RIQUEZA Y ESTABILIDAD DE LOS POLINIZADORES DE LOS CIRIOS (*FOQUIERIA COLUMNARIS*) DEL DESIERTO SONORENSE: UN ANÁLISIS COMPARATIVO

GARY PAUL NABHAN¹, JIM DONOVAN²,
STEPHEN BUCHMANN³ Y ALBERTO BÚRQUEZ⁴

¹Arizona Sonora Desert Museum 2021 North Kinney Road, Tucson AZ, EUA 85743-8918.

²School of Renewable Resources, University of Arizona, Tucson, AZ 65721, EUA.

³USDA-ARS Carl Hayden Bee Research Center, 2000 E. Allen Road, Tucson, AZ 85719, EUA.

⁴Instituto de Ecología, UNAM, Apartado Postal 1354, Hermosillo, Sonora 83000, México.
Arizona Sonora Desert Museum 2021 North Kinney Road, Tucson AZ, EUA 85743-8918. Correo electrónico,
montijo@servidor.unam.mx. Teléfono (5)6226151, (62)139303, Fax (5)6226053.

Resumen. Estudiamos los visitantes florales de los cirios [*Fouquieria columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curran] y comparamos nuestras observaciones realizadas en 1997 en Sonora con las que efectuó Humphrey hace 30 años en Sonora y Baja California. El cirio, una especie protegida por CITES, presenta una distribución restringida a la región central de la península de Baja California y también ocurre en una población aislada en Sierra Bacha, Sonora. El gremio de polinizadores en esta última localidad mostró una elevada riqueza. Incluye 18 especies de abejas, diversos artrópodos y una especie de colibrí. Este número es superior al de especies registradas por Humphrey en cualquier sitio de Baja California, por lo que esta pequeña población disyunta no presenta interacciones ecológicas características de una población marginal. Esta evidencia apoya la idea de que el cirio presentaba una distribución más amplia en la porción continental de su distribución. El gremio de polinizadores en esta población está dominado por abejas polilécticas, generalistas que necesitan de la floración asincrónica de otras especies de plantas para persistir en este ambiente hiperárido. Parece ser que la estabilidad temporal del gremio de polinizadores está limitada por la gran variabilidad en el clima de Sierra Bacha, y por su efecto en la producción de recursos florales año tras año. Aunque las flores no son ornitófilas —como sucede con otras especies del género— se observó la estrategia de “trap-lining” —circuitos definidos de vuelo desde una planta a otra— por colibríes entre plantas de cirio muy dispersas.

Palabras clave: abejas, biodiversidad, biogeografía, cirios, colibríes, Costa Central del Golfo de California, ecología de islas, ecología de la polinización, México, Sierra Bacha, Sonora.

Abstract. The floral visitors of the boojum tree [*Fouquieria columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curran] in the Sierra Bacha, Sonora were studied and compared with Humphrey's data collected 30 years ago. The boojum, a species protected by CITES, has a distribution restricted to Baja California and the Sierra Bacha, Sonora. In the later locality, the richness of the pollinator guild—including 18 species of bees, several arthropods and one hummingbird species—is higher than any of the sites studied by Humphrey in Baja California. This disjunct population apparently does not exhibit ecological interactions characteristic of a marginal population supporting the hypothesis of a broader continental distribution of boojum in the past. Its pollinator guild is clearly dominated by polylectic bees, generalists that depend on asynchronous flowering of other plant species offering nectar and pollen resources in this hyperarid landscape. It appears that the stability of this pollinator guild is limited by the large climatic variation between years in the Sierra Bacha, and its effect on the production of floral resources year by year. Although the flowers do not conform to the ornithophilous floral syndrome of other members of the genus, “trap-lining” by hummingbirds—repeated visits of widely-spaced flowering trees—was observed in this population.

Key words: bees, biodiversity, biogeography, boojum, Central Gulf Coast, hummingbirds, island ecology, pollination ecology, Mexico, Sierra Bacha, Sonora.

De acuerdo con la literatura sobre el efecto del aislamiento en la diversidad de polinizadores (Linhart y Feinsinger, 1980; Feinsinger, Wolfe y Swarm, 1982), la diversidad y estabilidad de los polinizadores de una planta en particular debe de ser menor en las islas o poblaciones marginales y mayor en los continentes o poblaciones centrales.

Por su particular distribución geográfica, el cirio [*Fouquieria columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curran], una planta protegida por CITES y endémica del Desierto Sonorense, ofrece una oportunidad para explorar los efectos del aislamiento geográfico y su efecto en la riqueza y estabilidad de la relación polinizador-planta en una de las regiones con mayor diversidad de especies de abejas del mundo (Michener, 1979).

El cirio se encuentra en muy diversos hábitats del desierto y presenta fenómenos de aislamiento poblacional causados por las barreras geográficas que impone el Golfo de California y algunas sierras muy elevadas. Presenta una amplia distribución en la región central de Baja California, que va desde ambientes sujetos a fuerte influencia marítima y lluvias invernales en la costa del Pacífico, hasta áreas en la costa central del Golfo muy cálidas y con lluvias en verano (Humphrey, 1974; Turner *et al.*, 1995). Las poblaciones de la península de Baja California representan la distribución central de la especie. Existen además dos áreas con pequeñas poblaciones marginales y aisladas de cirio. Una población en la isla Angel de la Guarda, una verdadera isla separada de la península por el Canal de Ballenas (Moran, 1983), y la otra en Sierra Bacha, una isla virtual al sur de Puerto Libertad, Sonora, ampliamente separada de cualquier otra población por el Golfo de California (Turner *et al.*, 1995). Mientras que las poblaciones peninsulares cubren cientos de miles de hectáreas, las otras dos poblaciones son puntuales y de distribución restringida a sólo cientos de hectáreas (figura 1).

Se cree que la distribución actual del cirio se ha reducido por cambios climatológicos ocurridos durante el reciente, por lo que la presente distribución parece ser un relicto del Holoceno Temprano (no más de 11 000 años). En esta época, aparentemente los cirios eran más abundantes en la porción continental de su distribución (Van Devender *et al.*, 1993; Van Devender y Hall, 1993).

En la península de Baja California se han registrado numerosos visitantes de sus flores, algunos de ellos con distribuciones restringidas a la misma península. Para la población de la isla Angel de la Guarda no existe información demográfica ni de biología floral, pero probablemente está verdaderamente aislada de una porción de los polinizadores que visitan las poblaciones centrales en la península de Baja

California, tanto en distancia (más de 50 km de la población más cercana, de los cuales más de 10 km son de mar abierto), como en elevación (casi 1 000 m). A diferencia de la anterior, la población costera de Sierra Bacha en Sonora, aunque casi absolutamente aislada de los polinizadores peninsulares, está expuesta a la rica entomofauna de la porción verdaderamente continental del Desierto Sonorense. No es aún claro si la población de Sierra Bacha, una población marginal pero con todos los polinizadores potenciales presentes en el continente, tiene interacciones como las que ocurren en una isla real. Una de las hipótesis supone que los poblaciones aisladas tienen menor diversidad y estabilidad en sus visitantes florales, además de que su gremio de polinizadores debe incluir un porcentaje mayor de generalistas. La distribución actual del cirio permite explorar aspectos de la relación planta-polinizador y la biogeografía relacionados con 1] las tendencias hacia la generalización o especialización de su gremio de polinizadores, 2] la distribución geográfica de esta especie en el pasado, y 3] la dificultad de conceptualizar poblaciones marginales que en este caso son continentales, y poblaciones centrales en un ambiente peninsular.

El estudio de los polinizadores de cirios realizado por Humphrey y Werner (1969) y revisado posteriormente por Humphrey (1974) puede usarse para comparar las poblaciones del rango central con las poblaciones aisladas. No incluye datos para isla Angel de la Guarda y tampoco permite un análisis de todos los datos colectados en Baja California sitio por sitio. Por ejemplo, no podemos interpretar si cada sitio recibió el mismo esfuerzo en la captura o monitoreo de los visitantes florales. Sin embargo, ofrece datos de visitantes florales para diversas localidades en el ámbito de distribución y en diferentes años.

Para establecer una base de datos más concreta, realizamos un estudio de los visitantes florales de los cirios en Sierra Bacha en el verano de 1997 para comparar con los resultados de los estudios de Humphrey (1974) y de Humphrey y Werner (1969). Los objetivos incluyeron: 1] determinar los visitantes florales a principios, mediados y finales de la floración, 2] establecer la conducta, tiempo de permanencia en la inflorescencia y movilidad entre plantas de los visitantes florales, y 3] comparar los datos obtenidos con estudios previos para interpretar las diferencias entre años y sitios en términos de riqueza de especies, estabilidad temporal y biogeografía.

Materiales y métodos

Sitio de estudio. El estudio se llevó a cabo en julio, agosto y septiembre de 1997 en el área prioritaria para pro-

tección y conservación de Sierra Bacha (Benítez y Loa, 1996; Búrquez y Martínez-Yrizar, 1997). Esta sierra, situada en la planicie costera noroccidental de Sonora y compuesta principalmente de granitos Terciarios, presenta elevaciones que van desde el nivel del mar hasta 400 m y cubre una extensión de 28 000 ha. El sitio de estudio se localiza en un angosto cañón granítico aproximadamente a 500 m del mar (29° 50' N; 112° 45' W). Una descripción e ilustración del sitio —típico ambiente de desierto hiperárido— y del cambio temporal que ha sufrido en este siglo se presenta en Hastings y Turner (1965).

La Sierra Bacha presenta un clima extremo y seco con temperaturas entre 11.3 y 57.1° C y una precipitación anual muy variable que va de 38 mm a 167 mm (Humphrey, 1974, 1975; Warren, 1979). La vegetación es típica de la subdivisión del Desierto Sonorense denominada Costa Central del Golfo (Shreve, 1951; Búrquez *et al.*, 1999). Presenta numerosos elementos paqui- y sarcocaulas entre los que se distinguen además del cirio, al ocotillo (*Fouquieria splendens*), torote (*Bursera microphylla*), torote prieto (*B. hindsiana*), sagüeso o cardón (*Pachycereus pringlei*), saguaro (*Carnegiea gigantea*), matacora (*Jatropha cuneata*) y sangrengado (*J. cinerea*). Otras especies muy abundantes son la hediondilla (*Larrea divaricata*), el palofierro (*Olneya tesota*) y la rama blanca (*Encelia farinosa*).

Observación de los visitantes florales. Ya que los cirios presentan estaturas muy altas, en el presente estudio se observaron 12 plantas relativamente bajas situadas en pendientes donde era posible coleccionar los insectos con redes de malla con mangos de 2 a 4 m de largo.

Las observaciones se realizaron al principio de la floración; del 29 de junio al 2 julio de 1997, a mediados; del 12 al 14 de julio de 1997; y a fines de la floración del 18 al 20 agosto de 1997. Las observaciones se concentraron en el periodo diurno desde las 6 hasta las 19 horas, hora local. También se realizaron observaciones nocturnas en cada una de las salidas. Al principio de cada hora de observación, se registró durante veinte minutos la identidad, la conducta, y el tiempo de llegada y de salida de cada visitante. Durante este periodo, no se coleccionaron los insectos visitantes sino hasta después de un intervalo de diez minutos. Diez minutos antes de la iniciación del siguiente periodo de observación se detuvo la colecta para disminuir la interferencia durante la siguiente hora. Además de la colecta de insectos, se anotaron las visitas por aves y mariposas los cuales se identificaron pero no se coleccionaron.

Análisis de la riqueza y estabilidad. Los datos obtenidos durante el verano de 1997 permitieron la compara-

ción con la información reportada por Humphrey y Werner (1969) y por Humphrey (1974). Para establecer una comparación uniforme de la riqueza de especies por sitio y su estabilidad en el tiempo, nos enfocamos al análisis de los datos identificados por localidad y temporada. La evaluación de la riqueza comprendió un inventario de las especies observadas y una comparación entre sitios y temporadas utilizando el índice Jaccard (Baroni-Urbani y Buser, 1976). Los visitantes florales se segregaron con base en su especialización en oligo y poliléticos.

Resultados

Biología floral y actividad de los visitantes en las flores. Ya que cada inflorescencia tiene entre 150 a 300 pequeñas flores, no fue fácil observar la actividad de los visitantes en cada flor. La mayoría de las abejas caminan entre las flores dentro de cada inflorescencia paniculada, a veces permaneciendo más de 20 minutos en la misma rama lateral. Se anotó el tiempo de llegada

Figura 1. Mapa de distribución de *Fouquieria columnaris* que muestra el amplio ámbito de distribución peninsular y las pequeñas poblaciones de Isla Ángel de la Guarda y Sierra Bacha, Sonora. Modificado de los mapas de Humphrey (1974) y Turner *et al.* (1995).

Tabla 1. Número total de visitas florales por especie registrados en una población de *Fouquieria columnaris* en Sierra Bacha, Sonora en tres épocas de observación al inicio (29 junio-2 julio 1997), mediados (12-14 julio 1997) y fines (18-20 agosto 1997) de la floración.

Orden/Familia	Nombre científico	Inicio	Med.	Final
Aves				
Trochilidae	<i>Calypte costae</i>	>10	>10	>10
Araneae				
	no identificado	1	-	-
Coleoptera				
Anobiidae	no identificado	1	-	-
Buprestidae	<i>Achmaeodera</i> sp.	1	-	1
Cerambycidae	<i>Stenaspis solitaria</i> (Say)	-	1	-
Cleridae	<i>Cymatodera</i> sp.	1	-	-
Melyridae	<i>Attalus tucsonensis</i> Marshall	-	6	-
Diptera				
Asilidae	<i>Efferia</i> sp.	1	-	-
	<i>Mallaphorina</i> sp.	1	-	1
Bombyliidae	<i>Phthiria</i> sp.	1	1	6
Otitidae	<i>Chaetopsis</i> sp.	-	-	1
Tachynidae	no identificado	2	1	-
Stratiomyidae	<i>Zebrachia magnicornis</i> Cresson	-	3	-
Syrphidae	<i>Allograpta</i> sp.	-	1	-
	<i>Volucella fornax</i> Townsend	-	1	3
Hemiptera				
Reduviidae	<i>Zelus renardii</i> Kolenati	-	-	1
Hymenoptera (Apoidea)				
Anthophoridae	<i>Centris rhodopus</i> Cockerell	6	-	-
	<i>Ceratina apacheorum</i> Daly	12	29	-
	<i>Ceratina</i> sp.	1	-	-
	<i>Melissodes</i> sp.	1	-	-
	<i>Xylocopa californica</i> Cresson	1	-	-
	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus	14	2	5
Apidae	<i>Bombus sonorus</i> Say	1	-	-
Halictidae	<i>Augochlorella</i> sp.	-	-	1
	<i>Dialictus</i> sp.	-	-	1
	<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 1	1	1	-
	<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp. 2	1	4	-
	Halictidae no identificado	-	-	1
	<i>Ashmeadiella cactorum</i> Cockerell	15	1	2
Megachilidae	<i>Ashmeadiella meliloti</i> Cockerell	1	-	-
	<i>Dianthidium pudicum</i> Cresson	1	-	-
	<i>Megachile (Chelostemoides)</i>			
	<i>prosopidis</i> Cockerell	1	1	-
	<i>Megachile (Chelostemoides)</i>			
	<i>lobatifrons</i> Cockerell	26	17	-
	<i>Megachile mendica</i> Cresson	-	1	-
	<i>Megachile pseudofrugalis</i> Mitchell	-	1	-
Oxeidae	Megachilidae no identificado	-	-	1
	<i>Protoxea gloriosa</i> Fox	-	-	2
Hymenoptera (otras superfamilias)				
Braconidae	<i>Ptesimogaster parkeri</i> Marsh	1	-	-

Orden/Familia	Nombre científico	Inicio	Med.	Final
Eurytomidae	no identificado	-	1	-
	<i>Eurytoma</i> sp.	-	2	-
Formicidae	<i>Myrmecocystus</i> sp.	3	3	-
Nysonidae	<i>Steniola duplicata</i> Provancher	-	-	2
Pompilidae	<i>Agenioideus (Gymnochaeres)</i>			
	<i>birkmanni</i> (Banks)	-	1	-
	<i>Pepsis chrysothemis</i> Lucas	-	1	-
Lepidoptera				
Galechiidae	no identificado	1	-	-
Hesperiidae	<i>Erynnis funeralis</i> (Scudder & Burgess)	-	2	2
Neuroptera				
Chrysopidae	No identificado	-	-	1
Total de especies		26	23	17
Total de observaciones		106	91	41

y salida de cada visitante, pero en la mayoría de casos no fue posible contar el número de flores visitadas en cada viaje. El principal atrayente parecen ser las pequeñas cantidades de néctar que en promedio son menores que 0.2 µl. La escasa cantidad impidió una evaluación más precisa. En algunos casos se observaron abejas abriendo flores cerradas para obtener néctar.

Colectivamente, las flores son muy aromáticas y ofrecen recursos suficientes para atraer muchos visitantes tanto durante el día como en la noche. El diseño de la flor, es más abierto y con un tubo más corto que las flores en la mayoría de las demás especies del género, muchas de ellas polinizadas por colibríes (Waser, 1979; Henrickson, 1972). El color de los pétalos —un amarillo azufrado— es otro indicador de que los cirios pueden ser polinizados por visitantes generalistas que pueden llegar a cualquier hora del día y efectuar la polinización con igual eficacia.

Siempre se observaron algunos visitantes florales a todas horas y condiciones. Desde la primera visita que hicimos a finales de junio y hasta la última en septiembre, se detectaron flores abiertas y actividad de polinizadores. Los visitantes estuvieron presentes a lo largo de día y la noche. Sin embargo, la actividad de todos los grupos observados se concentró principalmente en las mañanas y las tardes. Los períodos de menor actividad se encontraron durante la noche y entre las 10 y las 16 horas.

Visitantes florales y polinización en Sierra Bacha. Las observaciones realizadas durante 1997 en la población de cirios de Sierra Bacha mostraron un total de 44 especies de visitantes florales. Esta muestra incluye una

especie de colibrí, 21 de abejas del grupo Apoidea, 7 himenópteros de otras superfamilias, 8 dípteros, 5 coleópteros, 2 lepidópteros, 1 hemíptero y un arácnido (tabla 1). La mayoría de las visitas a las flores fueron realizadas por abejas nativas (Apoidea) las cuales comprenden el 45% de las especies visitantes registradas. Las principales abejas son *Megachile lobatiformis*, *Ceratina apacheorum* y *Ashmeadiella cactorum*. Asimismo, el colibrí *Calypte costae* presentó una elevada tasa de visitas en todas las fechas de colecta. La abeja doméstica (*Apis mellifera*) fue también muy importante, en especial al inicio de la floración.

Comparación temporal de la riqueza de visitantes en Sierra Bacha. Existen diferencias claras en la composición y número de individuos de cada especie en las observaciones de visitantes al inicio, mediados y final de la floración. La mayoría de las especies visitantes se concentró al inicio de la floración y disminuyó con el tiempo. Inicialmente se registraron 26 especies y 106 visitas totales (considerando la visita de los colibríes como una constante de 10 visitas, aunque en algunos casos fueron muchas más), a mediados 23 especies y 91 visitas, y para finales de la floración sólo se observaron 17 especies, las cuales realizaron 41 visitas (tabla 1).

Las abejas de la superfamilia Apoidea fueron los visitantes más abundantes. En total se registraron 21 especies de abejas en la población de Sierra Bacha. Al principio de la floración se identificaron 14 especies de Apoidea (54% del total de visitantes para esa fecha) que representaron un 77% de las visitas totales. Este patrón se mantuvo con una disminución gradual en las otras dos colectas. A mediados de la

Tabla 2. Abejas visitantes de las flores de *Fouquieria columnaris*. Las categorías I, M y F se refieren a la presencia de visitantes al inicio, mediados y fines de la época de floración en este estudio. Humphrey 1974 indica los datos reportados por Humphrey (1974) en el Apéndice B. En la columna 1974 se indica si la observación fué en la península de Baja California (B) o en Sonora (S). H&W indican la referencia a este visitante en las localidades descritas por Humphrey y Warner (1969), A=Las Arrastras, Ag=Aguajito Grande, P=Punta Prieta, R=El Rosario, Ro=Rosalillito, S=Sierra Bacha, Sonora, V=La Virgen. Tipo indica las preferencias florales de los visitantes, ?=desconocido, P=poliléticas, O=oligoléticas. Región indica la presencia en Baja California (B), Sierra Bacha (S) o ambas regiones (BS) para todas las muestras. Cuando se reportan géneros, existe la posibilidad de duplicación de especies en una sola región=*, o en ambas regiones=**, ver texto.

Familia/Especie	Este estudio			Humphrey 1974					H&W		Tipo	Región
	I	M	F	1967	1968	1969	1970	1974	1969			
Andrenidae												
<i>Perdita michelbacheri</i> Timberlake						X		B	RRo	?		B
Anthophoridae												
<i>Anthophora c. californica</i> Cresson						X		B		?		B
<i>Centris rhodopus</i> Cockerell	X						X	S		P		S
<i>Ceratina apacheorum</i> Daly	X	X								P		S
<i>Ceratina</i> sp.	X						X	S	S	-		S
<i>Melissodes tassellata</i> LaBerge						X		B	RRoAV	P		B
<i>Melissodes</i> spp.	X									-		S
<i>Idiomelissodes duplocincta</i> Cockerell										V	O	B
<i>Tripeolus verbesinae</i> Cockerell					X			B		?		B
<i>Tripeolus</i> spp.								V		-		B*
<i>Xylocopa californica</i> Cresson	X			?	X	X		BS	S	P		BS
<i>Xylocopa</i> spp.								A	P	-		B**
Apidae												
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X	X	BS	RAgVPS	P		BS
<i>Bombus sonorus</i> Say	X									P		S
Halictidae												
<i>Agapostemon texanus</i> Cresson						X		B		?		B
<i>Augochlorella</i> sp.			X						AgP	-		BS
<i>Dialictus</i> sp.			X	X		X		BS		-		BS
<i>Lasioglossum</i> sp. 1	X	X								-		S
<i>Lasioglossum</i> sp. 2	X	X								-		S
<i>Lasioglossum</i> spp.									SCA	-		B**
no identificado			X							-		S
Megachilidae												
<i>Ashmeadiella cactorum</i> Cockerell	X	X	X							P		S
<i>Ashmeadiella meliloti</i> Cockerell	X									P		S
<i>Ashmeadiella</i> sp.							X	S		-		S*
<i>Chalicodoma (Chelostomoides) browni</i> Mitchell						X		B	Ro	?		B
<i>Chalicodoma (Chelostomoides) ignacensis</i> Mitchell							X	S	CAP	?		BS
<i>Chalicodoma (Chelostomoides) occidentalis</i> Fox							X	S		?		S
<i>Dianthidium pudicum</i> Cresson	X									P		S
<i>Lithurgus (Lithurgopsis) echinocacti</i> Cockerell						X		B	Ro	O		B
<i>Megachile (Chelostemoides) prosopidis</i> Cockerell	X	X								?		S
<i>Megachile (Chelostemoides) lobatifrons</i> Cockerell	X	X				X	X	BS	AVS	P		BS
<i>Megachile (Litomegachile) lippiae</i> Cockerell						X	X	BS		P		BS

Familia/Especie	Este estudio			Humphrey 1974					H&W		Tipo	Región
	I	M	F	1967	1968	1969	1970	1974	1969			
<i>Megachile (Litomegachile) texana</i> Cockerell							X	S			P	S
<i>Megachile mendica</i> Cresson		X									P	S
<i>Megachile pseudothralis</i> Mitchell		X									P	S
<i>Megachile (Pseudocentron) sidalceae</i> Cockerell							X	S	RV		?	BS
<i>Stelis</i> sp.						X		S			-	S
Megachilidae no identificado			X								-	S
Oxeidae												
<i>Protoxea gloriosa</i> Fox			X								P	S

floración las abejas representaron el 40% de la fauna visitante, con una incidencia de visitas del 63%, mientras que al final de la floración, aunque también fueron muy abundantes (41% de las especies), sólo realizaron un 32% de las visitas totales (tabla 1).

Comparación de la riqueza de abejas entre sitios. En todos los sitios y en todos los años, las abejas fueron los visitantes más abundantes y probablemente son los polinizadores de cirios que, junto con los colibríes, polinizan la mayoría de las flores. En total se encontraron 39 especies de abejas que visitan las flores de los cirios en su rango de distribución. De estas, 26 están identificadas al nivel de especie que en términos de especialización representan 14 especies de abejas poliléticas o generalistas, 2 oligoléticas que solamente ocurren en Baja California, y 10 con preferencias florales no determinadas (tabla 2). La única especie que ocurre consistentemente en todos los sitios y en todos los años de observación es la abeja doméstica (*Apis mellifera*; tabla 2).

La mayor riqueza de abejas asociadas con los cirios ocurre en la Sierra Bacha de Sonora. En esta localidad se han registrado 28 especies, mientras que para todas las localidades de Baja California sólo han sido registradas 19 especies (figura 2).

Usando el índice de similaridad de Jaccard (JI), los registros de Sierra Bacha tienen solamente un 21% de similaridad con todas las colectas históricas de Baja California (de los datos en tabla 2 y figura 2). Esta es una estimación liberal pues considera todos los registros, incluyendo las especies identificadas sólo a nivel de género. Al eliminar las especies que posiblemente se repiten por estar reportadas a nivel genérico, se obtiene una estimación conservadora con una riqueza total de 35 especies de las cuales 18 están presentes en Sierra Bacha, 11 en Baja California y 8 son comunes a ambas regiones, por lo que la similitud es del 26%.

Comparación de la riqueza de abejas en el tiempo. Aunque la diversidad de especies visitantes disminuye conforme avanza la época de floración en un año determinado, existe continuidad temporal en la ocurrencia de especies de abejas; después de 30 años, las cinco especies de abejas que Humphrey y Werner (1969) encontraron en Sonora fueron colectadas en el mismo sitio por nosotros (tabla 2). Sin embargo, de las 28 especies de abejas que han sido registradas visitando los cirios en Sierra Bacha a través de los años, solamente 11 han sido colectadas en más de un año de los cinco años de colecta (tabla 2).

En Sierra Bacha, la composición de especies de abejas presentes en cada intervalo de floración fue diferente. Para mediados de la floración, de las 14 especies presentes al inicio, se perdieron siete especies e ingresaron dos especies del género *Megachile* que no estaban presentes al inicio, mientras que al final de la floración solamente se detectaron dos especies de las originalmente presentes al inicio, por lo que las cuatro restantes resultaron especies que visitan las flores más tardías (tabla 2). De las 20 especies registradas por Humphrey (1974) sólo 15 fueron observadas un sólo año, tres se observaron al menos en dos años y sólo dos fueron encontradas en tres o más años. Cuando comparamos nuestros datos de las tres temporadas en 1997, se observa que 14 de las 21 especies fueron vistas solamente en una fecha en el mismo verano, 5 durante dos intervalos, y solamente dos especies durante los tres intervalos de observación (tabla 2).

Discusión

Biología floral y actividad de los polinizadores. Las inflorescencias del cirio están situadas muy alto, entre 4 y 23 metros de altura. La posición elevada de las flores en plantas del desierto se ha considerado una adaptación asociada a la atracción de polinizadores

grandes, principalmente murciélagos (Schaffer y Schaffer, 1977). Sin embargo, a pesar de que el cirio es la suculenta más alta del desierto, no presenta adaptaciones florales para la atracción de murciélagos. La posición elevada de las flores está probablemente más relacionada con otras características ecológicas como la dispersión de semillas, que en el caso de todas las fouquieriáceas es por viento y probablemente se incrementa con la altura a la que estas se liberan. Esta disposición de las flores hace difícil tanto la observación de los polinizadores como la experimentación. Según Humphrey y Werner (1969: 243), "La elevada estatura de muchas de las plantas hace a la inflorescencia muy conspicua, pero hace también difícil la identificación de los insectos que visitan sus flores".

La flor del cirio es la única que presenta estilos poco exsertos, pues son muy reducidos y quedan incluidos dentro de la corola (Hendrickson, 1972), una indi-

cación de características derivadas y tendencias a la autogamia. En plantas aisladas bajo cultivo, Hendrickson (1972) observó la producción de semillas fértiles sin ayuda de la polinización cruzada, por lo que el sistema reproductivo permite la autopolinización al menos en algunas poblaciones. Sin embargo, nuestras observaciones indican que la mayoría de los frutos son resultado de la polinización cruzada ya que a diferencia de la polinización en condiciones controladas reportada por Hendrickson (1972), las inflorescencias aisladas de los polinizadores con bolsas de malla muy fina no produjeron semillas (G. P. Nabhan *et al.*, datos no publicados).

Riqueza de abejas entre sitios. En esta región costera, muchas de las abejas nativas —al igual que las abejas domésticas africanizadas— son oportunistas poliléciticas que obtienen néctar y polen en plantas que flo-

Figura 2. Número de especies de abejas visitantes de *Fouquieria columnaris* observadas en diferentes tiempos dentro de una misma estación de floración en Sierra Bacha (este estudio), en diferentes localidades (Humphrey y Werner 1969) y en diferentes años independientemente de la localidad (Humphrey 1974). Las dos últimas columnas indican el total de especies observadas, indistintamente de la localidad o el tiempo, para Baja California y Sonora. En el recuadro se indican las especies exclusivas de Baja California, de Sonora o presentes en ambas regiones.

recen durante el verano y que presentan corolas abiertas sin mecanismos especiales para la polinización. Sin embargo, muchas de estas especies están muy especializadas en la utilización temporal de parches ricos en recursos cuando las condiciones ambientales son adecuadas, ajustando su emergencia con la aparición de los recursos florales (Danforth, 1999). La flor del cirio se ajusta bien al patrón floral generalista, por lo que la mayoría de las abejas pueden obtener néctar fácilmente y efectuar el transporte de polen.

Nuestras observaciones del comportamiento de los visitantes indican que sólo las abejas presentan características adecuadas de movimiento entre flores e inflorescencias para efectuar la polinización. De igual manera, sólo algunas abejas nativas y los colibríes presentan números de visita suficientemente altos para tener algún impacto en el sistema reproductivo de esta población. El resto de los organismos que visitan las flores no mostraron polen sobre el cuerpo, no presentan adaptaciones para el transporte de polen, son depredadores o son tan escasos que no tienen ningún impacto en la producción de frutos y semillas. Los coleópteros no pertenecen a familias que tengan especies reconocidas como polinizadores (Proctor *et al.*, 1996). Esta misma situación se aplica a los himenópteros de otras superfamilias que son en general depredadores. Los lepidópteros y los dípteros de las familias Syrphidae y Bombylidae, en algunos casos importantes como polinizadores de otras plantas, son muy escasos y realizan pocos vuelos entre individuos. El único hemíptero es un redúvido parásito y las demás especies de dípteros y neurópteros representan ocurrencias incidentales que aparentemente no están relacionadas con eventos de polinización.

Una de las especies que más fuerte impacto tiene, tanto en términos numéricos como de distribución espacial y temporal es *Apis mellifera*. No se sabe si su comportamiento favorece el flujo de polen entre plantas, aunque probablemente efectúa polinización cruzada eficientemente. Sin embargo, es una especie relativamente reciente en el gremio de polinizadores y seguramente utiliza los recursos florales que anteriormente estaban disponibles para las abejas nativas y colibríes. Aunque su impacto en las poblaciones nativas no se puede medir pues no existen datos de sitios sin la presencia de *Apis*, es probable que su introducción haya alterado las relaciones numéricas de los polinizadores nativos (Roubik, 1987, 1989; Buchmann y Nabhan, 1996; Osorio-Berenstein *et al.*, 1997).

El colibrí Costa (*Calypte costae*) sigue un patrón de "trap-lining" visitando repetidas veces varias inflorescencias en sucesión. Esta conducta fue descrita por Janzen (1974) para colibríes de selvas bajas caduci-

folias en América Central, pero hasta ahora no se han publicado observaciones de esta estrategia en zonas desérticas. Es probable que para sobrevivir el calor y la sequía del verano, los colibríes residentes obtengan las pequeñas cantidades de néctar que los cirios ofrecen para complementar su presupuesto hídrico y energético. También parecen visitar las inflorescencias para consumir insectos.

Comparaciones de riqueza entre sitios. Al conjuntar los datos de Humphrey y Werner (1969), de Humphrey (1974) y los del presente estudio, se percibe una notable diferencia entre la riqueza de abejas observada en Sierra Bacha (28 especies) y la de todas las localidades de Baja California (19 especies). Esta diferencia puede ser un artefacto del mayor esfuerzo de colecta e identificación en nuestro estudio. Un control independiente se obtiene considerando sólo los datos reportados por Humphrey (1974) para diversas localidades de Baja California y para la Sierra Bacha. En este caso, la riqueza de abejas en Sierra Bacha es de 13 especies, una especie más que las de todos los sitios de Baja California tomados colectivamente (figura 2). Si la diversidad fuese mayor en Baja California y todos los sitios recibieron un igual esfuerzo de colecta, los polinizadores de Baja California estarían mucho mejor representados que los de Sierra Bacha.

Los valores de riqueza de especies para Sierra Bacha son siempre mayores que para cualquier otro sitio o fecha de colecta. El número de especies de abejas colectado solamente al inicio de la floración en Sierra Bacha excede al de cualquier otro de los siete sitios muestreados por Humphrey y Werner (1969) y al de cualquiera de los cuatro años de muestreo en diferentes localidades de Baja California por Humphrey (1974; figura 2). En Sierra Bacha registramos 21 especies de abejas, de las cuales 14 no fueron registradas por Humphrey en el mismo sitio. Sin embargo, Humphrey (1974) lista cinco especies que no registramos de nuevo en esta misma localidad.

Similitud entre sitios. La baja similitud entre la población continental y las poblaciones peninsulares (21-26%) indica que los gremios de abejas visitantes del cirio son muy diferentes en Baja California y en Sierra Bacha. Sin embargo, no existe un patrón geográfico definido en la distribución de abejas visitantes del cirio pues las similitudes entre sitios en Baja California son también muy bajas, aún en sitios cercanos entre sí (tabla 2).

Las dos abejas identificadas como oligoléticas ocurren en Baja California, mientras que para Sierra Bacha todos las abejas registradas son poliléticas.

Aunque sugieren especialización en el uso de los recursos florales, la presencia de abejas oligolécticas en Baja California no es concluyente respecto a la especialización en la interacción planta-polinizador pues comprenden una pequeña fracción del total de especies y ocurren con muy baja frecuencia, cada una en una sola localidad (tabla 2). Las flores del cirio no solamente atraen polinizadores generalistas, sino que el gremio de polinizadores está dominado por unas cuantas especies. En Sierra Bacha está dominado por 4 especies de abeja y un colibrí. Este mismo fenómeno ocurre en Baja California donde en cada sitio de colecta aparentemente existen una o dos especies dominantes diferentes de las de otros sitios de acuerdo a las colectas de Humphrey y Werner (1969).

El paisaje planta-polinizador en Sierra Bacha, Sonora. La elevada riqueza de especies de visitantes florales en la población aislada de Sierra Bacha indica que no existen limitantes de polinización en las poblaciones marginales del cirio. También apoya la hipótesis de que los cirios presentaban una distribución continental más amplia en el pasado como han sugerido Van Devender *et al.*, (1993) y Van Devender y Hall (1993). La suposición de una distribución más amplia en el pasado se ve apoyada también por la reciente filogenia molecular propuesta por Scultheis y Baldwin (1999) que indica la posible derivación anfiploide de *Fouquieria columnaris* a partir de una de las dos especies del sugénero *Bronnia* que actualmente sólo ocurren en Hidalgo y Puebla. Sin embargo, la presencia de especies oligolécticas visitantes del cirio en Baja California quizá apunta a una incipiente diferenciación, tanto de algunos polinizadores, como de las poblaciones de cirio. Las mayores diferencias en riqueza de visitantes florales entre años y entre sitios se pueden atribuir más a la variación temporal del medio ambiente físico que a otros factores como la extinción local o la recolonización. Los cambios en riqueza de un año a otro probablemente reflejan la gran variabilidad en el clima de Sierra Bacha —semejante al clima de la Sierra El Pinacate, según Ezcurra y Rodríguez (1986)— su efecto en la disponibilidad de recursos florales y consecuentemente en la variación en la densidad de abejas por temporada. La isla Angel de la Guarda, con su pequeña e inaccesible población disyunta en las partes altas de la sierra representa un elemento muy importante para elucidar las relaciones entre la riqueza y estabilidad de los visitantes florales que no se contempla en este trabajo. Es probable que las poblaciones de cirio en esta isla presenten menor diversidad de visitantes florales y que estos sean generalistas.

La polinización de *F. columnaris* por abejas poliléticas generalistas concuerda con el origen hipotético de este taxón hexaploide, tanto por su derivación anfiploide de alguna especie del subgénero *Bronnia*, como por la aloploidia con algún un taxón ahora extinto (Schultheis y Baldwin, 1999).

La interacción entre la variabilidad climática y el aislamiento, junto con la estructura de la vegetación, la fenología floral a nivel comunitario y la diversidad y abundancia de polinizadores conforman un paisaje planta-polinizador que afecta directamente tanto la composición del gremio de polinizadores, como los eventos de floración (Bronstein, 1995; Minckley *et al.*, 1999). La gran variabilidad climática en la región ha provocado la evolución de diversas estrategias de floración en las plantas de la región. Los polinizadores en estas áreas son generalmente abejas solitarias de corta vida que persisten en diapausa los periodos en los que no hay recursos florales disponibles, por lo que muestran especialización temporal en el uso de los recursos de manera muy similar a la de las plantas anuales (Danforth, 1999). No sólo son especialistas temporales en el uso de los recursos, sino que presentan especialización en ciertos recursos florales muy específicos (Minckley *et al.* 1994; Minckley, 1999; Minckley, en prensa). Parte de la fauna polinizadora de los cirios cae en estas categorías, ya sea porque ajusta su emergencia a los periodos de abundancia floral, o porque presenta requerimientos florales específicos que sólo unas cuantas especies de plantas pueden satisfacer.

En algunos casos de especialización de los polinizadores —polinizadores oligolécticos— es común encontrar fenómenos de floración asincrónica, los cuales ocurren en muchas especies de zonas áridas (Bronstein, 1995). En la región de Sierra Bacha, solamente tres especies de plantas florecen al mismo tiempo que los cirios: *Fouquieria splendens*, *Bursera microphylla* y *Larrea divaricata*. Estas plantas atraen polinizadores muy específicos que pueden compartir con el cirio, colibrís en el caso de *F. splendens*, y abejas poli y oligolécticas en el caso de *Larrea* y *Bursera*. Sin embargo, estas tres especies también florecen durante otras temporadas permitiendo la permanencia de algunos visitantes florales. La mayoría de las otras plantas simpátricas —*Pachycereus pringlei*, *Carnegiea gigantea*, *Olneya tesota*, *Encelia farinosa* y *Jatropha cuneata*— tienen temporadas breves de floración, pero atraen muchos polinizadores generalistas que juegan un papel importante en la polinización de otras especies subordinadas del desierto.

Agradecimientos

Agradecemos a Iván Flores, ANGADI, A.C., Gobierno del Estado de Sonora e IMADES las facilidades para realizar el presente estudio. S. Hopp, R. Mehta, T. Fitzmorris, R. Bellsey, M. Clauss, A. Holdsworth, R. G. Nourne, L. Monti, D. Lennette y E. Lennette colaboraron en el trabajo de campo. R. Snelling y C. Olson proporcionaron apoyo en la identificación de los artrópodos. L. Escalanti, A. Muñoz, T. R. Van Devender, A. L. Reina y A. Martínez-Yrizar revisaron versiones previas del manuscrito. Este trabajo recibió apoyo de las fundaciones de W. Alton Jones, Wallace Global, Wallace Genetic, Agnese Haury, C.S. Fund y PAPIIT-UNAM IN212894.

Literatura Citada

- Baroni-Urbani C. y Buser M. W. 1976. Similarity of binary data. *Systematic Zoology* **25**:251-259.
- Benítez H. y Loa E. 1996. Regiones prioritarias para la conservación en México. *Biodiversitas* **2**:7-10.
- Buchmann S. L. y Nabhan G. P. 1996. *The Forgotten Pollinators*. Island Press. Washington D.C. 320 pp.
- Búrquez A. y Martínez-Yrizar A. 1997. Conservation and landscape transformation in Sonora, México. *Journal of the Southwest* **39**:371-398.
- Búrquez A., Martínez-Yrizar A., Felger R.S. y Yetman D. 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert. In: Robichaux R. H. Ed. *Ecology of Sonoran Desert Plants and Plant Communities*, pp. 37-67. University of Arizona Press, Tucson.
- Bronstein J. L. 1995. The plant/pollinator landscape. In: Hansson L., Fahrig L. y Merriam G. Eds. *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*, pp. 256-289. Chapman and Hall, London.
- Danforth B.N. 1999. Emergence dynamics and bet-hedging in a desert bee, *Perdita portalis*. *Proceedings of the Royal Society of London* **266**:1985-1994.
- Ezcurra E. y Rodríguez V. 1986. Rainfall patterns in the Gran Desierto, Sonora, Mexico. *Journal of Arid Environments* **10**:13-28.
- Feinsinger P., Wolfe J. A. y Swann L. A. 1982. Island ecology: reduced hummingbird diversity and pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, West Indies. *Ecology* **43**:494-506.
- Hastings J. R. y Turner R. M. 1965. *The Changing Mile: An ecological study of vegetation change in the lower mile of an arid and sem-arid region*. University of Arizona Press, Tucson. 317 pp.
- Henrickson J. 1972. A taxonomic revision of the Fouquieriaceae. *Aliso* **7**:439-537.
- Humphrey R. R. 1974. *The Boojum and Its Home*. University of Arizona Press. Tucson. 217 pp.
- Humphrey R. R. 1975. Phenology of selected Sonoran Desert plants at Punta Cirio, Sonora, Mexico. *Journal of Arizona Academy of Science* **10**:50-67.
- Humphrey R. R. y Werner F. G. 1969. Some records of bee visitations to the flowers of *Idria columnaris*. *Journal of the Arizona Academy of Sciences* **5**:243-244.
- Janzen D. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* **83**(4):49-56.
- Linhart Y. B. y Feinsinger P. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology* **68**:745-760.
- Michener C. D. 1979. Biogeography of bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **66**:277-347.
- Minckley R. L., Wcislo W. T., Yanega D. A. y Buchmann S. L. 1994. Behavior and phenology of a specialist bee (*Dieunomia*) and sunflower (*Helianthus*) availability. *Ecology* **75**:1406-1419.
- Minckley R. L., Cane J. H., Kervin L. y Roulston T. H. 1999. Spatial predictability and resource specialization of bees (Hymenoptera: Apoidea) at a superabundant, widespread resource. *Biological Journal of the Linnean Society of London* **67**:119-147.
- Minckley R. L. En prensa. Origins and ecological consequences of pollen specialization among desert bees. *Proceedings of the Royal Society of London* 267.
- Moran R. 1983. Vascular plants of the Gulf islands. In: Case, T. J. y Cody M. L. Eds. *Island Biogeography in the Sea of Cortez*, pp. 348-381. University of California. Berkeley.
- Osorio-Beristain M., Dominguez C., Eguiarte L., y Benrey B. (1997). Pollination efficiency of native and invading Africanized bees in the tropical dry forest annual plant, *Kallstroemia grandiflora* Torr ex Gray. *Apidologie* **28**:11-16.
- Proctor M., Yeo P. y Lack A. 1996. *The Natural History of Pollination*. HarperCollins Publishers, London. 479 pp.
- Roubik D. W. 1987. Long-term consequences of the African honey bee invasion: implications for the United States. In: American Farm Bureau. *Proceedings of the Africanized honey bee Symposium*, pp. 46-54. Park Ridge, Ill.
- Roubik D. W. 1989. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge University Press, Cambridge. 514 pp.
- Schaffer W. M. y Schaffer, M. V. 1977. The adaptive significance of variations in reproductive habit in the Agavaceae, pp. 261-276. In: B. Stonehouse y Perrin C. Eds. *Evolutionary Ecology*. McMillan Co., London.
- Schultheis L. M. y Baldwin B. G. 1999. Molecular phylogenetics of Fouquieriaceae: evidence from nuclear rDNA ITS studies. *American Journal of Botany* **86**:578-589.
- Shreve F. 1951. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Carnegie Institution Washington. Publication 591. Washington D.C. 186 pp., 37 pl.
- Turner R. E., Bowers J. E. y Burgess T. L. 1995. *Atlas of Sonoran Desert Plants*. University of Arizona Press. Tucson. 504 pp.
- Van Devender T. R., Burgess T. L., Piper J. C. y Turner R.

- M. 1993. Paleoclimatic implications of Holocene plant remains from the Sierra Bacha, Sonora, Mexico. *Quaternary Research* 41:99-104.
- Van Devender T. R. y Hall W. E. 1993. Fossil arthropods from the Sierra Bacha, Sonora, Mexico. *Ecologica* 3:1-12.
- Warren D. L. 1979. Precipitation and temperature as climatic determinants of the distribution of *Fouquieria columnaris*. Tesis doctoral, Walden University, Canada.