa Rosa, Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí. Todos los vuelos interflorales sobre distancias <1 m incluyeron flores del mismo individuo.

Fecha	Tipo de vuelo	Distancia de vuelo interfloral	
		1 - 10 m	>10 m
13/04/83	Conespecíficos	49.97	100.00
	Interespecíficos	50.03	0.00
20/04/83	Conespecíficos	45.40	33.33
	Interespecíficos	54.60	66.66
12/05/83	Conespecíficos	47.60	58.32
	Interespecíficos	52.40	41.68
19/05/83	Conespecíficos	30.43	36.36
	Interespecíficos	69.57	63.63
26/05/83	Conespecíficos	54.85	36.36
	Interespecíficos	45.15	63.63
01/06/83	Conespecíficos	60.70	53.30
	Interespecíficos	39.30	47.70

10 m fue menor del 50%, excepto en las dos últimas fechas que muestran un incremento en el porcentaje de estos vuelos (debido a que se incluyen especies como *O. leucotricha* que inician su floración más tardíamente). La frecuencia de vuelos interespecíficos de esta clase fueron relativamente altos a lo largo de todo el período de floración. La frecuencia de vuelos conoespecíficos mayores a 10 m fue de 100% en la primera fecha; en los siguientes registros las frecuencias oscilan entre el 33.33 y el 58.32%. La frecuencia de vuelos interespecíficos fue relativamente alta.

El cuadro 9 corresponde a la población ecológicamente central de *O. leucotricha*. Se observa un claro predominio de vuelos conoespecíficos (más del 90%) a lo largo de todo el período de floración; de igual forma, son dominantes cuando las distancias son superiores a 10 m.

4.3. Rutas individuales de *Diadasia rinconis*.

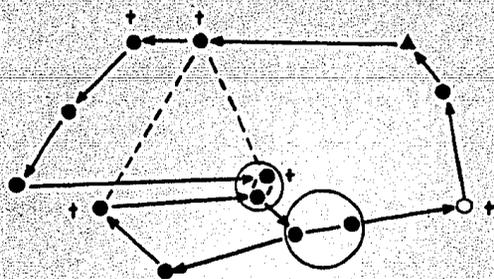
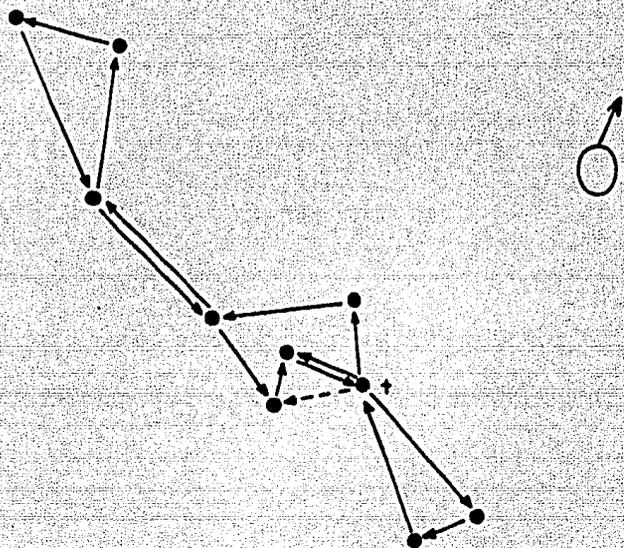
Se obtuvieron mapas de las rutas de vuelo individual de machos y hembras de *Diadasia rinconis* en los cuatro sitios de estudio.

En el sitio 1, que corresponde a una población central de *Opuntia streptacantha*, se mapearon los patrones de siete abejas individuales (4 machos y 3 hembras) con un total de 71 vuelos (cuadro 10). La distancia promedio de vuelo entre dos flores fue de 4.7 m. En la Fig. 8 se muestra que el patrón de vuelo de *Diadasia rinconis* no es diferente entre los machos y las hembras. Ambos sexos realizaron numerosos vuelos cortos (1-10 m) a lo largo de una línea de viaje sobre la que ocasionalmente se realizan ligeras variaciones consistentes. Las abejas sobrevuelan un promedio de 7 flores sobre sus rutas, y visitan aproximadamente el 50% de ellas (cuadro 10, Fig. 8). Las rutas individuales de vuelo de las abejas son estrictamente mantenidas por un período relativamente largo. Durante nuestras observaciones, que llegaron a comprender hasta 45 minutos en algunos casos, las abejas

Cuadro 9. Porcentaje de vuelos entre flores visitadas de la misma especie, y entre diferentes especies de *Opuntia*, en Ejido Trancoso, Guadalupe, Zacatecas. Todos los vuelos interflorales sobre distancias <1 m incluyeron flores del mismo individuo.

Fecha	Tipo de vuelo	Distancia de vuelo interfloral	
		1 - 10 m	>10 m
09/05/83	Conespecíficos	86.94	100.00
	Interespecíficos	13.06	0.00
17/05/83	Conespecíficos	95.65	100.00
	Interespecíficos	4.35	0.00
31/05/83	Conespecíficos	92.15	66.66
	Interespecíficos	7.85	33.33
07/06/83	Conespecíficos	98.00	86.65
	Interespecíficos	2.00	13.35
14/06/83	Conespecíficos	97.87	94.11
	Interespecíficos	2.13	5.89
22/06/83	Conespecíficos	94.73	100.00
	Interespecíficos	5.27	0.00

Fig. 8. Rutas individuales de vuelo típicas de *Liadasia rinconis* macho y hembra en la población central de *Opuntia streptacantha*, Potrero Tortugas, Villa de Arriaga, SLP. (●) flores de *Opuntia streptacantha* (○) de *O. robusta*, (▲) de *O. joconostle*, (†) flor visitada, (→) trayectoria regular, (---▶) trayectoria ocasional. Las flores correspondientes a un mismo individuo están encerradas en un círculo.



2 m

Cuadro 10. Vuelos individuales de machos (M) y hembras (H) de *Diadasia rinconis* entre flores de especies de *Opuntia*.

Sitio	Número de individuos observados	Número total de vuelos interflorales	Distancia promedio de vuelos (m) ($\bar{x} \pm d.e$)	Flores en la ruta forrajeo (mediana)	Flores visitadas (mediana)	% Flores visitadas
1 Potrero Tortugas	4 (M)	42	4,96 \pm 1,90	7	4	49,90
	3 (H)	29	5,10 \pm 2,98			
2 Presa Tortugas	5 (M)	17	10,52 \pm 4,42	4	3	84,95
	8 (H)	28	11,38 \pm 6,67			
3 Rancho Santa Rosa	2 (M)	16	5,35 \pm 2,87	7	5	77,23
	5 (H)	26	4,96 \pm 3,72			
4 Ejido Trancoso	3 (M)	22	3,44 \pm 1,32	7	5	66,00
	2 (H)	10	3,58 \pm 0,83			

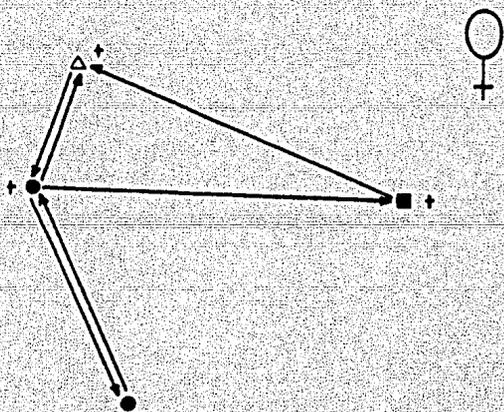
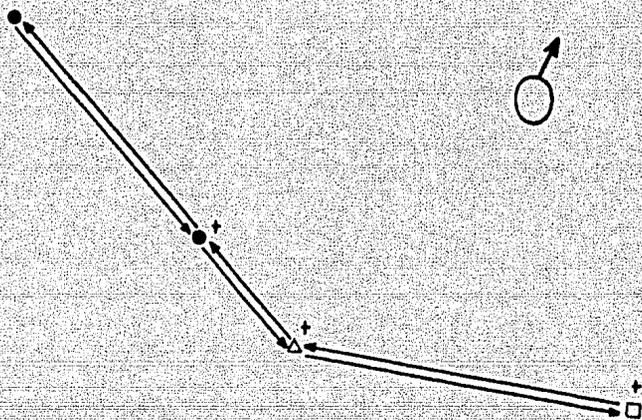
mantuvieron su patrón de vuelo establecido (Apéndice A-5).

En el sitio 2, que corresponde a una población marginal de *Opuntia* spp., se mapearon los patrones de 13 individuos (5 machos y 8 hembras), con un total de 45 vuelos (cuadro 10). La distancia promedio de vuelo entre dos flores fue de 10.9 m. El patrón de vuelo de *Diadasia rinconis* no es diferente entre los machos y las hembras (Fig. 9). Ambos sexos realizan vuelos largos, e incluyen 4 a 5 flores en su viaje. El 85% de las flores sobrevoladas son visitadas realmente (cuadro 10). Las rutas individuales de vuelo de las abejas son mantenidas por períodos largos (Apéndice A-6).

En el sitio 3 se mapearon las rutas de vuelo de siete individuos de *Diadasia rinconis* (2 machos y 5 hembras) con un total de 42 vuelos (cuadro 10). La distancia promedio de vuelo entre dos flores de *Opuntia* fue de 5.2 m. La Fig. 10 muestra rutas de vuelo típicas para machos y hembras, no observándose diferencias entre sus patrones de vuelo. Ambos sexos efectúan vuelos cortos y largos, sobrevuelan un promedio de 7 flores y solamente el 77% de las flores sobrevoladas son visitadas. Las rutas individuales de vuelo de las abejas son mantenidas por períodos largos (Apéndice A-7).

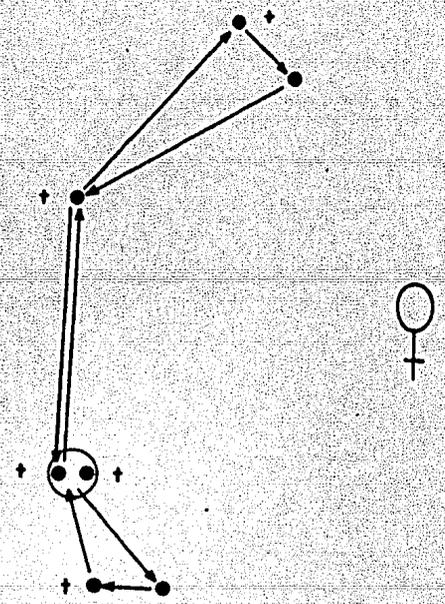
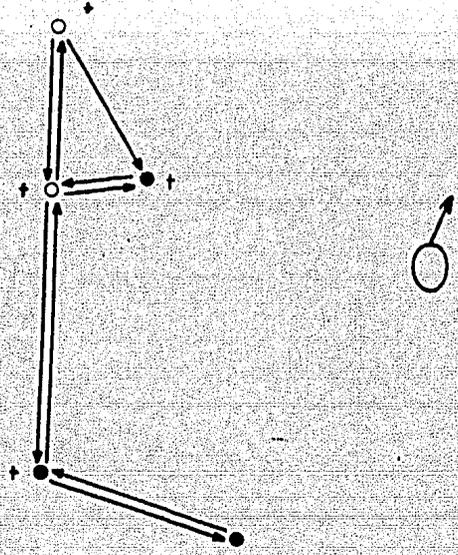
En el sitio 4, que corresponde a una población central de *Opuntia leucotricha*, se mapearon las rutas de forrajeo de cinco individuos de *Diadasia rinconis* (3 machos y 2 hembras), con un total de 32 vuelos (cuadro 10). La distancia promedio de vuelo fue de 3.5 m. En la Fig. 11 se muestra que el patrón de vuelo para machos y hembras de *D. rinconis* no es diferente. Ambos sexos presentan vuelos cortos, aunque no son numerosos en cada ruta. Las abejas sobrevuelan un promedio de 7 flores y solamente el 66% de las que fueron sobrevoladas son visitadas. Las rutas de forrajeo son mantenidas por períodos que exceden 30 minutos

Fig. 9. Rutas individuales de vuelo típicas de *Dicadasia rinconis* macho y hembra en las poblaciones marginales de *Opuntia* spp. en Presa Tortugas, Villa de Arriaga, SLP. (●) flores de *Opuntia streptacantha*, (△) de *O. leucotricha* (○) de *O. rastrera*, (□) de *Opuntia* spp. (†) flor visitada, (→) trayectoria regular.



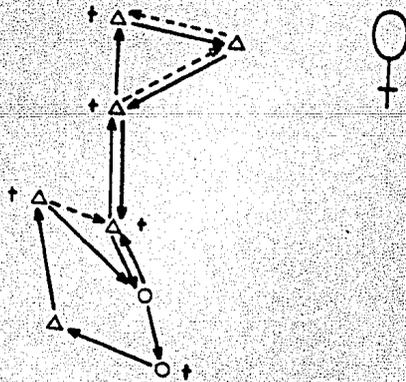
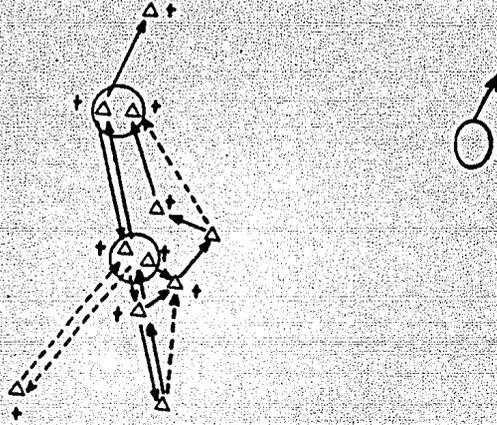
2 m

Fig. 10. Rutas individuales de vuelo típicas de *Diadasia rinconis* macho y hembra en las poblaciones de *Opuntia* spp. en Santa Rosa, Salinas de Hidalgo, SLP. (●) flores de *Opuntia streptacantha*, (○) de *O. robusta*, (†) flores visitadas, (→) trayectoria regular. Las flores correspondientes a un mismo individuo están encerradas en un círculo.



2 m

Fig. 11. Rutas individuales de vuelo típicas de *Diadasia rinconis* macho y hembra en la población central de *Opuntia leucotricha* de Ejido Trancoso, Guadalupe Zacatecas, (○) flores de *Opuntia robusta*, (△) de *O. leucotricha*, (†) flores visitadas, (→) trayectoria regular, (→) trayectoria ocasional. Las flores correspondientes a un mismo individuo están encerradas en un círculo.



2 m

(Apéndice A-8).

Se realizaron todas las comparaciones posibles entre los sitios acerca de la proporción de flores realmente visitadas por las abejas (prueba U de Mann-Whitney). De las flores incluidas en la ruta de forrajeo es mayor la proporción de flores visitadas en el sitio con poblaciones marginales de *Opuntia* (sitio 2 vs. sitio 1, $U=7$, $P<.001$; sitio 2 vs. sitio 3, $U=13$, $P<.01$; sitio 2 vs. sitio 4, $U=6.5$, $P<.01$).

No se encontraron diferencias significativas en las distancias de vuelo interflorales entre machos y hembras de *Diadasia rinconis* en ninguno de los cuatro sitios de estudio (cuadro 11). Sin embargo, sí hubo diferencias entre los patrones de vuelo de machos y hembras al comparar entre sitios. Los machos y hembras de *D. rinconis* observadas en el sitio 2 (Presa Tortugas) volaron sobre distancias mayores que los machos y hembras observados en los sitios 1 y 3 (Potrero Tortugas y Rancho Santa Rosa, respectivamente; prueba t de Student para muestras con varianzas diferentes, $P<.001$, en todos los casos). No se detectaron diferencias significativas entre los patrones de vuelo de hembras observadas en el sitio 2 (Presa Tortugas) y el sitio 4 (Ejido Trancoso; cuadro 11).

Cuadro 11. Comparaciones de la distancia de vuelos interflorales durante el forrajeo de machos (M) y hembras (H) de *Diadasia rinconis* entre sitios de estudio y sexos. $T_s = t$ de Student para la prueba de comparación de medias de muestras con varianzas diferentes (Sokal y Rohlf 1979). g.l. = $n_1 + n_2 - 2$.

	<u>T_s</u>	<u>g.l.</u>	<u>P</u>
Sitio 1 vs. Sitio 2 : (M)	7.56	57	0.001
Sitio 1 vs. Sitio 2 : (H)	4.61	55	0.001
Sitio 1 vs. Sitio 3 : (M)	0.94	66	NS
Sitio 1 vs. Sitio 3 : (H)	0.24	43	NS
Sitio 1 vs. Sitio 4 : (H)	1.67	41	NS
Sitio 2 vs. Sitio 3 : (M)	4.44	41	0.001
Sitio 2 vs. Sitio 3 : (H)	3.42	42	0.001
Sitio 2 vs. Sitio 4 : (H)	1.93	28	NS
Macho vs. Hembra			
Sitio 1	1.36	69	NS
Sitio 2	0.46	43	NS
Sitio 3	0.36	40	NS
Sitio 4	0.64	34	NS

DISCUSION

Los mecanismos de polinización despertaron interés entre los botánicos a partir de los estudios realizados por C. Linneo, quien señaló la importancia de la sexualidad en las plantas. Sin embargo, el avance en este campo ha sido lento, y es frecuente que la biología reproductiva de muchas plantas y los vectores implicados en el transporte de su polen sean aún desconocidos. En las últimas décadas se ha incrementado el interés por conocer algunas interrelaciones entre las plantas y sus polinizadores. Entre los aspectos de la interrelación que más se han estudiado recientemente están: (1) la influencia que puede ejercer la competencia por polinizadores sobre la fenología floral (Snow 1965, Levin y Anderson 1970, Mosquin 1971, Wainwright 1978, Stephenson 1979, Pleasants 1980, Thomson 1980, Zimmerman 1980), y (2) el forrajeo de los polinizadores, su relación con la utilización de recursos florales y su influencia en el flujo genético (Levin, Kerster y Niedzlek 1971, Levin y Kerster 1974, Heithaus 1974, Johnson y Hubbell 1975, Heinrich 1975, 1979, Levin 1979, Pleasants 1981, Waser 1982, Schaal 1980, Schmitt 1983).

1. Distribución espacial y temporal de los recursos de *Opuntia* y su relación con la abundancia de polinizadores.

Generalmente es difícil medir los recursos alimenticios con suficiente confiabilidad. En este trabajo se consideró a la evaluación de la densidad floral como una estimación del recurso alimenticio ofrecido por las plantas de *Opuntia*. El valor relativo de este recurso puede verse afectado al variar la densidad floral durante el transcurso del período de floración de las especies de *Opuntia*, o debido a las características estructurales de la comunidad.

Waser (1979), Pleasants (1980) y Thomson (1980) señalan que la competencia por los polinizadores ha influido en la secuencia y tiempo de floración de algunas especies silvestres. Sin embargo, no se sabe si la competencia por los polinizadores también puede afectar la forma de las curvas de floración. En este estudio la curva de floración de *Opuntia streptacantha* en condiciones ecológicamente centrales fué más asimétrica que la curva observada en condiciones marginales (Fig. 1). Thomson (1980) encontró curvas de floración asimétricas en especies herbáceas subalpinas, y sugirió que la pendiente desproporcionalmente alta en las fases iniciales podía estar relacionada con la competencia por los polinizadores. Entre las especies simpátricas estudiadas por Thompson, aquellas que presentaron floración temprana atrajeron gran cantidad de polinizadores, los cuales estaban habituados a un recurso determinado. En nuestro caso los polinizadores fueron sensibles a los cambios en la densidad floral, y la manera en que las plantas competidoras resultaron atractivas a los polinizadores fue en la presentación de una alta densidad floral en la etapa inicial de la floración. En poblaciones ecológicamente centrales se observó para *Opuntia streptacantha* una curva marcadamente asimétrica. La curva muestra un rápido incremento floral en la etapa inicial de su período de floración. Este resultado, aunado al hecho de que las plantas en esta comunidad se presentan agrupadas en pequeños manchones, permite sugerir que la alta densidad floral de *Opuntia* puede ser una ventaja selectiva para los individuos que florecen simultáneamente. De manera semejante a lo propuesto por Thomson (1980), las especies de *Opuntia* que inicien su floración con alta densidad floral (curva asimétrica), serán mucho más atractivas y podrán atraer mayor cantidad de polinizadores. La curva de floración de *O. streptacantha* bajo condiciones ecológicamente marginales fue relativamente simétrica. Esto puede deberse a que no existe

competencia por los polinizadores, o bien, a que esta competencia no se refleja en la simetría de la curva. Augspurger (1980), encontró que las poblaciones poco densas atraen pocos polinizadores. Bajo estas condiciones es muy ventajoso para los individuos ser más atractivos para los polinizadores. Un mecanismo que hace que las plantas resulten atractivas es el ocurrir aisladamente y con floración densa. Esto se cumple para algunas especies herbáceas (Pleasants 1980), pero aparentemente no ocurre en *Opuntia*. Las plantas de *O. streptacantha* bajo condiciones ecológicamente marginales no se ven favorecidas por el rápido incremento floral en la etapa inicial de floración. Lo más o menos atractivo que resulte un individuo en esta comunidad, puede no estar en función de su densidad floral, sino ser más dependiente de la estructura de la comunidad, i.e., la distribución espacial y densidad de los individuos. Sin embargo, la baja densidad, alta diversidad, el patrón de distribución espacial de los individuos de *Opuntia* (que se encuentran como individuos aislados), y la escasez de visitantes florales en esta comunidad marginal pueden ocasionar que la competencia por los polinizadores sea más severa.

Schmitt (1980) observó en *Linanthus bicolor* formas de curvas de floración diferentes bajo dos condiciones de suelo. En este trabajo, debido a que las poblaciones de *O. streptacantha* se encuentran bajo dos condiciones ecológicas relativamente contrastantes, no se descarta la posibilidad de que las diferencias en la forma de sus curvas de floración pueden estar influenciadas por algún factor ambiental. No obstante, la existencia de tales efectos no excluye que la competencia por polinizadores pueda ejercer un efecto determinante en la forma de la curva de floración.

La competencia por polinizadores entre las plantas, y entre las flores de cada planta de *Opuntia*, se presenta cuando el recurso floral es abundante y los polinizadores son escasos. En estas condiciones, existen muchas

posibilidades de que haya flores que por escasa polinización resulten abortadas (Augspurger 1981, Stephenson 1982). Cuando existe escasez de recursos florales y abundancia de polinizadores se presenta competencia entre los polinizadores por los recursos florales. Esto genera que las flores sean muy visitadas y aseguren un mínimo de polinización. Sin embargo, no es fácil establecer qué intensidad de competencia puede ocurrir cuando los recursos florales y los polinizadores son abundantes, o bien, cuando ambos son escasos.

Se observó un desplazamiento de aproximadamente 10 días en la curva de floración de *O. streptacantha* bajo condiciones ecológicamente marginales, con respecto a la curva de floración de la misma especie en condiciones ecológicamente centrales. Opler, Gordon y Baker (1980) observaron desplazamientos semejantes en *Cordia* spp. debidos a la influencia de factores físicos. En *O. streptacantha*, este desplazamiento puede deberse principalmente a bajas temperaturas y fuertes vientos que ocurren más frecuentemente en hábitats marginales (observación personal), y no a la competencia por polinizadores, como lo encontraron Mosquin (1971), Waser (1979), Zimmerman (1980) y Macior (1983).

2. El patrón de forrajeo de *Diadasia rinconis* y la abundancia de recursos.

La polinización de las especies estudiadas de *Opuntia* la realizan las abejas de hábitos solitarios. Estos hábitos son considerados ventajosos en los ambientes áridos, donde los recursos energéticos ofrecidos son relativamente escasos (Linsley 1958).

Ante la escasez de recursos, y de acuerdo a la teoría de forrajeo óptimo, se esperaba que la selección favorezca a aquellas abejas que obtengan el máximo de alimento con el mínimo gasto energético y de tiempo

(Pyke, Pulliam y Charnov 1977, Krebs y Davies 1978). El patrón de forrajeo de las abejas solitarias ha evolucionado en dos tendencias divergentes. Por un lado, se puede mencionar a las abejas con cierto grado de especialización o preferencia hacia algún recurso específico o genérico (oligoiléticas). Por otro lado, se pueden citar a las abejas que utilizan los recursos florales de manera generalista (poliléticas; Linsley 1958). Las abejas que visitan a las especies de *Opuntia* estudiadas siguen las dos tendencias. *Diadasia rinconis*, que es la abeja más importante en la polinización de *Opuntia* (60% de los ejemplares colectados), muestra especialización hacia el género, aunque no visita a ninguna especie en particular. El patrón de forrajeo de *D. rinconis* está dado por la serie de vuelos interflorales que realiza durante su colecta de polen y néctar. Levin y Kerster (1971) han definido algunos patrones de vuelo para especies de abejas sociales como *Apis mellifera* y *Bombus* spp. Estas abejas fueron observadas asociadas a cultivos de algodón. Sus patrones de vuelo son aparentemente metódicos, y los mantienen por períodos relativamente largos. Estas abejas vuelan de una flor a su vecina más cercana, que por tratarse de plantas bajo cultivo se encuentran a muy corta distancia. Bajo estas condiciones las abejas restringen su forrajeo a unas pocas plantas. Janzen (1971) encontró que las hembras de algunas especies de abejas euglossinas presentan un comportamiento similar. No obstante, estas abejas recorren comunmente distancias superiores a los 100 m al realizar visitas repetidas a las mismas plantas por períodos de varios días.

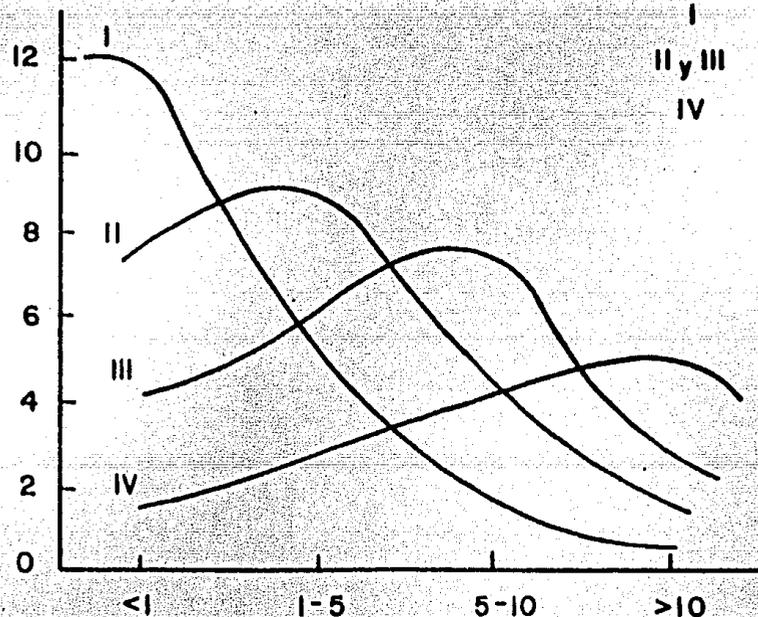
No se encontraron en la literatura reportes semejantes para las especies de abejas solitarias. Los mapas individuales de vuelo obtenidos para *D. rinconis* muestran que tanto hembras como machos siguen patrones definidos de vuelo, los cuales son mantenidos por períodos relativamente largos. Los resultados muestran que *D. rinconis* puede modificar su patrón

de forrajeo de acuerdo a la distribución espacial y temporal de los recursos. El patrón de vuelo de *D. rinconis* en poblaciones ecológicamente centrales en las etapas de máxima floración se caracterizó por vuelos sobre distancias interflorales cortas, y sobrevuelo de un número de flores relativamente alto, de las cuales un bajo porcentaje fueron realmente visitadas. En esta comunidad y etapa fenológica el polinizador encontraría flores suficientes entre las cuales elegir. La eficiencia de su forrajeo estaría en función de elegir y visitar aquellas flores que ofrezcan mayor recompensa alimenticia. En las poblaciones ecológicamente marginales, y en las etapas iniciales y finales de floración de las diferentes especies de *Opuntia*, las abejas volaron distancias interflorales mayores, y sobrevolaron un número de flores relativamente bajo, de las cuales un alto porcentaje fueron visitadas. En estas condiciones el polinizador no encontraría flores suficientes entre las cuales elegir las de mayor recompensa alimenticia. Además, el gasto energético al volar distancias mayores será mayor, y por ello el polinizador presentaría una marcada tendencia a volar hacia la flor más cercana. En este caso el forrajeo no podrá ser selectivo, y la eficiencia de su forrajeo estará en función de visitar precisamente a las flores más cercanas que le ofrezcan alguna recompensa.

La Fig. 12 muestra una versión generalizada de la relación entre la distancia media de vuelos de *D. rinconis* entre flores y la densidad floral. La distancia de vuelos interflorales se incrementa conforme disminuye la abundancia de flores y viceversa. Si los patrones de forrajeo pueden determinar la aptitud de los individuos, como lo proponen Johnson y Hubbel (1975) y Pyke, Pulliam y Charnoy (1977), la flexibilidad observada en el patrón de forrajeo de *D. rinconis* puede verse como una adaptación que le permite persistir en ambientes donde la abundancia o escasez de recursos

Fig. 12. Modelo de la relación entre las distancias de vuelo recorridas por *Diadasia rinconis* y la disponibilidad de recursos florales (en este caso, número de flores en antesis).

$\frac{\text{FLORES}}{\text{YEMAS+FLORES+FRUTOS}} \times 100$



- I MAXIMO DE FLORACION
- II y III ETAPAS INTERMEDIAS
- IV INICIO Y FIN DE FLORACION

DISTANCIA DE VUELOS INTERFLORALES (m)

son impredecibles de un año a] otro.

3. El patrón de forrajeo de *Diadasia rinconis* y su relación con el flujo genético.

Entre los factores que mayor efecto ejercen sobre los patrones de dispersión del polen se encuentran: (1) el comportamiento de vuelo y forrajeo de los polinizadores (distancia de vuelo), y (2) la densidad floral. La distancia entre flores recorrida por el polinizador es el componente de su comportamiento que más directamente puede afectar el tamaño del vecindario genético y el potencial de flujo genético entre las plantas. Las observaciones directas del forrajeo de los polinizadores han sido utilizadas para evaluar el vecindario genético y el potencial de dispersión genética entre poblaciones de la misma especie (Levin y Anderson 1970, Levin y Kerster 1971, 1974, Levin 1979, Schaal 1980, Schmitt 1980, 1983, Waser 1982). En este trabajo se utilizan observaciones directas del patrón de forrajeo de *D. rinconis*, para considerar posibles consecuencias genéticas en poblaciones de *Opuntia*.

El vecindario genético de cada planta de *Opuntia* estará constituido por las plantas que son visitadas por *D. rinconis*, y puede incluir individuos de la misma o diferentes especies. La aportación que cada planta tiene al vecindario genético de otra puede variar en función de la distancia que las separe. Thomson y Plowright (1980) en *Diervilla lonicera*, y Waser y Price (1982) en *Ipomopsis aggregata*, observaron que la cantidad de polen de una flor dada que se deposita en flores subsecuentemente visitadas es inversamente proporcional a sus distancias. Si esto también se aplica a *Opuntia*, los genótipos que forman el vecindario genético de una planta dada serán los de los individuos más cercanos, y la proporción de polen aportado por cada planta a las demás estará en

función de las distancias entre ellas. Por lo tanto, la riqueza (o inversamente, las posibilidades de 'redundancia genética' para una especie dada) del vecindario genético será función de la diversidad, densidad y distribución espacial de los individuos de *Opuntia* en cada comunidad.

En las poblaciones ecológicamente centrales, y en etapas de máxima floración, la alta densidad de *O. streptacantha* y su agrupamiento en manchones resultan en una alta abundancia floral. Las distancias que *D. rinconis* recorre durante su forrajeo son cortas y se observó que es frecuente que restrinjan su actividad a flores dentro de la misma planta (42.29% del total de vuelos ocurren dentro de la misma planta). Esto puede resultar en un alto porcentaje de flores polinizadas con polen proveniente del mismo individuo, condición conocida como geitonogamia. En esta comunidad el intercambio genético entre plantas de la misma especie depende de la frecuencia de vuelos entre plantas separadas por distancias mayores a 1 m. En esta población la propagación vegetativa es frecuente, y al incluir en el vecindario genético a individuos propagados vegetativamente se puede reducir la diversidad de genómos disponibles. En la etapa inicial y final de la floración, el tamaño del vecindario genético se amplía. En las poblaciones ecológicamente marginales las distancias que *D. rinconis* debía recorrer durante su forrajeo fueron mayores (11.38 m). La baja densidad (80 ind/ha) y distribución espacial de los individuos de *O. streptacantha* dan como resultado que la densidad floral sea relativamente baja. Siempre que la densidad floral diaria de cada planta fue baja, la abeja *D. rinconis* necesitó visitar varias plantas para completar sus requerimientos energéticos. No obstante, se observó que la frecuencia de vuelos entre flores de la misma planta fue alto (46.51%), lo que sugiere que el

individuo mantiene cierta densidad floral (los individuos de *Opuntia* en esta localidad tenían en promedio 2 flores), y que la geitonogamia puede ser frecuente. Las distancias promedio entre individuos conespecíficos en esta comunidad son mayores a 15 m, y es muy poco probable que el polen de una planta llegue al estigma receptivo de otra planta de la misma especie sin contaminación por el polen de otras especies. Es probable que el polen depositado entre plantas que se encuentran entre 1 y 10 m (29.46%), sea polen proveniente de varias especies de *Opuntia*. La frecuencia de vuelos entre plantas separadas por más de 10 m fue de 24.03%, lo cual, aunado a la diversidad y distribución espacial de los individuos de las especies de *Opuntia*, hacen que el vecindario genético en este hábitat esté integrado por una gran diversidad de genomios. En esta localidad la propagación por semilla es frecuente, y esto contribuye a enriquecer la diversidad de genomios disponibles. Puede sugerirse que estas condiciones ecológicas marginales generan vecindarios genéticos con altas posibilidades de hibridación entre las diferentes especies de *Opuntia*.

CONCLUSIONES

1. La especie polinizadora más importante para el género *Opuntia* en la zona semiárida de San Luis Potosí y Zacatecas es la abeja solitaria *Diadasia rinconis* Cockerell.
2. La abeja *D. rinconis* no muestra selectividad hacia ninguna especie de *Opuntia* en particular.
3. La abeja *D. rinconis* recorre distancias interflorales promedio inversamente proporcionales a la abundancia de flores de *Opuntia*.
4. La flexibilidad del patrón de forrajeo de *D. rinconis* en función de la disponibilidad de recursos sugiere que:
 - a) Las posibilidades de hibridación e introgresión genética pueden ser mayores en etapas iniciales y finales de los períodos de floración.
 - b) La hibridación y la introgresión genética son potencialmente mayores en las poblaciones marginales que en las centrales debido a la distribución, abundancia y diversidad de los individuos de *Opuntia*.

LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. Páginas 86-106, en O.T. Solbrig, editor. Demography and evolution in plant populations. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Aguirre, J.R. 1979. Enfoques para el estudio de las actividades agrícolas en el Altiplano Potosino-Zacatecano. Documento de trabajo del Centro Regional para Estudios de Zonas Áridas y Semiáridas del Colegio de Postgraduados, No. 2, Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí, México.
- Aguirre, J.R. 1983. Enfoques para el estudio de las actividades agrícolas en el Altiplano Potosino-Zacatecano: La cubierta vegetal de las zonas áridas y su aprovechamiento. Páginas 105-115, en J. Molina Galán, editor. Recursos agrícolas de las zonas áridas y semiáridas de México, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México, México.
- Augspurger, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement, *Evolution* 34:475-488.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinator and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Vilcoaceae), *Ecology* 62:775-788.
- Baker, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after 'long distance' dispersal. *Evolution* 9:347-349.
- Baker, H.G. 1967. Support for Baker's Law as a rule. *Evolution* 21: 853-856.
- Baker, H.G. y P.D. Hurd, Jr, 1968. Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology* 13:85-414.

- Barrientos, F. 1983. Nopal y agaves como recursos de las zonas áridas y semiáridas de México: Uso actual y potencial de los recursos genéticos de las zonas áridas. Páginas 133-143, en J. Molina Galán, editor. Recursos agrícolas de las zonas áridas y semiáridas de México. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México, México.
- Barrientos, F. y O. Brauer. 1964. Multiplicación vegetativa del nopal a partir de fracciones mínimas de una planta. Serie de Investigaciones, No. 1. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, Estado de México, México.
- Beattie, A.J. 1976. Plant dispersion, pollination and gene flow in *Viola*. *Oecología* 25:291-300.
- Beltrán, E. 1964. Las zonas áridas de México, su presente y su futuro. Páginas 153-159, en E. Beltrán, editor, Las zonas áridas del centro y noroeste de México y el aprovechamiento de sus recursos. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, Distrito Federal, México.
- Benson, L. 1982. The cacti of the United States and Canada. Stanford University Press, Stanford, California, USA.
- Bookman, S.S. 1983. Effects of pollination timing of fruiting in *Asclepias speciosa* Torr. (Asclepidaceae). *American Journal of Botany* 70:897-905.
- Bravo, H.H. 1978. Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal, México.
- Britton, N.L. y J.N. Rose. 1963. The cactaceae. Vols. I y III. Dover Publications, New York, New York, USA.

- Bye, R.A., Jr. 1979. An 1878 ethnobotanical collection from San Luis Potosí: Dr. Edward Palmer's first major Mexican collection. *Economic Botany* 32:135-162.
- Claverán, R. y M.H. González. 1969. Manejo del pastoreo en los agostaderos de zonas áridas. Páginas 137-148, en T.W. Box y P. Rojas-Mendoza, editores. Simposio internacional sobre el aumento en la producción de alimentos en zonas áridas. ICASALS, No. 3, Lubbock, Texas, USA.
- Clousley-Thompson, J.L. 1979. Man and the biology of arid zones. Arnold, London, England.
- Cox, G.W. 1972. Laboratory manual of general ecology. William C. Brown, Dubuque, Iowa, USA.
- Dobzhansky, T., F.J. Ayala, G.L. Stebbins y J.W. Valentine. 1977. Evolution. Freeman, San Francisco, California, USA.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, London, England.
- Flores, C. y J.R. Aguirre. 1979. El nopal como forraje. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Estado de México, México.
- Forster, W. 1977. Los insectos. Omega, Barcelona, España.
- González-Espinosa, M. 1982. Seed predation by desert harvester ants and rodents in central Mexico. Dissertation. University of Pennsylvania, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- González, C.A. y A.J.W. Scheffey, 1964. Los recursos espontáneos y su economía. Páginas 29-95, en E. Beltrán, editor. Las zonas áridas del centro y noreste de México y el aprovechamiento de sus recursos. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, Distrito Federal, México.

- Grant, V. y K.A. Grant, 1979a. Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution* 132:321-325.
- Grant, V. y K.A. Grant, 1979b. The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 132:313-320.
- Grant, V. y K.A. Grant, 1979c. Systematic of *Opuntia phaeacantha* group in Texas. *Botanical Gazette* 40:199-207.
- Grant, V. y K.A. Grant, 1979d. Hybridization and variation in the *Opuntia phaeacantha* group in central Texas. *Botanical Gazette* 40:208-215.
- Grant, V. y K.A. Grant, 1980. Clonal microspecies of hybrid origin in the *Opuntia lindheimeri* group. *Botanical Gazette* 141:101-106.
- Grant, V. y W.A. Connel, 1979. The association between *Carpophilus* beetles and cactus flowers. *Plant Systematics and Evolution* 133:99-102.
- Grant, V. y P.D. Hurd, Jr. 1979. Pollination of the southwestern opuntias. *Plant Systematics and Evolution* 133:15-28.
- Grant, V., K.A. Grant y P.D. Hurd, Jr, 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution* 12:313-320.
- Heinrich, B. 1975. Energetics of pollination. *Annual Review Ecology and Systematics* 6:139-170.
- Heinrich, B. 1979. *Bumblebee economics*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

- Heithaus, E.R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Annals of Missouri Botanical Garden* 61:675-691.
- Hernández-Xolocotzi, E. 1970. Mexican experience. Páginas 317-343, en H.E. Dregne, editor. *Arid lands in transition*. American Association for the Advancement of Science, Washington, District of Columbia, USA.
- Hernández-Xolocotzi, E. 1983. Estudio de ecosistemas en zonas áridas y semiáridas de México: Ecosistemas de las zonas áridas. Páginas 67-90, en J. Molina Galán, editor. *Recursos agrícolas de zonas áridas y semiáridas de México*. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México, México.
- Hiebert, M.S. y W.A. Calder. 1983. Sodium, potassium and chloride in floral nectars: energy-free contributions to refractive index and salt balance. *Ecology* 64:399-402.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-208.
- Howell, D.J. y B.S. Roth. 1981. Sexual reproduction in agaves. The benefits of bats; the cost of *Semelparous* advertising. *Ecology* 62: 1-7.
- Jain, S.K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:469-495.
- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-205.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution?. *Evolution* 34:611-612.
- Jean-Prost, P. 1981. *Apicultura*. Mundi-Prensa, Madrid, España.

- Johnson, L.K. y S.P. Hubbell. 1975. Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. *Ecology* 56:1398-1406.
- Krebs, J.R. y N.B. Davis. 1978. Behavioural ecology: evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Levin, D.A. 1979. Pollinator foraging behavior: genetic implications for plants. Páginas 131-144, en O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson y P.H. Raven, editores. Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- Levin, D.A. y W. Anderson 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist* 104:455-465.
- Levin, D.A. y H.W. Kerster. 1971. Neighborhood structure in plants under diverse reproductive methods. *American Naturalist* 105:345-54.
- Levin, D.A. y H.W. Kerster. 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology* 7:139-220.
- Levin, D.A., H.W. Kerster y M. Niedzlek. 1971. Pollinator flight directionality and effects on pollen flow. *Evolution* 25:113-118.
- Linskens, H.F. 1982. Pollination processes: understanding fertilization and limits to hybridization. Páginas 35-49, en W.J. Meudt, editor. Strategies of plant reproduction, Beltsville Agricultural Research Center, Beltsville Symposia in Agricultural Research, Vol. 6, Allanheld, Osmun, Publishers, Totowa, New Jersey, USA.
- Linsley, E.G. 1958. The ecology of solitary bees. *Hilgardia* 27:543-599.
- Lloyd, D.G. 1980. Demographic factors and mating patterns in angiosperms. Páginas 67-87, en O.T. Solbrig, editor. Demography an evolution in plant populations. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.

- Macfor, L.W. 1983. The pollination dynamics of sympatric species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 70: 844-853.
- MacMahon, J.A. 1979. North American deserts: their floral and faunal components. Páginas 21-82, en R.A. Perry y D.W. Goodall, editores. *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management*. Vol. I., International Biological Programme 16. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Maldonado, J.L. 1983. Caracterización y uso de los recursos naturales de las zonas áridas: Ecosistemas de las zonas áridas. Páginas 91-98 en J. Molina Galán, editor. *Recursos agrícolas de las zonas áridas y semiáridas de México*. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México, México.
- Medellín-Leal, F. y A. Gómez-González. 1979. Management of natural vegetation in the semiarid ecosystems of México. Páginas 351-375 en B.H. Walker, editor. *Management of semiarid ecosystems*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for evolution of flowering time. *Oikos* 22:398-402.
- Motten, F.A., D.R. Campbell, D.E. Alexander y H.L. Miller. 1981. Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. *Ecology* 61:1446-1459.

- Op]er, P.A., G.W. Gordon y H.G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167-188.
- Percival, M.S. 1969. *Floral biology*. Pergamon Press, Oxford, England.
- Pleasants, J.M. 1980. Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. *Ecology* 61:1466-1459.
- Pleasants, J.M. 1981. Bumblebee responses to variation in nectar availability. *Ecology* 62:1648-1661.
- Proctor, M. y P. Yeo. 1973. *The pollination of flowers*. Collins, London, England.
- Pyke G.H., H.R. Pulliam y E.L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52:137-152.
- Rodríguez-Zapata, O. 1981. *Fenología reproductiva y aporte de frutos y semillas en dos nopaleras del Altiplano Potosino-Zacatecano*. Tesis profesional, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León, México.
- Rzedowski, J. 1964. *Botánica Económica*, Páginas 135-137 en E. Beltrán, editor. *Las zonas áridas del centro y noreste de México y el aprovechamiento de sus recursos*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, Distrito Federal, México.
- Rzedowski, J. 1968. *Las principales zonas áridas de México y su vegetación*. *Bios* 1:4-24.
- Rzedowski, J. 1978. *La vegetación de México*. Limusa, México, Distrito Federal, México.

- Rzedowski, J. 1983. La cubierta vegetal de las zonas áridas y su aprovechamiento. Páginas 101-103 en J. Molina Galán. editor. Recursos agrícolas de zonas áridas y semiáridas de México. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Edo. de México, México.
- Rzedowski, J. y R. MacVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contributions from the University of Michigan Herbarium 9:1-123.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. Páginas 161-188, en O.T. Solbrig, editor. Demography and evolution in plant populations. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Schaal, B.A. 1980. Measurement of gene flow in *Lupinus texensis*. Nature 284:450-451.
- Schemske, D.W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. Ecology 62:946-954.
- Schmitt, J. 1980. Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). Evolution 34:934-943.
- Schmitt, J. 1983. Density-dependent pollinator foraging, flowering phenology, and temporal pollen dispersal patterns in *Linanthus bicolor*. Evolution 37:1247-1257.
- Snow, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting season in tropical forests. Oikos 15:274-281.
- Siegel, S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. MacGraw-Hill, New York, USA.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1979. Biometría. Blume, Madrid, España.

- Solbrig, O.T. 1980. Genetic structure of plant populations. Páginas 49-65, en O.T. Solbrig, editor. Demography and evolution in plant populations. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Sosa, R. 1964. Microsporogénesis, importancia económica y distribución de tres especies del género *Opuntia*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México, México.
- Stebbins, G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- Stebbins, G.L. 1970. Variation and evolution in plants: progress during the past twenty years. Páginas 173-208, en M.K. Hecht y W.C. Steere, editores. Essays in evolution and genetics honor of Theodosius Dobzhansky. Appleton-Century-Crofts, New York, New York, USA.
- Stebbins, G.L. 1974. Flowering plants: evolution above the species level. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Stebbins, G.L. 1978. Procesos de la evolución orgánica. Prentice/Hall Internacional, Madrid, España.
- Steel, R.G. y J.H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics: a biometrical approach. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Stephenson, A.G. 1979. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). Evolution 33:1200-1209.
- Stephenson, A.G. 1982. When does outcrossing occur in a massflowering plant?. Evolution 36:762-763.

- Thompson, D.J. 1980. Skewed flowering distributions and pollinator attraction. *Ecology* 61:572-579.
- Thomson, D.J. 1982. Patterns of visitation by animal pollinator. *Oikos* 39:241-250.
- Thomson, D.J. y R.C. Plowright. 1980. Pollen carryover, nectar rewards and pollinator behavior with special reference to *Diervilla lonicera*. *Oecología* 46:68-74.
- Thomson, D.J., W.P. Maddison y R.C. Plowright. 1982. Behavior of bumblebee pollinators of *Aralia hispida* vent. (Araliaceae). *Oecología* 54:326-336.
- Velázquez-Castro, R. 1962. Aspectos ecológicos, distribución y abundancia de *Opuntia streptacantha* y *Opuntia leucotricha* en la región árida de San Luis Potosí y Zacatecas. Tesis profesional, Departamento de Fitotecnia, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Estado de México, México.
- Wainwright, C.M. 1978. The floral biology and pollination ecology of two desert lupines. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 105:24-38.
- Waser, M.N. 1979. Pollinator availability as determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecología* 39:107-121.
- Waser, M.N. 1982. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecología* 55:251-257.
- Waser, M.N. y M.V. Price. 1982. Experimental studies of pollen carryover: hummingbirds and *Ipomopsis aggregata*. *Oecología* 54:353-358.
- Wilson E.O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: competition for pollinators. *Ecology* 61:497-501.

APENDICE

Apéndice A-1

Ocurrencia temporal de las abejas visitadoras de *Opuntia* spp. en Potrero Tortugas, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.

Especie	abril				mayo				Total
	2	6	9	16	6-7	13-14	21	29	
<i>Dialictus</i> spp.*	-	2	2	-	-	-	-	1	5
<i>Perdita</i> ca. <i>azteca</i>	-	-	-	2	-	-	-	4	6
<i>Perdita</i> <i>bicolor</i>	-	-	-	-	-	-	-	3	3
<i>Ashmeadiella</i> spp.*	-	-	-	4	-	1	-	1	6
<i>Lithurge</i> <i>littoralis</i>	-	-	-	-	-	3	-	-	3
<i>Anthophora</i> <i>californica</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	2
<i>Anthophora</i> <i>montana</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Diadasia</i> <i>rinconis</i>	1	-	1	13	10	7	3	9	44
<i>Melissodes</i> spp.*	10	1	11	2	2	2	-	3	31
<i>Apis</i> <i>mellifera</i>	-	-	6	4	-	-	-	-	10
<i>Bombus</i> <i>pennsylvanicus</i>	-	-	-	-	1	1	-	2	4
Total de especies = 15									115 ind.

* Estos géneros incluyen a 2, 3 y 2 especies respectivamente.

Apéndice A-2

Ocurrencia temporal de las abejas visitadoras de *Opuntia* spp. en Presa Tortugas, Villa de Arriaga, San Luis Potosí.

Especie	mayo			junio	Total
	8	15	22	2	
<i>Perdita ca. azteca</i>	-	-	1	1	2
<i>Perdita bicolor</i>	-	-	1	-	1
<i>Ashmeadiella</i> spp.*	-	-	1	2	3
<i>Lithurge littonalis</i>	9	1	1	2	13
<i>Ceratina</i> spp.*	-	-	-	1	1
<i>Diadasia rinconis</i>	6	3	5	3	17
<i>Melissodes</i> spp.*	2	1	-	-	3
<i>Bombus pennsylvanicus sonorus</i>	-	-	1	-	1
					<u>41</u> ind.
Total de especies = 12					

* Estos géneros incluyen a 3, 2 y 2 especies respectivamente.

Apéndice A-3

Ocurrencia temporal de las abejas visitadoras de *Opuntia* spp. en Rancho Santa Rosa, Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí.

Especie	abril				mayo			junio	Total
	5	12	20	28	11-12	18	26	1	
<i>Agasotemon texanus</i>	-	-	-	-	-	-	4	2	6
<i>Dialictus</i> spp.*	2	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Perdita</i> ca. <i>azteca</i>	-	-	-	-	-	-	-	8	8
<i>Ashmeadiella</i> spp.*	-	-	-	-	-	-	-	2	2
<i>Lithurge littoralis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Diadasia rinconis</i>	24	12	5	8	19	13	26	8	116
									136 ind.
Total de especies = 9									

* Estos géneros incluyen a 2 y 3 especies respectivamente.

Apéndice A-4

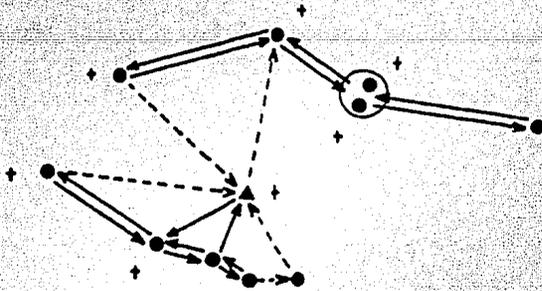
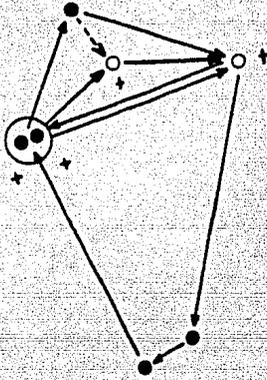
Ocurrencia temporal de las abejas visitadoras de *Opuntia* spp. en Ejido Trancoso, Guadalupe, Zacatecas.

Especie	mayo					junio			Total
	1	9	17	24	31	7	14	22	
<i>Colletes</i> sp.	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Agapostemon texanus</i>	-	-	-	-	-	10	7	15	32
<i>Augochlorella neglectula</i>	-	1	-	-	-	1	-	-	2
<i>Dialictus</i> spp.*	-	1	1	-	-	-	3	-	5
<i>Perdita</i> ca. <i>azteca</i>	2	-	2	1	-	-	18	1	24
<i>Perdita bicolor</i>	-	-	-	3	-	-	2	-	5
<i>Ashmeadiella</i> spp.*	16	7	2	-	-	-	4	4	33
<i>Anthophora montana</i>	-	-	-	1	-	1	-	-	2
<i>Ceratina</i> spp.*	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Diadasia rinconis</i>	15	21	39	23	17	35	16	8	175
<i>Melissodes</i> spp.*	8	1	-	-	2	4	1	-	16
									296 ind.

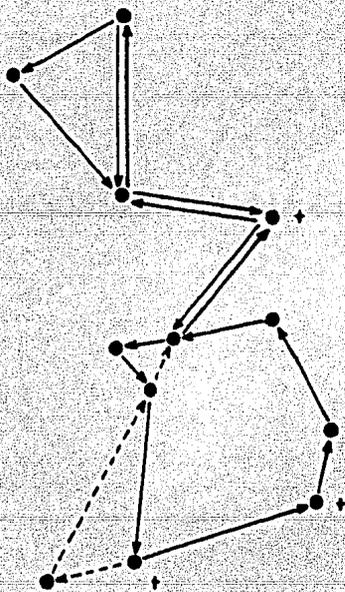
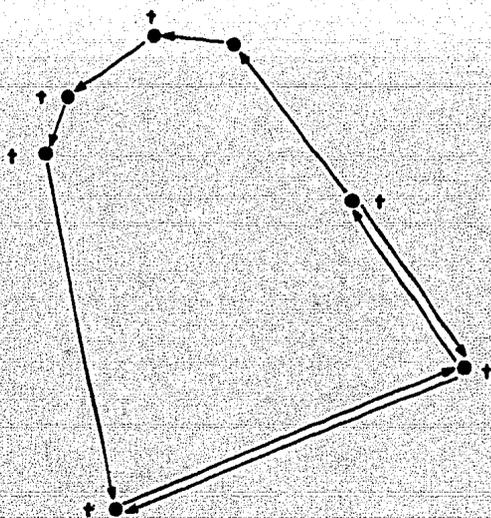
Total de especies = 16

* Estos géneros incluyen 2, 3, 2 y 2 especies respectivamente.

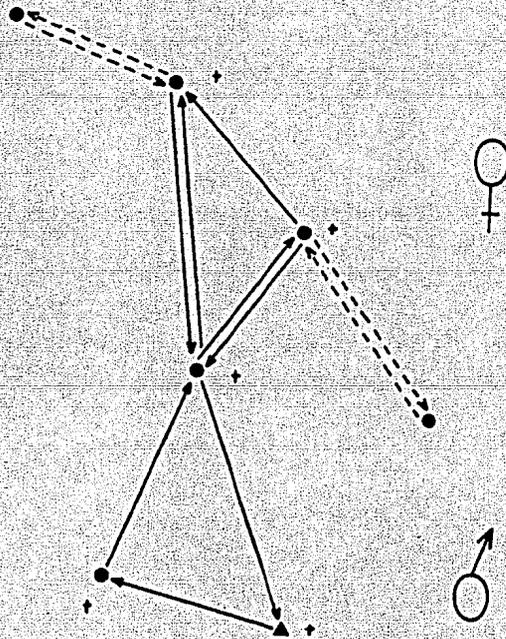
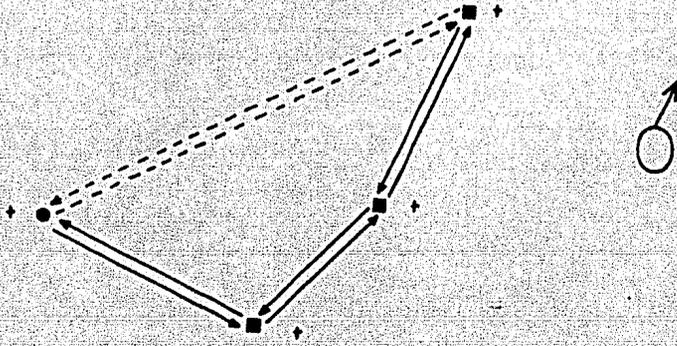
Apéndice A-5. Rutas individuales de vuelo típicas de *Diadasia rinconia* machos y hembras en una población central de *Opuntia streptacantha*, en Potrero Tortugas, Villa de Arriaga, SLP. (●) *Opuntia streptacantha*, (○) *O. robusta*, (▲) *O. joconostle*, (†) flor visitada, (→) trayectoria regular, (-→) trayectoria ocasional. Las flores correspondientes a un mismo individuo están encerradas en un círculo.



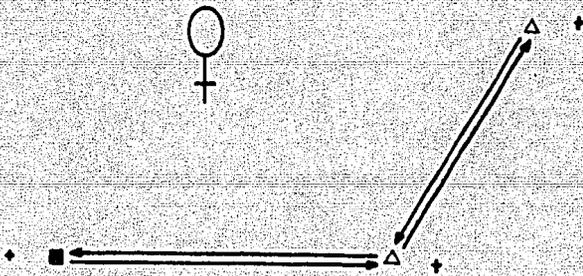
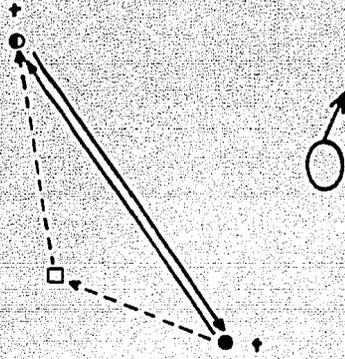
2 m



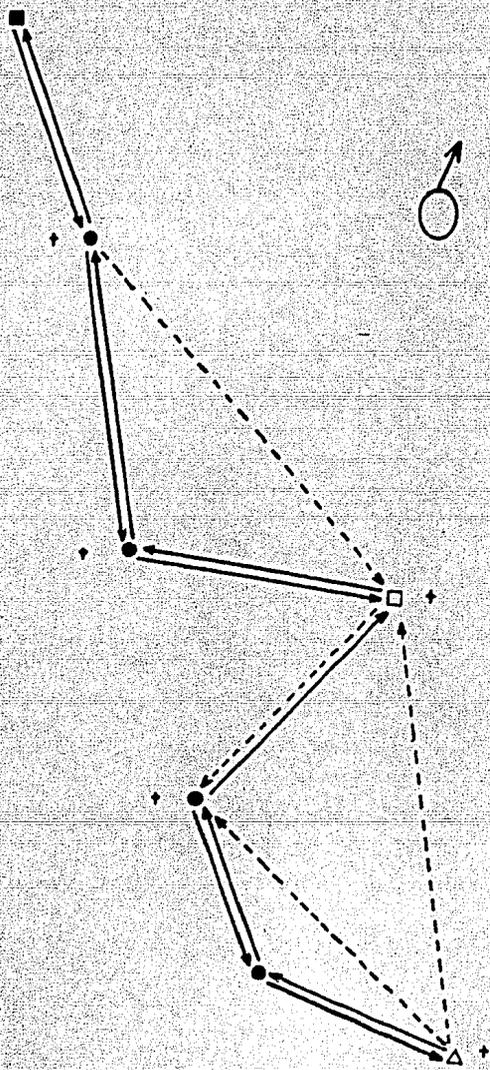
2 m



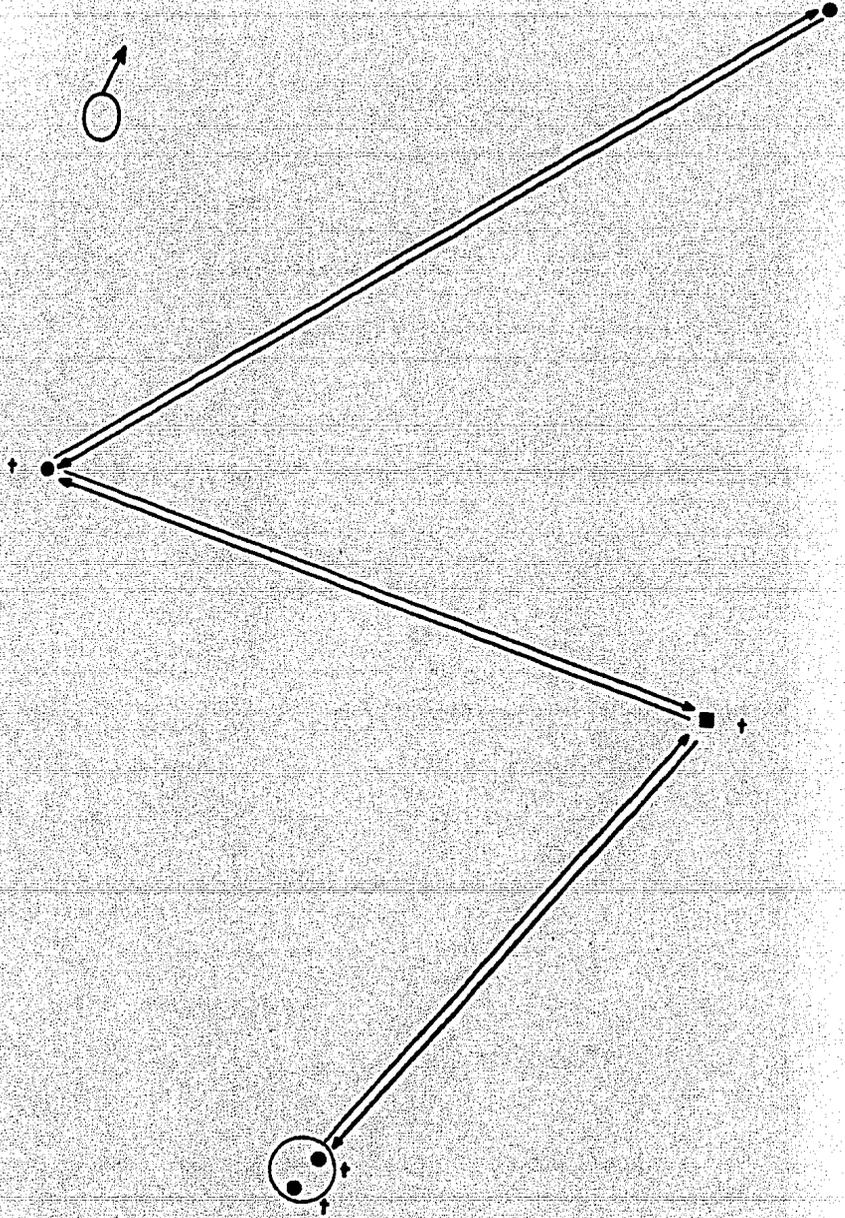
Apéndice A-6. Rutas individuales de vuelo típicas de *Diadasia rinconis* machos y hembras en las poblaciones marginales de *Opuntia* spp. en Presa Tortugas, Villa de Arriaga, SLP. (●) *Opuntia streptacantha*, (△) *O. leucotricha*, (■) *O. rastrera*, (□) *O. spp.*, (⊙) *O. lindheimeri* var. *cuija*, (†) flor visitada, (→) trayectoria regular, (- - →) trayectoria ocasional. Las flores correspondientes a un mismo individuo están encerradas en un círculo.

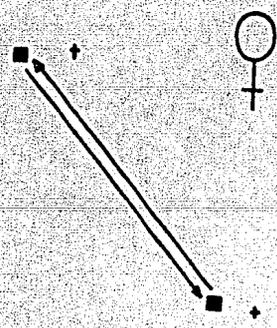
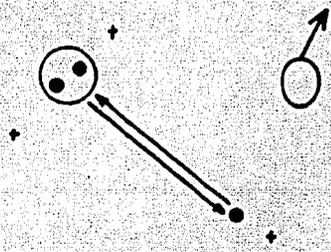


2 m

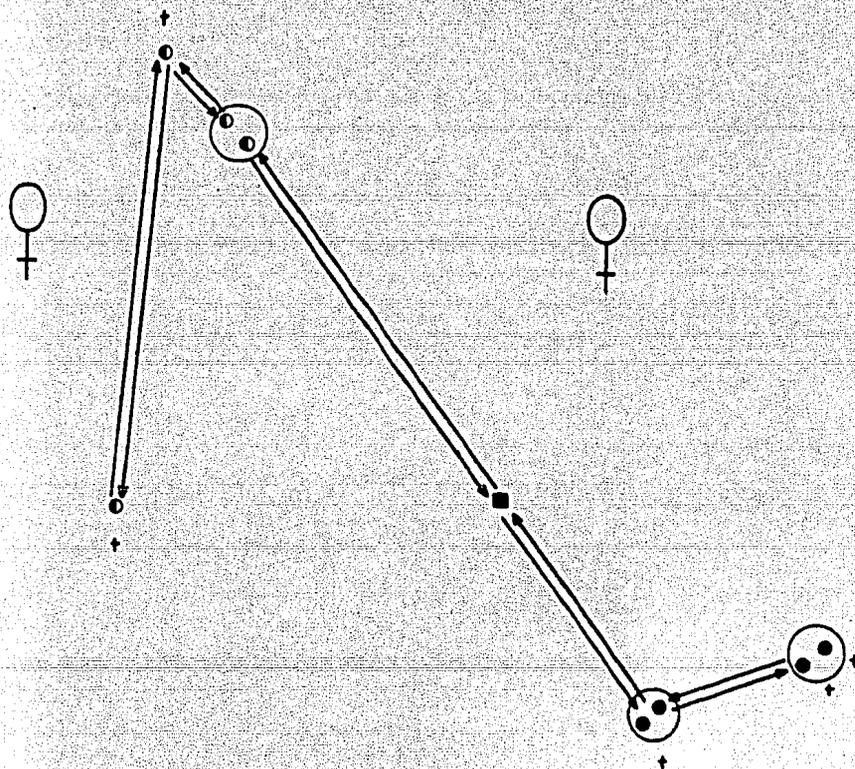


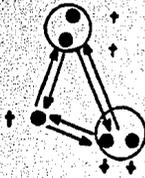
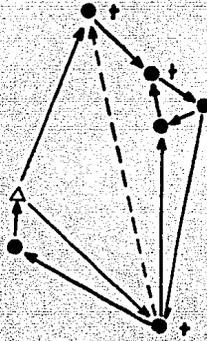
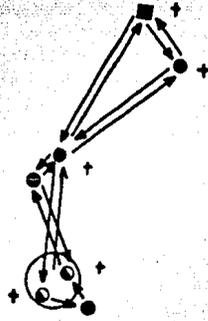
2 m





Apéndice A-7. Rutas individuales de vuelo típicos de *Diadasia rinconis* machos y hembras en la población de *Opuntia* spp. de Rancho Santa Rosa, Salinas de Hidalgo, SLP, (●) *Opuntia streptacantha*, (△) *O. leucotricha*, (■) *O. rastrera*, (⊙) *O. lindheimeri* var. *cuija*, (†) flor visitada, (→) trayectoria regular, (→) trayectoria ocasional. Las flores correspondientes a un mismo individuo están encerradas en un círculo.





2 m

Apéndice A-8. Rutas individuales de vuelos típicos de *Diadasia rinconis* machos y hembras en la población central de *Opuntia leucotricha*, en Ejido Trancoso, Guadalupe, Zacatecas. (Δ) *Opuntia leucotricha*, (\uparrow) flor visitada, (\longrightarrow) trayectoria regular, ($- \longrightarrow$) trayectoria ocasional. Las flores correspondientes a un mismo individuo están encerradas en un círculo.

