



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Determinación de la relación entre murciélagos  
nectarívoros y plantas quiropterofílicas: un análisis  
morfométrico

Tesis de Maestría

PRESENTA:

BIÓL. XIUMY MICHELLE SÁNCHEZ COLLAZO

DIRECTORA:

DRA. DULCE MARÍA FIGUEROA CASTRO

ASESORAS:

M. EN C. MARÍA CONCEPCIÓN LÓPEZ TÉLLEZ

M. EN C. CIRENE GUTIÉRREZ BLANDO

Noviembre 2022



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Asunto: Voto Aprobatorio

Comité Académico del Posgrado  
PRESENTE

Por medio de la presente se hace constar que se revisó y aprobó la tesis titulada:

**“Determinación de la relación entre murciélagos nectarívoros y plantas quiropterofílicas:  
un análisis morfométrico”**

Que presenta la estudiante **C. Xiumy Michelle Sánchez Collazo** con número de matrícula **220470532**, aspirante al grado de **Maestra en Ciencias Biológicas**, de la Línea de Generación y Aplicación del Conocimiento: **“Ecología y Aprovechamiento de Recursos Bióticos”**, notificamos que la tesis reúne los requisitos y se aprueba para su réplica oral en el examen de grado.

Por lo tanto, emitimos los **VOTOS APROBATORIOS** como miembros del **Comité de Jurado de Examen de Grado** como a continuación se indica:

Tutor Interno: M. en C. Ma. Concepción López Téllez

Tutor Externo: M. en C. Cirene Gutiérrez Blando

Revisor Externo: Dr. Pedro Adrián Aguilar Rodríguez

Agradecemos de antemano la atención que se sirva prestar a lo presente

H. Puebla de Z. a 03 de octubre de 2022



**DECLARATORIA DE TRABAJO ORIGINAL**

**Nombre del Autor:** Xiumy Michelle Sánchez Collazo

**Número de matrícula:** 220470532

**Programa:** Maestría en Ciencias Biológicas de la BUAP

**Título de la Tesis:** “Determinación de la relación entre murciélagos nectarívoros y plantas quiropterofílicas: un análisis morfométrico”

**Lugar:** H. Puebla de Zaragoza

**Fecha:** 10 de Noviembre de 2022

Por medio de la presente **DECLARO QUE:** El documento de tesis presentado para la obtención de grado de Maestra en Ciencias Biológicas es una obra original que ha sido desarrollado íntegramente, que no se han utilizado ideas, formulaciones, citas, ilustraciones diversas u otra información de fuentes en medios escritos o electrónicos, sin mencionar de forma clara y exacta su origen o autor (es).

Además, el documento no infringe los derechos de propiedad intelectual ni otros, de acuerdo con el ordenamiento jurídico vigente.

Del mismo modo, la tesis no es plagio y no ha sido usada para otro trámite de graduación por lo cual asumo frente a la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y ante la instancia que corresponda cualquier responsabilidad que pudiera derivarse de la falta de originalidad del contenido de la tesis terminal presentada en conformidad con el ordenamiento jurídico vigente.

A handwritten signature in blue ink, consisting of several overlapping loops and lines, positioned in the lower-left area of the page.

Biól. Xiumy Michelle Sánchez Collazo

## **Dedicatoria**

*A los dos hombres que me enseñaron que el acto más grande de amor fue la elección  
de ser mis padres.*

*Jesús y Eduardo; Papá Chuy y Tío Lalo  
¡Gracias por todo su apoyo y amor incondicional!*

*A la mujer con el corazón más grande que conozco, por darnos siempre toda tu fuerza,  
tu vida y sobre todo tu amor.*

*Mely, Tía Ma  
¡Gracias por todo!*

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el financiamiento y apoyo con la beca con número de apoyo 772708 que recibí durante la realización de mi maestría y me permitió concluirla satisfactoriamente.

A la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado por el apoyo para la realización y conclusión satisfactoria de este trabajo.

A la Maestría en Ciencias Biológicas de la BUAP por el apoyo y financiamiento brindado para la asistencia a distintos congresos y a lo largo de todo el posgrado.

A mi directora de tesis la Dra. Dulce María Figueroa Castro, gracias por permitirme una vez más trabajar bajo su dirección, gracias por todas las enseñanzas y aprendizajes, así como su esfuerzo, orientación y paciencia a lo largo de todo este trabajo. Gracias por tanto y por compartirme todo su amor por la ecología y el maravilloso mundo de las plantas.

Agradezco a mis tutoras la M. en C. Ma. Concepción López Téllez y la M. en C. Cirene Gutiérrez Blando por brindarme su apoyo, su tiempo y su esfuerzo para sacar delante de la mejor manera el proyecto.

A cada uno de mis profesores a lo largo de los dos años del posgrado, que me ayudaron a prepararme de la mejor manera posible.

Al Dr. Fernando Cervantes y a la Mtra. Julieta Vargas de la Colección Nacional de Mamíferos, IB-UNAM, así como al Dr. Miguel Briones de la Colección Mastozoológica CIIDIR-OAX, por permitir la revisión y toma de fotografías de los ejemplares dentro de las colecciones.

A las autoridades del Jardín Botánico “Helia Bravo-Hollis” dentro de Zapotitlán Salinas, que nos permitieron trabajar dentro del mismo, pero sobre todo al Lic. Efrén Pérez porque sin tu ayuda y dedicación en el campo este trabajo no hubiera podido realizarse.

Al Laboratorio de Interacciones Ecológicas, a cada una de las personas con las cuales compartí dentro del laboratorio, a las que se fueron, a las que están y a las que vienen, gracias por todo lo que he aprendido de ustedes y por estar conmigo en todo momento.

Agradezco también especialmente a Arelee Muñoz y Teresa Reyna que fueron mis compañeras en todo este camino, porque ¡juntas comenzamos y juntas terminamos! Gracias por su amistad y cariño.

Además, agradezco a Nayeli Diyarza y Ana Elisa Moranchel por estar conmigo desde que comenzó este camino, porque fueron mi apoyo y mi paño de lágrimas, porque estuvieron para mí en todo momento, fueron lo mejor que pudo darme el inicio de la pandemia. ¡Gracias por todo!

A Nut Suarez y Alicia Elvira por seguirme acompañando en este camino desde la universidad, espero seguir celebrando y viviendo muchas más experiencias juntas.

A mi equipo N'Salzza porque sin ustedes y sin el baile no hubiera podido con la presión y la realización de este trabajo, porque sin saberlo ustedes fueron la distracción y la motivación que yo necesitaba.

Agradezco a mis amigos y familia que siguen conmigo a pesar de los años, apoyandome, escuchándome y celebrando cada uno de nuestros logros, por recordarme que todo es posible si estamos juntos.

Finalmente, y como más importante, te agradezco a ti mamá por todo lo que has hecho por mí, por siempre creer en mí y en todos mis sueños, por enseñarme que nada es imposible si me lo propongo, porque siempre has estado a mi lado en todo momento, por echarme porras en este camino y por alcanzar y cruzar todas las metas conmigo tomadas de la mano.

¡Gracias por ser la mejor mamá del mundo! ¡Te amo de aquí al infinito!

## Índice

Resumen.....	1
Abstract.....	2
1. Introducción.....	3
2. Antecedentes.....	5
2.1. <i>La polinización</i> .....	5
2.2. <i>Relaciones morfológicas y grado de especialización en los sistemas de polinización</i> .....	7
2.3. <i>Polinización a nivel comunidad</i> .....	11
2.3.1. <i>Importancia de la polinización en la comunidad vegetal</i> .....	13
2.4. <i>Polinización en sistemas quiropterofílicos de las familias Cactaceae y Asparagaceae</i> .....	17
3. Justificación.....	20
4. Hipótesis.....	21
5. Objetivos.....	22
6. Materiales y métodos.....	23
6.1. <i>Sitio de estudio</i> .....	23
6.2. <i>Sistema de estudio</i> .....	24
6.3. <i>Análisis de correspondencia lineal</i> .....	27
6.4. <i>Análisis de correspondencia con morfometría geométrica</i> .....	32
7. Resultados.....	38
7.1. <i>Caracterización morfológica de las flores con base en la morfometría tradicional</i> .....	38
7.2. <i>Caracterización de las flores con morfometría geométrica</i> .....	48
7.2.1. <i>Vista frontal</i> .....	48
7.2.2. <i>Vista lateral</i> .....	52
7.3. <i>Caracterización morfológica de los cráneos de C. mexicana y L. yerbabuena</i> .....	56
7.3.1. <i>Morfometría tradicional</i> .....	56
7.3.2. <i>Morfometría geométrica</i> .....	58

7.4. Correspondencias morfológicas entre flores y cráneos.....	61
7.4.1. Relación entre medidas lineales de los cráneos y las flores quiropterofilicas.....	61
7.4.1.1. Choeronycteris mexicana.....	61
7.4.1.2. Leptonycteris yerbabuena.....	63
7.4.2. Relación entre la forma craneal y la forma floral.....	65
7.4.2.1. Vista frontal.....	65
7.4.2.2. Vista lateral.....	66
8. Discusión.....	68
8.1. Morfología floral de las once especies quiropterofilicas.....	68
8.2. Morfología craneal de dos especies de murciélagos.....	71
8.3. Relación morfológica entre murciélagos y especies quiropterofilicas.....	74
8.3.1. Morfometría tradicional.....	74
8.3.2. Morfomoetría geométrica.....	80
8.4. Relación murciélagos y plantas y sus implicaciones en la comunidad vegetal.....	83
9. Conclusiones.....	89
10. Referencias.....	90
11. Apéndice 1.....	116
12. Apéndice 2.....	120
13. Apéndice 3.....	123
14. Apéndice 4.....	127
Anexo1. Información de los ejemplares de murciélagos obtenidos de colecciones científicas.....	131
Anexo 2. Participación en congresos, publicaciones o actividades de divulgación.....	132

## Índice de Figuras

<b>Figura 1.</b> Mapa de ubicación de la localidad de Zapotitlán Salinas, Puebla.....	24
<b>Figura 2.</b> Morfología del rostro y del cráneo de dos especies de murciélagos nectarívoros que coexisten en Zapotitlán Salinas, Puebla.....	25
<b>Figura 3.</b> Medidas morfométricas lineales de las flores de cactáceas y agaváceas visitadas por <i>L. yerbabuena</i> e y <i>C. mexicana</i> en la región de Zapotitlán Salinas, Puebla..	29
<b>Figura 4.</b> Medidas de morfometría tradicional que se midieron en los cráneos de los murciélagos <i>Leptonycteris yerbabuena</i> e y <i>Choeronycteris mexicana</i> .....	31
<b>Figura 5.</b> Distribución de las marcas y semi-marcas empleadas para determinar la forma frontal de A) las flores de las cactáceas, y B) Configuración de marcas (gris) y semi-marcas (negro) para describir la forma de la vista frontal del cráneo de las dos especies de murciélagos que las visitan.....	34
<b>Figura 6.</b> Distribución de las marcas (1,12,13 y 24) y semi-marcas (2-11 y 14-23) empleadas para determinar la forma lateral de A) las flores de las especies quiropterofílicas, y B) Configuración de marcas (1,12,13 y 24) y semimarcas (2-11 y 14-23) para describir la forma de la vista lateral del cráneo de las dos especies de murciélagos que las visitan.....	35
<b>Figura 7.</b> Análisis de componentes principales con las medidas morfométricas tradicionales de (A) 11 especies quiropterofílicas; (B) 4 especies de agaváceas, y (C) 7 especies de cactáceas.....	47
<b>Figura 8.</b> Análisis de componentes principales de la forma floral en vista frontal de las siete especies de cactáceas columnares.....	48
<b>Figura 9.</b> Análisis de variables canónicas de la forma del tubo floral en vista frontal de las siete especies de cactáceas columnares visitadas por <i>L. yerbabuena</i> e y <i>C. mexicana</i> ...	49
<b>Figura 10.</b> Análisis de componentes principales de la forma de la flor en vista lateral de las siete especies de cactáceas columnares y las cuatro especies de agaváceas.....	52
<b>Figura 11.</b> Análisis de variación canónica de la forma de las flores en vista lateral de 11 especies vegetales visitadas por las dos especies de murciélagos encontradas en Zapotitlán Salinas, Puebla.....	55

**Figura 12.** Análisis de componentes principales realizado con las medidas morfométricas tradicionales de las especies de murciélagos *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuena*.....58

**Figura 13.** Análisis de componentes principales utilizando la forma frontal de las dos especies de murciélagos.....59

**Figura 14.** Análisis de componentes principales utilizando la forma lateral de las do especies de murciélagos.....60

## Índice de Tablas

<b>Tabla 1.</b> Especies vegetales de las familias Cactaceae y Asparagaceae cuyas flores son visitadas por murciélagos en Zapotitlán Salinas, Puebla.....	26
<b>Tabla 2.</b> Número de flores colectadas por cada una de las once especies vegetales.....	27
<b>Tabla 3.</b> Descripción de la configuración de marcas (M) y semi-marcas (SM) en las flores de las especies quiropterofílicas para analizar la correspondencia morfológica en vista frontal y lateral con el cráneo de los murciélagos que las visitan.....	34
<b>Tabla 4.</b> Descripción de la configuración de marcas (M) y semi-marcas (SM) en los cráneos de <i>L. yerbabuena</i> y <i>C. mexicana</i> para analizar la correspondencia morfológica frontal y lateral.....	36
<b>Tabla 5.</b> Medidas morfométricas tradicionales (longitudes) de las especies vegetales colectadas.....	40
<b>Tabla 6.</b> Medidas morfométricas tradicionales de las flores de 11 especies vegetales quiropterofílicas. Letras distintas indican diferencias significativas entre especies para una variable floral determinada .....	44
<b>Tabla 7.</b> Distancias de Mahalanobis entre grupos (parte inferior) y sus valores de significancia (parte superior) encontrados en el Análisis de Variables Canónicas de la forma del tubo floral en vista frontal de siete especies de cactáceas.....	51
<b>Tabla 8.</b> Distancias de Mahalanobis entre grupos (parte inferior) y valores de significancia ( <i>P</i> ; parte superior) encontrados en el análisis de variación canónica de la forma floral en vista lateral.....	54
<b>Tabla 9.</b> Medidas morfométricas tradicionales de dos especies de murciélagos nectarívoros.....	56
<b>Tabla 10.</b> Primero y segundo mínimo cuadrado parcial y coeficientes del vector-Rho (RV, por sus siglas en inglés) obtenidos a través del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS, por sus siglas en inglés) entre la forma craneal frontal de cada especie de murciélago y la forma floral de las especies vegetales.....	65
<b>Tabla 11.</b> Primero y segundo mínimos cuadrados parciales y coeficientes del vector-Rho (RV, por sus siglas en inglés) obtenidos a través del análisis de mínimos cuadrados	

parciales (PLS) entre la forma craneal lateral de cada especie de murciélago y la forma floral de las especies vegetales.....67

## Resumen

La polinización es una interacción mutualista de gran importancia en la naturaleza. La continua interacción entre plantas y polinizadores ejerce presiones que moldean las características morfológicas de ambos interactuantes. Por lo tanto, es posible inferir el grado de especialización que presentan las plantas y los animales puede a partir de sus correspondencias morfológicas. Sin embargo, no se han realizado trabajos donde se determine la correspondencia morfológica entre plantas y polinizadores en sistemas quiropterofilicos, ni se han evaluado las implicaciones que dicha correspondencia puede tener a nivel de la comunidad vegetal. El objetivo del presente estudio fue establecer la relación que existe entre la morfología craneal de dos especies de murciélagos nectarívoros y la morfología floral de 11 especies quiropterofilicas (cuatro agaves y siete cactáceas columnares) en Zapotitlán Salinas, Puebla. Se colectaron de 20 a 24 flores de cada especie; de cada flor se tomaron 15 medidas morfométricas. Para los murciélagos, se utilizaron cráneos de ejemplares de *Leptonycteris yerbabuena* y *Choeronycteris mexicana* colectados en Puebla y Oaxaca y que se encuentran preservados en colecciones científicas; de cada cráneo se estimaron 27 medidas morfométricas. Para evaluar la correspondencia entre la forma de craneal y floral se tomaron fotografías tanto en vista lateral (todas las especies), como en vista frontal (las dos especies de murciélagos y las flores de las siete cactáceas) de ambas estructuras. Con los datos obtenidos se hicieron análisis de asociaciones morfométricas lineales y geométricas entre los caracteres morfométricos de los murciélagos y los caracteres florales de las 11 especies vegetales. Se encontraron 68 correlaciones significativas entre caracteres lineales del cráneo de *C. mexicana* y las once especies quiropterofilicas, sugiriendo que es un visitador generalista. *Leptonycteris yerbabuena* presentó 45 correlaciones significativas con seis de las once especies vegetales, sugiriendo que es más especialista. No se encontró ninguna correspondencia entre la forma floral y craneal. A nivel de la comunidad vegetal, las 11 especies vegetales parecen mantener interacciones positivas entre ellas a través de un mutualismo secuencial, ya que, al compartir a sus polinizadores, sostienen las poblaciones de murciélagos y aseguran su presencia en la localidad; lo que garantiza la reproducción de las plantas. Los resultados indican que el establecimiento de las correspondencias morfológicas entre los cráneos de los murciélagos y las flores de las plantas que visitan es una herramienta útil para inferir no solo el grado de especialización de los murciélagos, sino también las interacciones entre especies vegetales mediadas por sus polinizadores. Este método de estudio representa un primer acercamiento para comprender la dinámica de las interacciones planta – polinizador y sentar las bases para implementar estrategias futuras que aseguren la sobrevivencia y reproducción tanto de las especies vegetales como de los murciélagos que las polinizan.

**Palabras clave:** Especialista, facilitación, generalista, polinización.

## Abstract

Pollination is an important mutualism in nature. The reiterative interaction between plants and pollinators imprints ecological pressures that shape the morphology of both interactants. Thus, it is possible to infer the degree of specialization of both plants and animals based on their morphological correspondences. However, the morphological correspondence between plants and pollinators interacting in chiropterophilic systems, as well as the implications of such correspondence at the plant community level have not been evaluated. The objective of this study was to establish the relationship between the cranial morphology of two species of nectar-eating bats and the floral morphology of 11 chiropterophilic species (four agaves and seven columnar cacti) in Zapotitlán Salinas, Puebla. Between 20 and 24 flowers of each species were collected; 15 morphometric measurements were taken from each flower. Specimens of the bats *Leptonycteris yerbabuena* and *Choeronycteris mexicana* collected in Puebla and Oaxaca and preserved in scientific collections were used. 27 morphometric measurements were estimated from each skull. To evaluate the correspondence between the cranial and floral shapes, I took photographs both in lateral (all species) and frontal (the two species of bats and the flowers of the seven cacti) views of both structures. Traditional and geometric morphometric analyses were used to find out the correspondence between the skull morphology of each bat species and the floral morphology of the 11 plant species. Sixty-eight significant correlations were found between linear characters of the skull of *C. mexicana* and the 11 chiropterophilic species, suggesting that it is a generalist visitor. *Leptonycteris yerbabuena* had 45 significant correlations with six of the eleven plant species, suggesting that it is more specialized. Moreover, no correspondence was found between floral and cranial shape of any of the two bat species. At the level of the plant community, the 11 plant species seem to maintain positive interactions among them through a sequential mutualism, such that by sharing the same pollinators, they support bat populations and ensure their presence at the locality, which in turn assures plant reproduction. The results suggest that establishing the morphological correspondences between bats and the flowers they visit is a useful tool to infer not only the degree of specialization of bats, but also the interactions among plant species mediated by their pollinators. This method represents a first approach to understand the dynamics of plant-pollinator interactions and lay the foundations to implement future strategies that guarantee the survival and reproduction of both plants and the bats that pollinate them.

## 1. Introducción

Las interacciones mutualistas entre plantas y animales mantienen o aumentan la adecuación de los organismos involucrados, asegurando así la prevalencia de ambas especies (Occhipinti, 2013), en el caso de las especies vegetales favorece la reproducción exitosa de las mismas, mientras que en el caso de los animales obtienen distintos tipos de beneficios, como alimento, sitios de refugio y de reproducción (Willmer, 2011). En específico, el establecimiento de las primeras interacciones planta - polinizador han sido consideradas como un elemento que promovió la radiación y evolución de las plantas con flores (Bhattacharyay y Drossel, 2005). En este sentido, las plantas han desarrollado características florales que favorecen la visita de grupos restringidos de polinizadores, mientras que los polinizadores también han desarrollado características que favorecen la obtención eficiente de los recursos florales que les ofrecen las angiospermas, (p. e., aparatos bucales más largos, sentido del olfato altamente desarrollado para detectar los aromas florales, comportamientos específicos de forrajeo de las flores, etc; Willmer, 2011; Schiestl y Johnson, 2013). Por lo tanto, a partir de los rasgos florales se pueden inferir los grupos de organismos que fungen como sus principales polinizadores y viceversa (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). De este modo, a partir de la relación de los rasgos morfológicos de cada uno de los interactuantes se puede establecer el grado de especialización de cada uno de ellos, e incluso inferir la efectividad de distintos grupos animales como polinizadores (Ings *et al.*, 2009; Barrios *et al.*, 2016).

El análisis de las relaciones morfológicas entre mutualistas permite conocer el nivel de ajuste entre la longitud y el tamaño de las flores y la morfología del aparato bucal de un animal (Pauw *et al.*, 2008). A su vez, esto permite determinar el grado de la interacción entre ambas especies (Borgella *et al.*, 2001). Este tipo de correspondencia morfológica entre flores y aparatos bucales ha sido empleada en sistemas de polinización con diversos grupos de polinizadores, sobre todo lepidópteros, abejas y aves (Inouye, 1980; Nilsson, 1985, 1988; Patt *et al.*, 1989; Suzuki, 1992; Büchert-Lindberg y Mogens-Olsen, 2001; Schueller, 2007; Pauw *et al.*, 2008; 2020; Hernández-Hernández, 2011; Moré *et al.*, 2012; Boberg *et al.*, 2013; Maglianesi *et al.*, 2014; Miller-Struttmann *et al.*, 2015; Johnson y Raguso., 2016). En contraste, existen pocos estudios de este tipo con otros

grupos de polinizadores como los murciélagos nectarívoros (Muchhala y Thompson, 2009; Sánchez-Collazo, 2020), a pesar de que la morfología de su rostro está fuertemente determinada por el tipo de alimento que consumen (Santana *et al.*, 2012). De hecho, se ha sugerido que las dimensiones del cráneo de los murciélagos nectarívoros permiten determinar el grado de especialización que éstos tienen con las especies vegetales en las que forrajean, así como inferir qué recursos florales son aprovechados en el ecosistema en el que habitan (Tschapka, 2004; Muchhala y Thomson, 2009). Por lo tanto, el tamaño del cráneo está determinado, al menos parcialmente, por las dimensiones de las flores que explotan (Van Cakenberghe *et al.*, 2002). Además no existen trabajos donde se ha relacionado la forma de las flores y del aparato bucal de los murciélagos nectarívoros utilizando morfometría geométrica como un carácter importante para la polinización y la reproducción de las plantas, a pesar de que la morfometría geométrica nos puede brindar otro tipo de información a la la morfometría lineal, ya que la primera permite delimitar la silueta de los individuos o los contornos (*shape*) de distintas partes del cuerpo o de una estructura en particular, y caracterizar su variación geométrica mediante el uso de coordenadas cartesianas sin tomar en cuenta el tamaño, la posición y la orientación (Zelditch *et al.*, 2004; Cano-Otalvaro, 2011).

En México existen 12 especies de murciélagos nectarívoros (Arita y Santos-del Prado, 1999). Dos de ellas, *Leptonycteris yerbabuena* Martínez y Villa y *Choeronycteris mexicana* Tschudi, coexisten y comparten recursos alimenticios principalmente de especies de las subfamilias Cactoideae (Cactaceae) y Agavoideae (Asparagaceae) en el norte y centro-sur del país (Ibarra-López, 2012). Sin embargo, se desconoce el grado de especialización morfológica que estas especies de murciélagos tienen con las especies vegetales cuyas flores visitan. Así mismo, se desconoce su importancia como polinizadores para dichas especies vegetales, tanto a nivel específico, como a nivel comunidad. En este estudio se evaluará la correspondencia morfométrica de los murciélagos *C. mexicana* y *L. yerbabuena* con las flores de once especies quiropterofílicas en la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. De esta manera, se pretende hacer inferencias sobre el grado de especialización y la importancia de estas especies de murciélagos en la comunidad vegetal de la localidad.

## **2. Antecedentes**

### **2.1. La polinización**

Los mutualismos son un tipo de interacción biótica en la cual los individuos de dos especies diferentes obtienen beneficios mutuos y gracias a esta interacción aumentan su adecuación (Boucher *et al.*, 1982). Estos mutualismos se pueden clasificar de acuerdo con los beneficios que proveen, ya sea transporte, protección o nutricionales (Bronstein, 2015). También pueden clasificarse de acuerdo con el nivel de dependencia de las especies interactuantes (*i.e.* obligados o facultativos) y su nivel de especialización (*i.e.* especialistas o generalistas; Bronstein, 2015; Schupp *et al.*, 2017). A pesar de existir esta variación en los sistemas mutualistas, en todos los casos los interactuantes reciben un recurso o servicio que afecta positivamente su adecuación y demografía (Connor, 1995; Schupp *et al.*, 2017).

Uno de los mutualismos más importantes entre las plantas y los animales que ocurren en la naturaleza es la polinización (Kearns *et al.*, 1998). La polinización es el proceso por el cual se transporta el polen de la antera de una flor al estigma de la misma o de otra flor, proceso que puede ocurrir dentro de un mismo individuo o entre distintas plantas (Begon *et al.*, 1996). Este proceso puede ser realizado por agentes abióticos como el agua y el viento, así como por agentes bióticos como lo son distintos grupos animales (Chalcoff *et al.*, 2014). Estos son en su mayoría insectos de los órdenes Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera y Coleoptera (Faegri y van der Pijl, 1979). Los polinizadores vertebrados incluyen a algunos grupos de aves, principalmente a la familia Trochilidae, así como a murciélagos de las familias Phyllostomidae y Pteropodidae (Fleming y Muchhala, 2008).

Tanto los polinizadores como las especies vegetales con las que se relacionan han desarrollado características que les permiten obtener mejores o mayores beneficios de la interacción (Schiestl y Johnson, 2013). Por ejemplo, las plantas han desarrollado características florales morfológicas, visuales (color y forma) y olfativas (aromas) que les permiten atraer a grupos particulares de animales (Schiestl y Johnson, 2013), así como nectarias (Baker y Baker, 1977). Al conjunto de las características que atraen a un grupo de polinizadores en particular (*i.e.* con requerimientos energéticos, comportamiento y formas de forrajeo específicas), se les conoce como síndromes de polinización (Fenster

*et al.*, 2004). Por ejemplo, las flores polinizadas por aves (*i.e.* síndrome de ornitofilia) presentan antesis diurna, son delgadas y tubulares, de colores rojos, rosas o naranjas, sin ningún tipo de aroma, y que producen grandes cantidades de néctar (Faegri y van der Pijl, 1979). De manera similar, los polinizadores también exhiben morfologías especializadas para obtener eficientemente las recompensas florales de las especies con las que interactúan (Clairmont, 2013). Por ejemplo, la probóscide de la especie *Xanthopan morgani praedicta* Walker (Lepidóptera) tiene una longitud exactamente igual a la de la corola de la orquídea *Angraecum sesquipedale* Thouars, de la cual se alimenta, lo que le permite extraer eficientemente el néctar (Darwin, 1862; Zhang *et al.*, 2013). En interacciones de polinización con una correspondencia morfológica tan marcada entre las flores y las partes bucales del visitante floral, se ha confirmado la efectividad del visitante como polinizador (Netz y Renner, 2017).

Las interacciones de polinización se han abordado desde distintos enfoques de estudio. La gran mayoría caracterizan a la comunidad de visitantes florales o polinizadores de las especies vegetales estudiadas (Elbering y Olesen, 1999; Hoffman *et al.*, 2003; Galloni *et al.*, 2008; Junker y Blüthgen, 2010). Por ejemplo, Hoffman *et al.* (2003) encontraron que los visitantes florales más comunes de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) son abejas solitarias (33.6% de las visitas) y moscas (28% de las visitas registradas). Un segundo enfoque de estudio consiste en evaluar la eficiencia de polinización de distintas especies o gremios animales de las especies vegetales de interés, como se han realizado con especies vegetales de las familias Scrophulariaceae, Polemoniaceae, Euphorbiaceae e Iridaceae, por mencionar algunas (Dieringer, 1992; Lange *et al.*, 2000; Mayfield *et al.*, 2001; Theiss *et al.*, 2007; Abdelgadir *et al.*, 2009; Jacobs *et al.*, 2010; de Souza-Laurindo *et al.*, 2017; Bestea *et al.*, 2019).

Por último, los estudios de polinización también han abordado el nivel de especialización de los polinizadores con las especies vegetales que visitan. En estos estudios, el grado de especialización de los polinizadores se ha evaluado de diversas formas, incluyendo la cantidad de visitas que realiza el polinizador (Galloni *et al.*, 2008; Kishore *et al.*, 2012; Padyšáková *et al.*, 2013; Zych *et al.*, 2019; Celep *et al.*, 2020), y la correspondencia morfológica entre el aparato bucal de los polinizadores y las flores de las cuales se alimentan (Dohzono *et al.*, 2011). Por ejemplo, a partir de la abundancia y

el análisis de las cargas polínicas de los escarabajos *Carpophilus dimidiatus* Fabricius y *C. hemipterus* Linneo, se determinó que mantenían una relación especializada con *Annona squamosa* L. (Annonaceae; Kishore *et al.*, 2012). Por otro lado, al existir una correspondencia morfológica positiva entre el aparato bucal del polinizador de la mosca *Philoliche longirostris* y las flores que visita, se observó un efecto positivo en su adecuación (Paudel *et al.*, 2016). Por ejemplo, la correlación positiva entre la longitud de la corola de *Nicotiana glauca* Comes (Solanaceae) y la curvatura del tubo floral de *Fouquieria formosa* Kunth (Fouquieriaceae) con la longitud y la curvatura del pico de los colibríes que las polinizan, respectivamente, favorece su éxito reproductivo, así como la tasa de visitas de los colibríes (Schueller, 2007; Hernández-Hernández, 2011).

## **2.2. Relaciones morfológicas y grado de especialización en los sistemas de polinización**

El grado de especialización existente en los sistemas de polinización es muy variable, dependiendo del número de interactuantes (plantas y/o animales) involucrados (Ings *et al.*, 2009). Cuando una especie vegetal es polinizada exclusivamente por un grupo particular de animales, se habla de que este sistema de polinización es altamente especializado; en cambio, cuando las especies de plantas son polinizadas por varios grupos de visitantes, se trata de un sistema generalista (Quesada *et al.*, 2012).

El nivel de especialización presente en las interacciones planta – polinizador está fuertemente determinado por las características morfológicas involucradas en la interacción, mismas que suelen fungir como presiones selectivas, llegando a involucrar procesos coevolutivos (*i.e.* cambio evolutivo recíproco en las especies que interactúan; Muchhala y Thompson, 2009). En los sistemas mutualistas de polinización se reconocen tres tipos de relaciones o niveles de especialización: i) obligada, en la que ambas especies dependen estrecha y directamente una de la otra para su reproducción; ii) difusa, en la cual se establecen interacciones facultativas entre varias especies, tanto de plantas como de animales; y, iii) asimétrica, en la cual uno de los dos interactuantes se especializa en un pequeño conjunto de plantas o polinizadores con características morfológicas similares, mientras el otro interactúa con una mayor diversidad de especies (Lunau, 2004). De esta forma, si los polinizadores y las plantas que visitan presentan una

relación obligada, se habla de una relación especializada entre ambos (Lunau, 2004); mientras que, si la relación es difusa o facultativa, se trata de interactuantes generalistas (Pauw *et al.*, 2008). Por último, en relaciones asimétricas, uno de los interactuantes será especialista, mientras que el otro será generalista (Lunau, 2004).

Por lo tanto, dado que las características morfológicas de las flores y de sus polinizadores funcionan como agentes selectivos recíprocos, es posible determinar el grado de especialización de ambos interactuantes. Por ejemplo, a partir de la relación morfométrica entre el aparato bucal de los animales y las flores de las especies vegetales que visitan (Wasserthal, 1997; Pauw *et al.*, 2008, 2020; Ings *et al.*, 2009; Muchhala y Thompson, 2009; Hernández-Hernández, 2011; Moré *et al.*, 2012; Boberg *et al.*, 2013; Maglianesi *et al.*, 2014; Johnson y Raguso., 2016; Kobayashi *et al.*, 2018; Sánchez-Collazo, 2020). Una correspondencia estrecha entre la morfología de las flores y las partes bucales de los polinizadores puede disminuir la competencia entre especies vegetales por polinizadores y entre éstos por la adquisición de las recompensas florales. Al mismo tiempo que asegura una polinización exitosa (Alexandersson y Johnson, 2002), brindando beneficios a ambos interactuantes (Dohzono *et al.*, 2011).

La mayoría de los estudios en los que se ha analizado la correspondencia morfológica entre caracteres florales y partes bucales de los polinizadores se ha realizado con insectos. En dichos estudios se ha encontrado una correspondencia positiva entre la longitud de la probóscide de los insectos y la longitud del tubo floral (Inouye, 1980; Nilsson, 1985, 1988; Suzuki, 1992; Singer y Coccuci, 1997; Wasserthal, 1997; Pauw *et al.*, 2008, 2020; Moré *et al.*, 2012; Boberg *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2017). El grupo de insectos con el que se ha realizado el mayor número de trabajos de este tipo son los lepidópteros. Usando este grupo de insectos se ha encontrado una relación positiva entre el largo de la probóscide de esfíngidos con la longitud del espolón de las flores, sobre todo en especies de las familias Orchidaceae, Liliaceae e Iridaceae (Nilsson, 1985, 1988; Singer y Coccuci, 1997; Wasserthal, 1997; Moré *et al.*, 2012; Boberg *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2017). Además, en algunos de esos estudios se ha encontrado que la relación positiva entre dichos caracteres morfológicos (longitud de la probóscide - longitud del tubo floral) garantiza el éxito de la polinización, así como la exclusión de polinizadores no efectivos (Nilsson, 1985, 1988; Moré *et al.*, 2012; Boberg *et al.*, 2013).

En contraste, existen muy pocos trabajos en los que se analicen las relaciones morfométricas entre las flores y los polinizadores vertebrados (aves y mamíferos). En aves se han reportado asociaciones positivas muy estrechas entre la longitud y la curvatura del pico de colibríes con la longitud y la forma de la corola de algunas especies vegetales (Büchert-Lindberg y Mogens-Olsen, 2001; Hernández-Hernández, 2011; Maglianesi *et al.*, 2014). Además, en especies de las familias Solanaceae y Fouquieriaceae se encontró que estas asociaciones morfométricas positivas aumentaban el éxito reproductivo de las plantas y la tasa de visitas de los colibríes (Schueller, 2007; Hernández-Hernández, 2011). Del mismo modo, la relación entre los rasgos morfológicos de los colibríes y las flores que visitan también ha permitido determinar el grado de especialización de los colibríes (Schiestl y Johnson, 2013).

En el caso de los sistemas de polinización por mamíferos, existen pocos trabajos que evalúen la correspondencia morfológica entre las partes bucales y los caracteres florales de las plantas que visitan. En un estudio reciente, se evaluó la relación morfológica entre las flores de la especie *Mucuna macrocarpa* Wall (Fabaceae) y seis especies de mamíferos reportados como sus polinizadores efectivos, entre los que se incluyen primates, carnívoros y roedores (Kobayashi *et al.*, 2018). En dicho trabajo se encontró que no existía una correspondencia morfológica entre las flores y el aparato bucal de los polinizadores, por lo que los autores concluyen que la fabácea estudiada es generalista (Kobayashi *et al.*, 2018). En cuanto a estudios con quirópteros, Muchhala y Thompson (2009) encontraron una correspondencia morfométrica entre la longitud de la corola de *Centropogon nigricans* Zahlbr (Campanulaceae) y la longitud de la lengua del murciélago *Anoura fistulata* Muchhala, Mena-Valenzuela y Albuja. De manera similar, se ha descrito que la longitud y el ancho de la corola de las especies *Burmeistera rubrosepala* (E.Wimm) y *B. sodiroana* Zahlbr (Campanulaceae) se correlacionan positivamente con la longitud y el ancho del aparato bucal del grupo que las poliniza (*i.e.* murciélagos para *B. rubrosepala* y colibríes en *B. sodiroana*) respectivamente, permitiendo la correcta exportación y deposición del polen (Muchhala, 2007). Recientemente se ha reportado que la longitud de la cabeza de *Leptonycteris yerbabuena* se correlaciona positivamente con la longitud del tubo de las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C. Weber ex K. Schum) Backeb (Cactaceae). Mientras que

no se encontró alguna asociación morfométrica entre las flores de esta cactácea y las dimensiones del cráneo de *C. mexicana* (Sánchez-Collazo, 2020).

La mayoría de los trabajos antes mencionados han utilizado la morfometría tradicional, que consiste en emplear medidas de longitudes, ángulos, conteos y áreas, conocidas como medidas euclidianas (Bookstein, 1996). Sin embargo, la correspondencia morfológica entre partes florales y aparatos bucales de los polinizadores también se puede evaluar a través de un análisis de morfometría geométrica. Esta técnica permite analizar las correspondencias en la forma de los organismos y no de caracteres lineales como lo hace la morfometría tradicional (Zelditch *et al.*, 2004). Los análisis de morfometría geométrica permiten delimitar el contorno o la forma de distintas partes del cuerpo de un organismo y caracterizar su variación geométrica mediante el uso de coordenadas cartesianas (Cano-Otalvaro, 2011). La morfometría geométrica se ha utilizado para determinar la relación que existe entre la forma de las flores y algunos aspectos reproductivos, como la producción de semillas y el tiempo de la apertura floral (Sánchez-Villegas, 2016); así como la relación entre la forma de las flores, la frecuencia de visitas y el tiempo de manejo de las flores por parte de los polinizadores (Kaczorowski *et al.*, 2012; Sánchez-Villegas, 2016). Sin embargo, el uso de la morfometría geométrica para determinar la correspondencia entre la forma del aparato bucal de los visitantes y los caracteres florales de una especie vegetal dada solo ha sido empleado en un trabajo usando colibríes como modelo de estudio (Faure *et al.*, 2022) y uno utilizando murciélagos, en el cual no se encontró una asociación entre la forma del aparato bucal de dos especies de murciélagos nectarívoros y la forma de las flores de *N. tetetzo* (Cactaceae; Sánchez-Collazo, 2020). A pesar de que la forma de la corola es un rasgo con gran plasticidad morfológica al interior de las poblaciones y, por lo tanto, puede tener un papel central en la atracción de los polinizadores y en el éxito de las interacciones planta-polinizador (Sánchez-Villegas, 2016), pocos estudios han analizado su importancia, por lo que se requiere analizar este rasgo en un mayor número de sistemas planta – polinizador.

### **2.3. Polinización a nivel comunidad**

El estudio de las relaciones morfológicas entre los polinizadores y las flores que visitan es de gran importancia en las comunidades en las que se establecen dichas interacciones, ya que para que tengan lugar este tipo de correspondencias es necesario que se conserven los rasgos “más aptos” de ambos interactuantes, lo que favorece el mantenimiento de la interacción por largos periodos de tiempo (Poveda-Pazmiño, 2019). Se entiende por caracteres “más aptos” a aquellos rasgos que contribuyen a una alta eficiencia de polinización para las plantas, a la vez que facilitan la explotación de recursos por parte de solo unas cuantas especies animales, excluyendo a aquellas que no los presentan y que, por lo tanto, no pueden explotar ese recurso alimenticio (Maglianesi *et al.*, 2014). Las relaciones morfológicas entre el aparato bucal de los polinizadores y las flores de las cuales se alimentan son un ejemplo claro de la especialización ecológica que ocurre entre las especies de animales y plantas que se desarrollan en un ecosistema (Maglianesi *et al.*, 2014; Weinstein y Graham, 2017). Además, la relación morfológica entre los rasgos del rostro o aparato alimenticio de los animales y los rasgos florales favorece el establecimiento de interacciones entre conjuntos de organismos mutualistas con caracteres morfológicos similares (Vázquez *et al.*, 2009). De esta manera se establecen redes especializadas de interacciones entre plantas y polinizadores que inciden en la coexistencia de las especies y en la estructura y la estabilidad de las comunidades ecológicas (Waser *et al.*, 1996).

Aunque diversos estudios han resaltado la importancia de la relación entre los rasgos morfológicos y el grado de especialización de las especies interactuantes (Nilsson *et al.*, 1987; Fleming y Muchhala, 2008; Dalsgaard *et al.*, 2011; Martins y Johnson, 2013; Amorim *et al.*, 2014; Maglianesi *et al.*, 2014; Sazatornil *et al.*, 2016; Johnson *et al.*, 2017; Weinstein y Graham, 2017; Sonne *et al.*, 2019, 2020), los estudios de ese tipo a nivel comunidad todavía son escasos. La importancia de este tipo de relaciones morfológicas a nivel de la comunidad se ha analizado en sistemas de polinización por esfíngidos (Insecta: Lepidoptera: Sphingidae). De manera general, estos estudios han mostrado que las especies de esfíngidos con probóscides largas tienen acceso a un gran número de especies vegetales, por lo que son consideradas generalistas (Amorim *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2017). Por su parte, las plantas con tubos florales largos restringen la

cantidad de especies de esfíngidos que pueden acceder a las recompensas ofrecidas, por lo que fungen como un interactuante especializado (Nilsson *et al.*, 1987; Martins y Johnson, 2013; Amorim *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2017). En contraste, Sazatornil *et al.* (2016) encontraron que, aunque los esfíngidos con probóscides largas pueden aprovechar los recursos florales de un gran número de especies, suelen preferir aquellas cuya longitud del tubo floral es similar a su probóscide. De esta manera, los esfíngidos evitan competir por el néctar con especies de esfíngidos con probóscides de diferentes longitudes (Sazatornil *et al.*, 2016). A partir de estos estudios, se infiere que los sistemas de polinización por esfíngidos son asimétricos, donde los esfíngidos pueden visitar un mayor número de especies vegetales, mientras que las plantas se especializan en especies de esfíngidos con longitudes de probóscide particulares.

En el caso de polinizadores vertebrados, los estudios a nivel comunidad se han realizado con colibríes. En ellos, se ha encontrado que la relación entre el tamaño del pico y las flores que visitan es diferente al patrón general descrito en los sistemas planta - esfíngido. En este sentido, tanto las aves como las plantas presentan un alto grado de especialización: colibríes con picos más largos se especializan en tipos florales con longitud similar; mientras que las plantas se especializan en especies de colibríes cuyos picos tienen forma, tamaño y curvatura similares a las de sus flores (Maglianesi *et al.*, 2014). El alto grado de especialización observado en los sistemas de polinización por colibríes implica el desarrollo de coadaptaciones morfológicas entre el pico y el tubo floral de las especies vegetales y una fuerte partición de nichos (Fleming y Muchhala, 2008; Sonne *et al.*, 2019). En estos sistemas de polinización se ha reportado una relación positiva entre la partición de nichos y la diversidad morfológica de los picos de los colibríes presentes en la comunidad (Weinstein y Graham, 2017; Maruyama *et al.*, 2018; Sonne *et al.*, 2019).

Por otro lado, no existen trabajos a nivel comunidad en los que se evalúen las correspondencias morfológicas entre murciélagos y las plantas quiropterofílicas que visitan. Este tipo de estudios es de gran importancia en un país como México, en el que las zonas áridas ocupan una gran extensión del territorio nacional (66%; Casas, 2002), y donde cactáceas y agaváceas, muchas de ellas polinizadas por murciélagos nectarívoros, son componentes importantes de la vegetación (Casas, 2002). De las 116

especies de cactáceas columnares que se reconocen alrededor del mundo (Bravo-Hollis, 1991), 70 se distribuyen en el país (Valiente-Banuet, 2002). De éstas, alrededor del 70% presentan flores con características específicas para la polinización por murciélagos (Faegri y van der Pijl, 1979; Valiente-Banuet, 2002; Fenster *et al.*, 2004). Además, en conjunto, las cactáceas columnares y las agaváceas conforman un "corredor de néctar" para murciélagos nectarívoros migratorios a lo largo del país (Fleming *et al.*, 1993), por lo que representan un recurso importante para ese grupo de mamíferos. Por lo tanto, sería relevante estudiar el papel o la importancia que tienen las especies de murciélagos como polinizadores para la comunidad vegetal conformada por cactáceas y agaváceas en nuestro país.

**2.3.1 Importancia de la polinización en la comunidad vegetal.** Las especies vegetales son la base de los ecosistemas terrestres. Las interacciones mutualistas que establecen con los animales han sido esenciales en la diversificación y la especiación de las angiospermas (Fenster *et al.*, 2004; Forrest *et al.*, 2011). En particular, las interacciones mutualistas de polinización no solo determinan el éxito reproductivo de las plantas, sino que también tienen efectos reguladores de la composición, abundancia y diversidad de las comunidades vegetales (Maron y Crone, 2006; Sauve *et al.*, 2016). Por lo tanto, este tipo de interacciones puede influir en los patrones de distribución y la co-ocurrencia de las especies vegetales de un hábitat en particular (Heystek y Pauw, 2014).

El impacto de las interacciones mutualistas de polinización sobre la comunidad vegetal no está determinado exclusivamente por las interacciones planta – polinizador, sino también por las interacciones planta – planta, mediadas a través de los polinizadores (Waser y Real, 1979). A nivel de la comunidad, las interacciones mediadas por polinizadores pueden tener distintos efectos sobre las especies vegetales. Por un lado, especies vegetales con similar morfología y fenología florales podrían establecer una interacción de competencia a través de los polinizadores compartidos (Heystek y Pauw, 2014). Las interacciones de competencia son interacciones antagónicas con consecuencias negativas para las especies interactuantes (Mitchell *et al.*, 2009), por lo que son importantes fuerzas estructuradoras de las comunidades vegetales (Wilden, 1991). Entre las consecuencias negativas de las interacciones de competencia mediadas

por polinizadores se encuentra la pérdida de polen y la saturación o bloqueo del estigma con polen heteroespecífico, lo que disminuye la producción de semillas viables (Stone *et al.*, 1996). Por ejemplo, Waser (1978) encontró cuando las especies *Delphinium nelsonii* Greene (Ranunculaceae) e *Ipomopsis aggregata* (Pursh) V.E. Grant (Polemoniaceae) florecían simultáneamente, por lo que había una mayor deposición heteroespecífica de polen por el colibrí *Selasphorus platycercus* (Swainson) (Apodiformes) y reducía significativamente el número de semillas producidas por ambas especies.

Para evitar los efectos negativos de las interacciones de competencia entre plantas mediadas por polinizadores, las plantas han desarrollado estrategias que les permiten hacer un uso diferencial de los servicios que les proveen sus polinizadores. Un ejemplo de este tipo de estrategias es la diferenciación fenológica, ya sea floreciendo en distintas estaciones o meses (Botes *et al.*, 2008; Kehrberger y Holzschuh, 2019) o teniendo periodos de antesis distintos (diurna vs. nocturna; Stone *et al.*, 1996, 1998). Por ejemplo, Kehrberger y Holzschuh (2019) encontraron que la frecuencia de visitas de los polinizadores de la especie *Pulsatilla vulgaris* Mill (Ranunculaceae) era mayor al inicio de la floración cuando era la única especie en floración, y que disminuían conforme otras especies vegetales que competían por los mismos polinizadores empezaban a florecer. Otra estrategia para evitar la competencia entre plantas mediada por polinizadores consiste en la diferenciación de caracteres florales cuando sus periodos de floración son simultáneos (Heinrich, 1975; Caruso, 2001), fenómeno incluido dentro del concepto de desplazamiento de caracteres (Heithaus, 1974; Pleasants, 1980; Armbruster *et al.*, 1994; Muchhala y Potts, 2007). Ejemplo de ello lo constituyen cambios en caracteres morfológicos como la longitud o el ancho de la corola, la producción diferencial en la cantidad y concentración de néctar (Armbruster *et al.*, 1994; Caruso, 2000; Eaton *et al.*, 2012) e incluso la longitud de los estambres para garantizar la colocación de polen en diferentes partes del cuerpo del polinizador (Brown y Kodric-Brown, 1979; Armbruster *et al.*, 1994; Muchhala y Potts, 2007; Muchhala y Thompson, 2012). Estas modificaciones morfológicas favorecen la utilización diferencial de los recursos a través de la "partición de nichos", ya sea utilizando polinizadores con diferentes longitudes y anchos de probóscide; con distintos requerimientos energéticos, o el mismo polinizador pero ocupado de forma diferencial; lo que permite la co-existencia de las especies vegetales

(Armbruster *et al.*, 1994). En comunidades vegetales de especies de Euphorbiaceae, Orchidaceae y Solanaceae polinizadas por esfíngidos, se ha observado que la diferenciación en la longitud y ancho del tubo floral es una de las estrategias más utilizadas para evitar la competencia por polinizadores (Armbruster y Herzig, 1984; Armbruster *et al.*, 1994; Moré *et al.*, 2012, 2014; Sazatornil *et al.*, 2016; Soteras *et al.*, 2020). Al presentar tubos florales de distintas longitudes, cada especie puede ser polinizada por distintas especies de esfíngidos o por un grupo reducido de esfíngidos en las que el polen de cada especie vegetal es depositado en distintas partes de la probóscide. Por su parte, en un estudio con las especies *Aphelandra acanthus* Nees (Acanthaceae) y *Burmeistera sodiroana* Zahlbr (Campanulaceae) se encontró que la longitud diferencial de los estambres permitía que también la deposición del polen sobre la cabeza de sus murciélagos polinizadores también fuera diferencial (Muchhala y Thompson, 2012).

En ambientes con mayor estrés abiótico (*i.e.* temperaturas extremas, sequías, inestabilidad del suelo, erosión) para la comunidad vegetal, las interacciones planta-planta mediadas por polinizadores que predominan, son las facilitadoras (Callaway *et al.*, 2002), aquellas que permiten el sostén y manteniendo de las poblaciones de polinizadores, beneficiando a todas las especies vegetales involucradas (Waser y Real, 1979; Callaway *et al.*, 2002). Las interacciones de facilitación pueden establecerse de dos maneras. La primera se presenta entre especies vegetales con periodos de floración escalonados, lo que facilita la presencia y actividad de los polinizadores efectivos para todas las especies vegetales involucradas. Este fenómeno se conoce con el nombre de facilitación o mutualismo secuencial (Waser y Real, 1979). En este tipo de facilitación, una especie favorece a aquellas que florecen posteriormente a través del sostenimiento de los polinizadores compartidos (Ogilvie y Thompson, 2016). De esta forma, polinizadores no migratorios, con ciclos de vida largos, o con baja movilidad se alimentan de las especies vegetales disponibles en su hábitat a lo largo del tiempo, beneficiando a ambos interactuantes (Bronstein y y Hossaert-McKey, 1995). Por ejemplo, se ha reportado que las bromelias *Pitcairnia recurvata* (Scheidw) K. Koch, *Pseudalcantarea viridiflora* Beer, *Werauhia noctiflorens* T. Krömer, Espejo, López-Ferr. y Acebey y *W. nutans* (L.B.Sm.) J.R. Grant presentan un patrón de floración escalonada, lo que

disminuye la competencia entre ellas por los polinizadores compartidos, a la vez que les provee de alimento, manteniendo las poblaciones de murciélagos nectarívoros (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019).

La segunda forma en que las interacciones de facilitación mediadas por polinizadores se establecen es cuando varias especies vegetales florecen simultáneamente (Moeller, 2004, 2006; Ghazoul, 2006; Molina-Montenegro *et al.*, 2008; McKinney y Goodell, 2011; Sieber *et al.*, 2011; Johnson *et al.*, 2012; Seifan *et al.*, 2014). En este contexto, se genera un efecto aditivo del despliegue floral de cada especie, de forma que el despliegue floral de la comunidad es más atractivo, lo que incrementa la tasa de visitas de los polinizadores, asegurando la reproducción de las especies involucradas (Feldman *et al.*, 2004). Por ejemplo, se ha registrado un aumento en el *seed-set* y la tasa de visitas de las abejas y sírfidos que polinizan a *Raphanus raphanistrum* L. (Brassicaceae) cuando su periodo de floración coincide con el de otras especies vegetales (Ghazoul, 2006). La floración simultánea de una especie vegetal con otras que ofrecen una gran cantidad de recompensas para el polinizador puede incrementar el número de visitas que recibe a través de un efecto denominado como “imán”, en el que las especies más atractivas para los polinizadores favorecen las visitas a especies menos atractivas o recompensantes (Thomson, 1978; Laverty, 1992; Molina-Montenegro *et al.*, 2008; Seifan *et al.*, 2014). Por ejemplo, la especie *Centaurea cyanus* L. es una asterácea muy llamativa que al florecer de manera simultánea con especies de las familias Asteraceae y Fabaceae, favorece la tasa de visitas de los polinizadores, así como el número de semillas producidas por todas las especies (Seifan *et al.*, 2014). Así mismo, la facilitación entre varias especies del género *Primula* L. con floración sincrónica resultó en un mayor número de polinizadores para todas las especies (Gurung *et al.*, 2018).

A pesar de la importancia que tienen las interacciones planta-planta mediadas por polinizadores en la estructuración y la diversidad de los ecosistemas, pocos estudios se han enfocado en este tipo de interacciones en sistemas de polinización por murciélagos (Muchhala y Thompson, 2012; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019). Por lo tanto, se desconoce el tipo de interacciones planta-planta mediadas por polinizadores (competencia vs. facilitación) que se establecen en comunidades vegetales con sistemas de polinización

quiropterofílico, tales como los dominados por cactus columnares y magueyes en ambientes áridos.

#### **2.4. Polinización en sistemas quiropterofílicos de las familias Cactaceae y Asparagaceae**

La polinización por murciélagos ocurre en más de 500 especies (aproximadamente 528 especies) de 67 familias vegetales, destacando las familias Bromeliaceae, Malvaceae, Musaceae, Sapotaceae, Solanaceae, Cactaceae y Asparagaceae (Fleming *et al.*, 2009). Las flores de las especies polinizadas por murciélagos (*i.e.* quiropterofílicas) presentan flores nocturnas o crepusculares, es decir, con antesis, dehiciencia de las anteras y producción de néctar a partir del anochecer o durante toda la noche (Faegri y van der Pijl, 197). Las flores de estas especies son muy fragantes, con olores fuertes, afrutados o fermentados, desagradables para el humano, o sulfurosos; de colores no conspicuos como blanco, crema o verdoso. En general, las flores son de gran tamaño en comparación a especies florales con otros polinizadores, en forma de “campana o de cuenco”, con las paredes engrosadas, que facilitan el acceso a la cabeza, el hocico y la lengua del murciélago (Faegri y van der Pijl, 1979; Fenster *et al.*, 2004). Algunas especies quiropterofílicas presentan flores en forma de “cepillo”, ya sea solitarias o agrupadas en inflorescencias. En este caso, se producen muchas flores de tamaño pequeño, con estambres muy largos que dan la apariencia de cepillo o pincel a la flor, como en la especie *Pseudobombax ellipticum* A. Robyns (Malvaceae; Eguiarte *et al.*, 1987). Las recompensas florales en sistemas quiropterofílicos consisten en grandes cantidades de néctar; por ejemplo, una flor puede llegar a producir entre 10 y 15 ml por noche, también en menor medida, el polen, que es considerado un recurso con altos niveles nutricionales para los murciélagos (Winter y von Helversen, 2001; Fleming *et al.*, 2009).

Dentro de la Familia Cactaceae se distinguen cuatro síndromes de polinización muy bien definidos: por abejas (melitofilia), por mariposas nocturnas (falenofilia), por aves (ornitofilia) y por murciélagos (Plasencia-López, 2003). La Tribu Pachycereeae, conformada exclusivamente por especies columnares, es una de las mejor representadas en México (119 especies; Barba-Montoya, 2012). En esta tribu, el 60% de las especies presenta características florales asociadas con la polinización por murciélagos (Valiente-

Banuet *et al.*, 1996). Los estudios de polinización de cactáceas columnares se han enfocado en discernir de entre los grupos de visitantes florales, aquellos que llevan a cabo la polinización de manera efectiva. La determinación de los polinizadores efectivos de las cactáceas columnares se ha realizado principalmente a través de estimadores como la frecuencia de visitas (Fleming *et al.*, 1996; Cruz y Casas, 2002; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005, 2007; Arias-Cóyotl *et al.*, 2006; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006; Munguía-Rosas *et al.*, 2009; Ortiz *et al.*, 2010; Miranda-Jácome *et al.*, 2019), el *fruit-set* y el *seed-set*, (*i.e.* proporción de flores que maduran en frutos y la proporción de óvulos que maduran en semillas, respectivamente; Fleming *et al.*, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997<sup>a</sup>, b, 2004; Cortés- Díaz, 1997; Casas *et al.*, 1999; Fleming *et al.*, 2001; Cruz y Casas, 2002; Casas *et al.*, 1999; Fleming *et al.*, 2001; Méndez *et al.*, 2004; Molina-Freaner *et al.*, 2004; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005; Dar *et al.*, 2006; Miranda-Jácome *et al.*, 2019) y, en menor medida, a través del análisis de las cargas polínicas transportadas por los animales (Valiente-Banuet *et al.*, 2004; Arias-Cóyotl *et al.*, 2006; Dar *et al.*, 2006; Munguía-Rosas *et al.*, 2009).

Por su parte, dentro de la familia Asparagaceae, más del 60% de las 211 especies del género *Agave* registradas hasta el momento presentan características florales asociadas a la polinización por murciélagos (Eguiarte *et al.*, 2000). Además, es importante reconocer que 159 de estas especies se encuentran distribuidas en nuestro país, lo que no es de sorprenderse ya que México es considerado el centro de diversificación del género *Agave* (Good-Avila *et al.*, 2006). Sin embargo, solo en ocho especies de agaves se ha documentado quiénes son sus polinizadores efectivos a través de estimadores como la frecuencia de visitas y experimentos de exclusión para la obtención del *fruit-set* y el *seed-set* (Arizaga *et al.*, 2000; Slauson, 2000; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Flores-Torres y Galindo-Escamilla, 2017; Borbón-Palomares *et al.*, 2018), pero solamente se ha restringido a especies del subgénero *Agave* (*sensu* Gentry 1982), caracterizado por las inflorescencias paniculadas (sin estudios en el subgénero *Littaea*).

Los murciélagos *Leptonycteris yerbabuena* y *Choeronycteris mexicana* coexisten en Zapotitlán Salinas, Puebla. Aunque ambas especies son migratorias, se ha demostrado que algunas poblaciones de *L. yerbabuena* son residentes de la zona

centro-sur del país, en la que realizan migraciones locales (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Por su parte, *C. mexicana* es una especie que puede moverse grandes distancias, con un rango de distribución que abarca desde el sur de los Estados Unidos hasta Honduras y Guatemala (Cryan y Bogan, 2003; Cole y Wilson, 2006). Ambas especies de murciélagos han sido reportadas como visitantes florales de todas las especies del género *Agave* y del 47% de las cactáceas columnares reconocidas en México (Valiente-Banuet, 2002; Rocha *et al.*, 2006). Sin embargo, en la región de Zapotitlán Salinas, dentro de la “Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán”, se han determinado los visitantes florales de ocho especies de cactáceas columnares y de dos especies de agaves, y han delimitado que sus polinizadores son el gremio de los murciélagos nectarívoros sin distinguir entre la especialización de cada especie por separado. Además, no se han realizado estudios de correspondencias morfológicas con las flores que visitan, ni se ha evaluado su importancia ecológica como polinizadores de la comunidad vegetal de la localidad. Por ello, en el presente estudio se busca establecer la relación que existe entre la forma y el tamaño del cráneo de esas dos especies de murciélagos nectarívoros con la forma y el tamaño de las flores quiropterofílicas (cactáceas y agaváceas) en Zapotitlán Salinas, Puebla.

### 3. Justificación

Los murciélagos representan uno de los grupos de mamíferos más amenazados en el mundo (Gómez-Ruiz *et al.*, 2015). En el caso particular de México, de las 38 especies que se encuentran en alguna categoría de riesgo (Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT, 2010), *Choeronycteris mexicana* se considera amenazada, mientras que *L. yerbabuena* fue considerada dentro de esa misma categoría hasta el año 2013 (NOM-059-SEMARNAT-2010 Modificación, 2016). Este grupo de quirópteros tiene un alto grado de vulnerabilidad y propensión a la extinción, ya que su sobrevivencia depende completamente de la disponibilidad de néctar floral para cubrir sus requerimientos energéticos, así como de la disponibilidad de refugios ubicados en zonas conservadas (Arita y Santos-del Prado, 1999). Los murciélagos nectarívoros juegan un papel ecológico importante en los ecosistemas áridos y semiáridos del país, ya que son polinizadores especializados de diversas cactáceas columnares y agaváceas (Valiente-Banuet, 2002; Rocha *et al.*, 2006; Gómez-Ruiz *et al.*, 2015), lo que asegura la reproducción y mantenimiento de las poblaciones de esos grupos vegetales. Por su parte, las cactáceas columnares y las agaváceas son componentes de gran importancia en los ecosistemas donde se encuentran ya que son recursos alimenticios y son usadas como sitio de percha y sitio de reproducción de distintos grupos de animales (Casas, 2002). Por último, las interacciones de polinización entre murciélagos y plantas pueden estar mediando las interacciones planta-planta entre especies quiropterofílicas, influyendo en la composición, diversidad y abundancia de las comunidades vegetales (Sauve *et al.*, 2016).

Determinar la existencia de especialización en *L. yerbabuena* y *C. mexicana* con los recursos florales disponibles en Zapotitlán Salinas, Puebla, a partir de asociaciones morfológicas, permitirá inferir su importancia para la comunidad de cactáceas y agaváceas dominantes en la localidad. En última instancia, esta información favorecerá la generación de planes de manejo que prevengan y disminuyan el sacrificio de murciélagos nectarívoros, así como el establecimiento de estrategias de protección de las especies vegetales que son visitadas y polinizadas por ellos.

#### 4. Hipótesis

1. En Zapotitlán Salinas se distribuyen nueve especies de cactáceas columnares y cuatro especies de agaves con características florales quiropterofílicas y que son visitadas por los murciélagos *L. yerbabuena* y *C. mexicana* (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, b; Cortés-Díaz, 1997; Casas *et al.*, 1999; Arizaga *et al.*, 2000; Cruz y Casas, 2002; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003; Sánchez-Collazo, 2020). Además, se ha reportado que *C. mexicana* se alimenta de 14 especies vegetales en dicha localidad (Ibarra-López, 2012), lo que sugiere que establece interacciones generalistas con dichas especies vegetales; mientras que *L. yerbabuena* visita once especies vegetales en la zona, pero se ha demostrado que mantiene una interacción de polinización especializada con *N. tetetzo* (Sánchez-Collazo, 2020). Por lo tanto, se espera que *C. mexicana* no presente alguna asociación morfológica positiva con la forma y el tamaño de las flores de las especies vegetales quiropterofílicas que visita; mientras que *L. yerbabuena* sí presente una correspondencia en forma y tamaño con las flores de algunas de las especies vegetales que sean similares morfológicamente a las flores de *N. tetetzo* y que visita en la zona de estudio.

2. Dentro de las comunidades vegetales se pueden establecer dos tipos de interacciones planta-planta mediadas por polinizadores: competencia y facilitación (Andrade-Vilela *et al.*, 2014). En zonas con menor estrés abiótico, las interacciones de competencia se presentan más frecuentemente, mientras que, en zonas de mayor estrés, como en zonas áridas y semiáridas, la facilitación es más frecuente (Callaway *et al.*, 2002). En la “Reserva de la Biosfera Tehuacán -Cuicatlán”, se han reportado once especies quiropterofílicas que florecen asincrónicamente entre el periodo de diciembre a septiembre y que comparten a los murciélagos *L. yerbabuena* y *C. mexicana* como visitantes florales. Por lo cual, esperamos inferir que las especies vegetales que presenten una relación morfológica con estas especies de murciélagos presenten una interacción de facilitación a través del mantenimiento de las poblaciones de murciélagos que las polinicen efectivamente.

## 5. Objetivos

El objetivo general de este estudio es establecer la relación que existe entre la morfología del cráneo de dos especies de murciélagos nectarívoros con la morfología floral de especies quiropterofílicas en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Los objetivos particulares son:

1.- Caracterizar morfológicamente el cráneo de dos especies de murciélagos nectarívoros, así como las flores de 11 especies de las familias Cactaceae y Asparagaceae que visitan estas dos especies de murciélagos, mediante morfometría tradicional y geométrica.

2.- Explorar la asociación morfológica lineal y geométrica entre los caracteres de los cráneos de *C. mexicana* y *L. yerbabuena* con los caracteres florales de las especies quiropterofílicas que visitan.

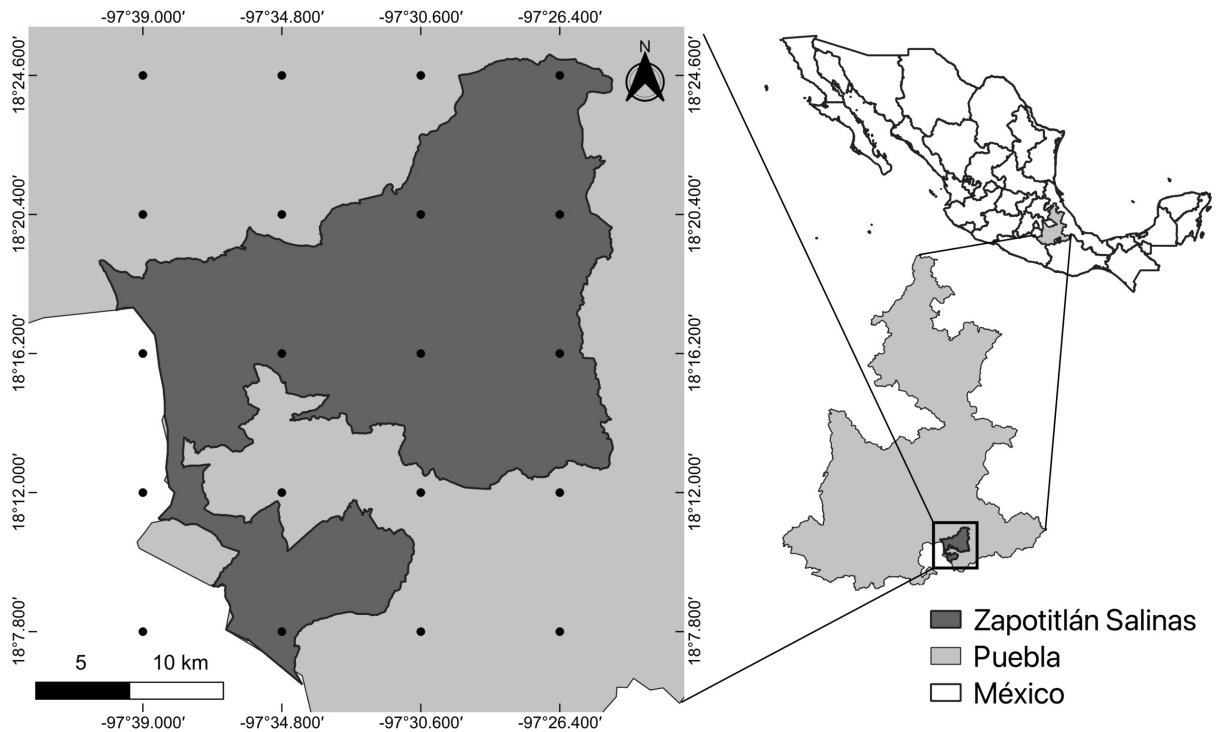
3.- Inferir el grado de especialización que presenta cada especie de murciélago a partir del número, tipo e intensidad de las relaciones morfológicas que presenten los cráneos con las flores de la comunidad vegetal en la zona de estudio y a partir de ello, establecer su importancia como polinizadores a nivel comunidad.

4.- A partir de la correspondencia morfológica entre los cráneos de los murciélagos y las flores, inferir a partir del tipo, número e intensidad de las correlaciones, el tipo de interacción mediada por polinizadores que establecen las especies vegetales en el sitio de estudio.

## **6. Materiales y métodos**

### **6.1. Sitio de estudio**

El municipio de Zapotitlán Salinas se encuentra al sureste del Estado de Puebla, en la región suroccidental del Valle de Tehuacán (Fig. 1). Tiene una superficie de 86.76 km<sup>2</sup> y se ubica en los 18° 20' de latitud norte y 97° 28' de longitud oeste (Arias *et al.*, 2000), a una altitud de entre 1280 y 2720m sobre el nivel del mar (Guzmán-Mendoza *et al.*, 2010). El clima de la localidad es seco la mayor parte del tiempo, aunque se registran dos periodos de lluvia muy marcados, uno de mayo a junio y otro en septiembre (Zavala-Hurtado, 1982). La precipitación promedio anual es de 400 mm y la temperatura anual varía entre los 11 y los 34°C (Zavala-Hurtado, 1982; Guzmán-Mendoza *et al.*, 2010). La localidad tiene una vegetación de tipo matorral xerófilo, siendo los cactus columnares el elemento dominante (Rzedowski, 1978; Osorio-Beristain *et al.*, 1996). La flora del lugar está conformada por aproximadamente 1400 especies de plantas pertenecientes a 630 géneros, de las cuales, al menos el 30% son endémicas de la región (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). En esta área incurren 15 especies de murciélagos, incluyendo dos especies de murciélagos nectarívoros (Rojas-Martínez *et al.*, 1996). Se conocen once especies de la familia Cactaceae y cinco del género *Agave*, de las cuales se han determinado que son visitadas por murciélagos (Arias *et al.*, 2000).



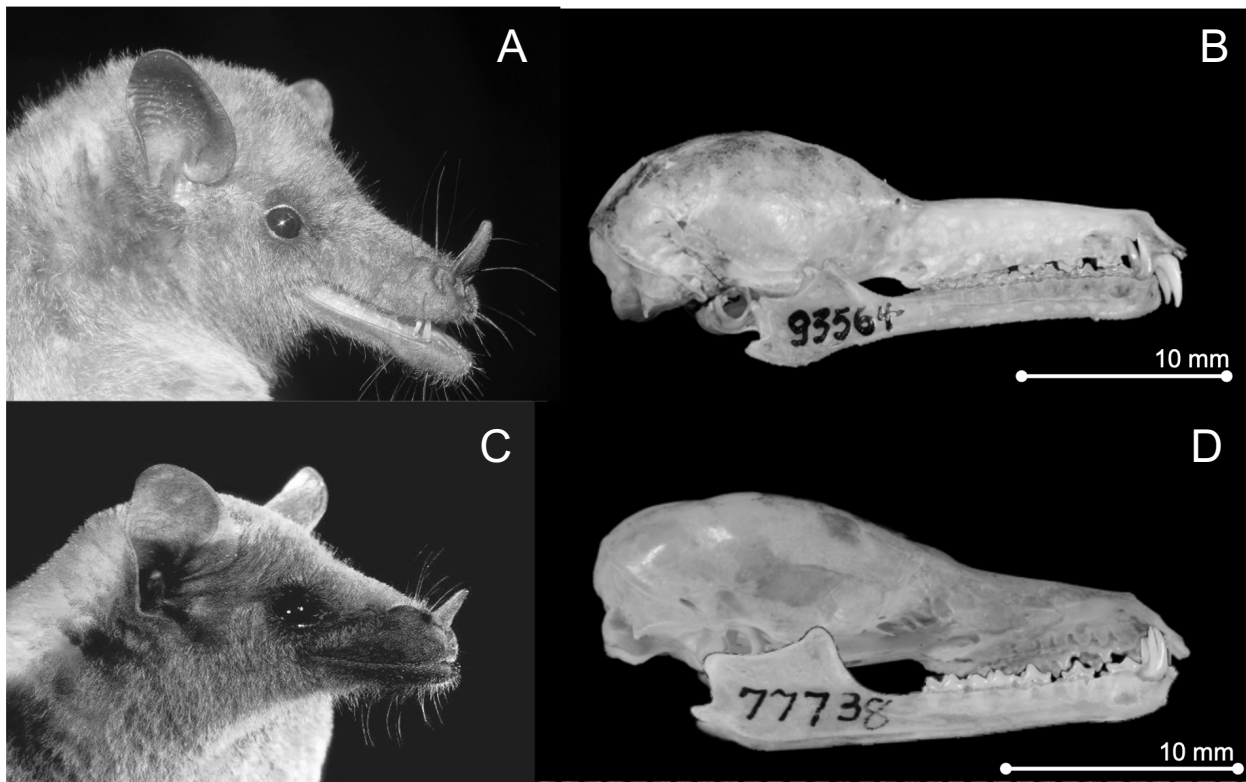
**Figura 1.** Mapa de ubicación de la localidad de Zapotitlán Salinas, Puebla.

## 6.2. Sistema de estudio

*Choeronycteris mexicana*. Murciélago nectarívoro de la Familia Phyllostomidae, tiene una longitud de hasta 70 mm y un peso de entre 10 y 20 g. Su pelaje es café-grisáceo en el dorso. Las orejas son pequeñas, con las membranas oscuras. El hocico es alargado, con lengua larga y extensible. La hoja nasal mide alrededor de 5mm de longitud, es ancha en la base y termina en punta. A excepción de los caninos, el resto de los dientes se encuentran reducidos (Fig. 2A; Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987). Esta especie es considerada migratoria y presenta una amplia distribución desde el sur de Estados Unidos hasta Honduras y Guatemala (Simmons y Wetterer, 2002; Cryan y Bogan, 2003). En la localidad de Zapotitlán Salinas se alimenta del néctar de las flores de nueve especies de cactáceas columnares y de una especie de agave (Tabla 1).

*Leptonycteris yerbabuena* es un murciélago perteneciente a la Familia Phyllostomidae, de tamaño mediano (longitud total: 74-90 mm), cuyo peso es de entre 20 y 27 g. Sus orejas son de tamaño pequeño y anchas. Su pelaje adulto es corto, denso y de color marrón oscuro. La hoja nasal es muy pequeña y de forma triangular. Carece de

cola, tiene los antebrazos desnudos y pelos dispersos en las patas (Fig. 2B; Cole y Wilson, 2006). Es un murciélago migratorio, pero se han registrado poblaciones residentes en la zona centro-sur del país (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). La especie se distribuye desde el sur de Arizona y Nuevo México hasta Guatemala, El Salvador y Honduras (Cole y Wilson, 2006). En la localidad de estudio, esta especie se alimenta de las flores de siete especies de cactáceas columnares y cuatro agaváceas (Tabla 1).



**Figura 2.** Morfología del rostro y del cráneo de dos especies de murciélagos nectarívoros que coexisten en Zapotitlán Salinas, Puebla. A) y B) *Choeronycteris mexicana*; C) y D) *Leptonycteris yerbabuena*. Fotos de los murciélagos: Juan Cruzado, Cole y Wilson, 2006. Fotos de los cráneos: Myers *et al.*, 2022.

**Tabla 1.** Especies vegetales de las familias Cactaceae y Asparagaceae cuyas flores son visitadas por murciélagos en Zapotitlán Salinas, Puebla. Cm= *Choeronycteris mexicana*; Gs= *Glosophaga soricina*; Ln= *Leptonycteris nivalis*; Ly= *Leptonycteris yerbabuenae*.

Especie	Floración <sup>1</sup>	Murciélagos nectarívoros				Referencias
		Cm	Gs	Ln	Ly	
Asparagaceae						
<i>Agave kerchovei</i> Lem.	Enero – Abril	x			x	E. Pérez com.pers
<i>Agave macroacantha</i> Zucc.	Julio - Agosto	x			x	Arizaga <i>et al.</i> , 2000
<i>Agave marmorata</i> Roezl	Marzo – Abril	x			x	E. Pérez com.pers
<i>Agave potatorum</i> Zucc.	Agosto – Septiembre				x	Estrella-Ruiz, 2008
Cactaceae						
<i>Marginatocereus marginatus</i> (DC.) Backeb.	Febrero – Marzo	x			x	Dar <i>et al.</i> , 2006
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	Mayo – Julio	x			x	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1996; Sánchez-Collazo, 2020
<i>Pachycereus hollianus</i> (F.A.C.Weber ex J.M. Coult.) Buxb.	Julio – Agosto	x			x	E. Pérez com. pers.
<i>Pachycereus weberi</i> (J.M. Coult.) Backeb.	Diciembre – Febrero	x	x	x	x	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997b
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i> (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Byles & G.D. Rowley	Enero - Abril	x			x	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997b
<i>Stenocereus pruinosus</i> (Otto ex Pfeiff.) Buxb.	Mayo - Agosto	x			x	Cortés-Díaz, 1997
<i>Stenocereus stellatus</i> (Pfeiff.) Riccob.	Marzo - Agosto	x		x	x	Casas <i>et al.</i> , 1999

<sup>1</sup> Arias *et al.*, 2000; Weller, 2010.

Com.pers: Comentario personal de E. Pérez, Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis”

### 6.3. Análisis de correspondencia lineal

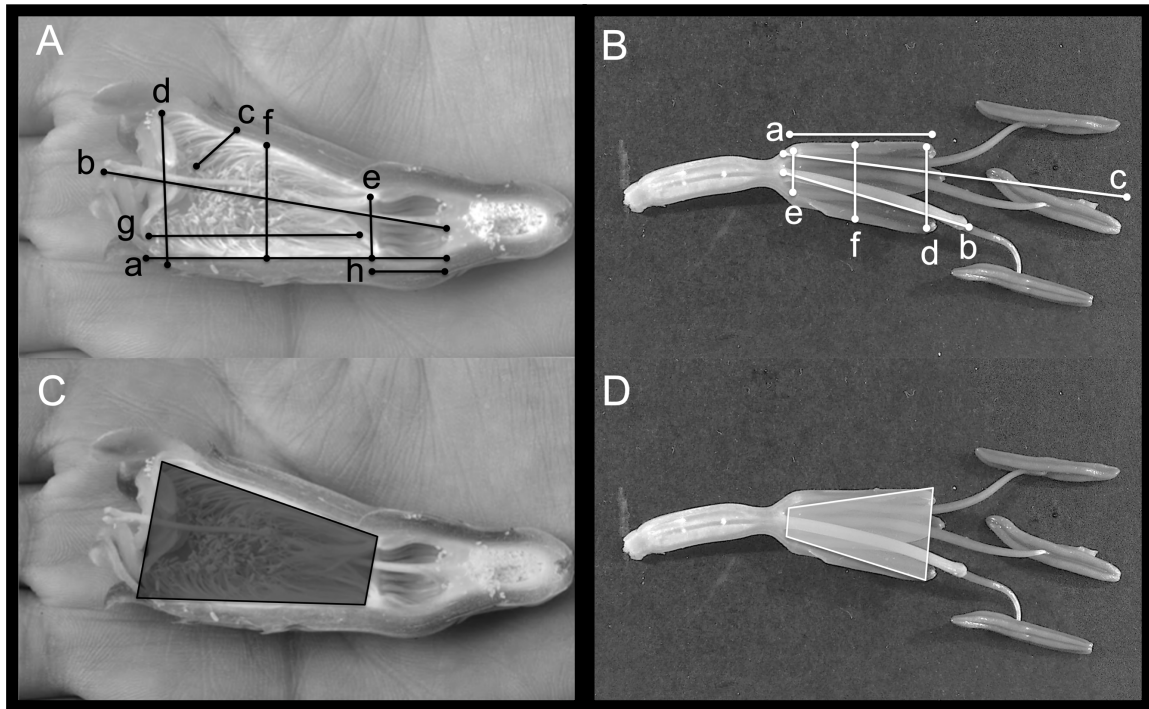
Se realizaron salidas al sitio de estudio en la época de floración de cada especie vegetal (Diciembre 2020 – Agosto 2021; Tabla 1). De cada especie vegetal se colectaron entre 20 y 24 flores de acuerdo con su disponibilidad (Tabla 2). Las flores colectadas se almacenaron en una solución de formaldehído - ácido acético glacial - alcohol etílico (FAA) (Aguilar-García *et al.*, 2018) y se llevaron al laboratorio para la medición de distintas variables morfométricas (medidas lineales y áreas). Para corroborar que la preservación de las flores en FAA no cambiaba su morfología, se aplicaron pruebas de *t*-student en dos caracteres florales (longitud del tubo floral y longitud del estilo), medidos en flores frescas y flores fijadas en FAA, de las especies *N. tetetzo*, *S. pruinosus* y *A. kerchovei*. No se encontraron diferencias significativas en los caracteres medidos (*Neobuxbaumia tetetzo*:  $t_{19} = 2.0106$ ,  $t_{19} = 2.161$   $P > 0.10$ ; *Stenocereus pruinosus*:  $t_{11} = 1.738$ ,  $t_{11} = 1.856$   $P > 0.10$ ; *Agave kerchovei*:  $t_{13} = 1.485$ ,  $t_{13} = 2.356$   $P > 0.10$ ). Por lo tanto, todas las muestras analizadas en este estudio fueron conservadas en FAA.

**Tabla 2.** Número de flores colectadas por cada una de las once especies vegetales.

<b>Especie</b>	<b>No. flores colectadas</b>	<b>Meses de colecta</b>
Asparagaceae		
<i>Agave kerchovei</i>	23	Febrero
<i>Agave macroacantha</i>	20	Mayo
<i>Agave marmorata</i>	20	Febrero y Marzo
<i>Agave potatorum</i>	20	Septiembre
Cactaceae		
<i>Marginatocereus marginatus</i>	20	Febrero y Marzo
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	20	Abril y Mayo
<i>Pachycereus hollianus</i>	20	Julio
<i>Pachycereus weberi</i>	20	Diciembre
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	20	Abril
<i>Stenocereus pruinosus</i>	24	Febrero y Marzo
<i>Stenocereus stellatus</i>	20	Junio

Debido a que las flores de los cactus columnares y los agaves presentan distinta morfología, las medidas tomadas fueron diferentes. En el caso de las flores de cactáceas se midió la longitud total del tubo floral (LTF), la longitud del tubo floral sin el nectario

(LTN), el diámetro del tubo floral en las zonas apical (DET), media (DMT) y basal (DBT; a la altura del nectario), la longitud total del estilo (LES), la longitud del estambre (LET; promedio de 20 estambres), la longitud de la cámara nectaria (LCN; Fig. 3A). Además, se midió la circunferencia del tubo floral en las zonas apical (CET), media (CMT) y basal (CBT). Por último, se estimó el área del tubo floral en vista frontal de las partes apical (AET), media (AMT) y basal (ABT), así como el área lateral total del tubo floral (ATB; Fig. 3C) (CITAS de las medidas). El área en vista lateral se estimó empleando la ecuación del trapecio. Por su parte, en las flores de agaváceas se midió el diámetro del tubo floral en las zonas apical, media y basal, así como la longitud total de la corola, del estilo y de los estambres (Fig. 3B). Además, se midieron las mismas circunferencias y áreas en vista frontal y lateral que en las flores de cactáceas (Fig. 3D). Cabe recalcar que en las agaváceas no se midió la longitud del tubo floral sin la cámara nectaria, ni la longitud de la cámara nectaria debido a que esta estructura no se presenta en este grupo.

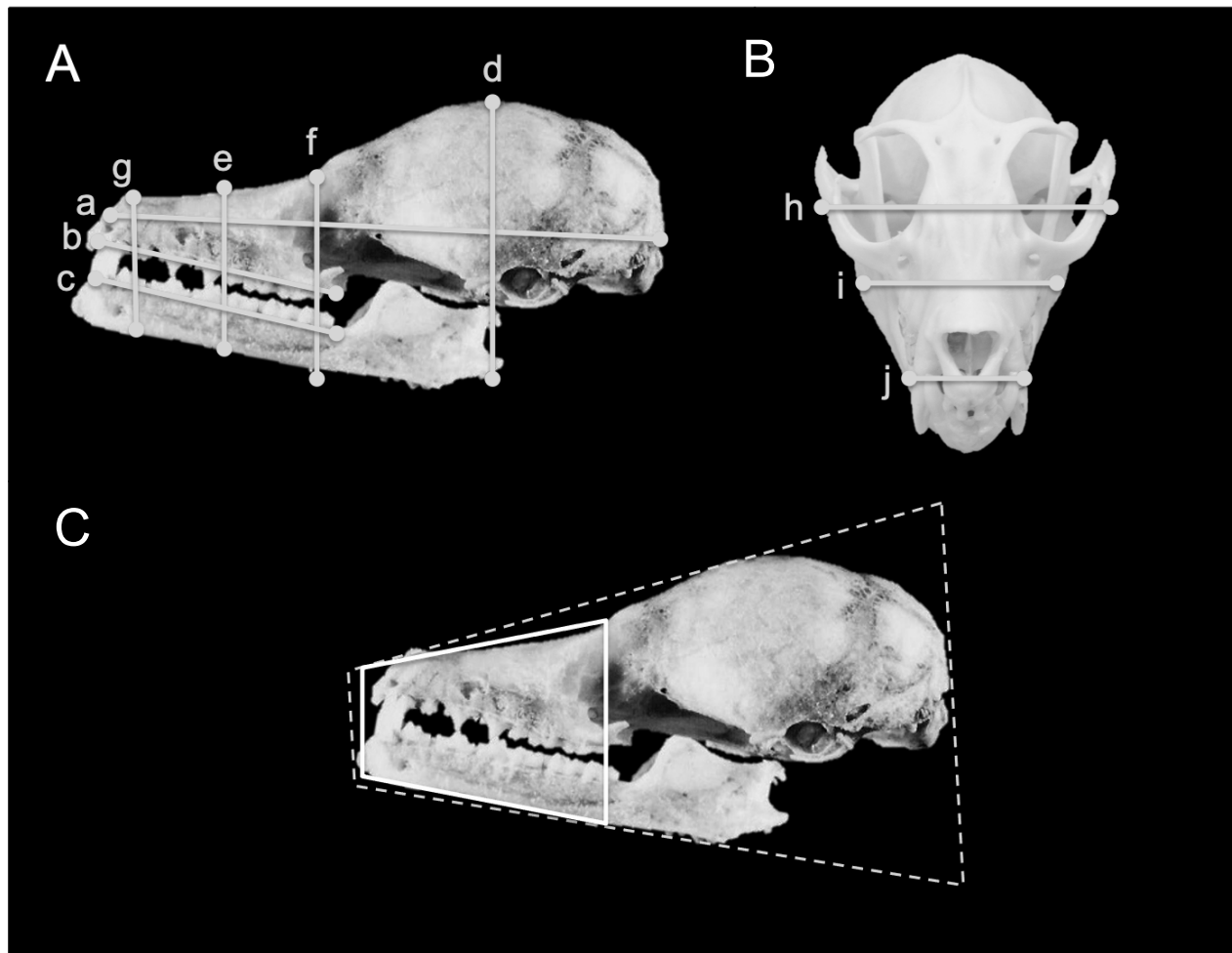


**Figura 3.** Medidas morfométricas lineales de las flores de cactáceas y agaváceas visitadas por *L. yerbabuena* y *C. mexicana* en la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. A: Cactáceas y B: Agaves: Longitud del tubo floral (a; LTF), longitud total del estilo (b; LES), longitud del estambre (c; LET), diámetro, circunferencia y área del tubo floral en la zona apical (d; DET, CET, AET, respectivamente), a la altura del nectario o zona basal (e; DBT, CBT, ABT, respectivamente) y en la zona media (f; DMT, CMT, AMT). En C y D se muestra el trapecio a partir del cual se estimó el área del tubo floral en vista lateral (ATB). Medidas morfométricas tomadas únicamente en cactáceas: longitud total del tubo floral sin el nectario (g; LTN) y longitud de la cámara nectararia (h; LCA).

En el caso de los murciélagos, se trabajó con cráneos preservados en dos colecciones científicas: Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la UNAM (Universidad Nacional Autónoma de México); Colección Mastozoológica del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAX), IPN (Instituto Politécnico Nacional) (Anexo 1). Se emplearon cráneos de estos organismos ya que, en murciélagos nectarívoros, es a

través de esta estructura que se puede obtener información sobre su especialización hacia los recursos florales (Clairmont, 2013).

Se realizó la comparación de la longitud de la cabeza entre organismos vivos (datos previamente tomados; Sánchez-Collazo, 2020) y los cráneos de ambas especies de murciélagos a partir de una *t*-Student y no se encontraron diferencias significativas (*L. yerbauena*:  $t=2.201$ ,  $g.l.= 15$ ,  $P>0.10$ ; *C. mexicana*:  $t= 2.036$ ,  $g.l.=29$ ,  $P>0.10$ ). De cada especie de murciélago se midieron los cráneos de 31 ejemplares distintos (31 cráneos x 2 especies= 62 cráneos), recolectados en distintas localidades dentro de la “Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán”. De cada ejemplar se midieron las longitudes totales del cráneo (LCR), de la hilera de dientes de la maxila (LMA) y de la hilera de dientes del dentario (LDE); la altura del cráneo al nivel del proceso angular (DPA), del primer (DPM) y tercer molar (DTM), y el borde interior de los caninos (DCA). Así como el ancho del cráneo en la zona más ancha de los arcos cigomáticos (DCF), el ancho del cráneo en el inicio de los arcos cigomáticos (DMF) y entre el borde de los caninos (DAF; Fig. 4A). Además, se obtuvieron cuatro medidas de la circunferencia y área de los cráneos en vista lateral: al nivel del proceso angular (CPA y APA, respectivamente), del primer (CPM Y APM) y el tercer molar (CTM y ATM) y de los caninos (CCA y ACA); en vista frontal se midieron tres medidas de la circunferencia y el área entre el borde de los caninos (CAF y AAF) a la altura de del inicio de los arcos cigomáticos (CMF y AMF), y de la zona más ancha de los arcos cigomáticos (CCF y ACF). Finalmente, en vista lateral se estimará el área total del cráneo (ATC) y el área de la zona del rostro y el dentario (ATR; Fig. 4B) (modificado de: Sánchez-Collazo, 2020; Kobayashi *et al.*, 2018). Las estimaciones de área en vista lateral se realizarán empleando la fórmula del trapecio, tal y como se explicó para las especies vegetales.



**Figura 4.** Medidas de morfometría tradicional que se midieron en los cráneos de los murciélagos *Leptonycteris yerbabuenae* y *Choeronycteris mexicana*. A) Medidas lineales de los cráneos en vista lateral y B) frontal: a) longitud total del cráneo (LCR), b) longitud total de la hilera de dientes de la maxila (LMA), c) longitud total de la hilera de dientes del dentario (LDE), diámetro, circunferencia y área del cráneo d) al nivel del proceso angular (DPA; CPA; APA, respectivamente), e) al nivel del primer molar (DPM, CPM, APM), f) al nivel del tercer molar, g) en el borde interior de los caninos (DCA, CCA, ACA), h) en la zona más ancha de los arcos cigomáticos, (DCF, CCF, ACF) i) en el inicio de los arcos cigomáticos (DMF, CMF, AMF), y j) entre los caninos (DAF, CAF, AAF). C) Áreas de los cráneos de las especies de murciélagos en vista lateral: área total del cráneo (línea punteada; ATC) y área de la zona del rostro y del dentario (línea continua; ATR).

Para caracterizar morfológicamente a las flores se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando todas las medidas de las once especies en conjunto. Además, para determinar si existen diferencias entre las once especies en cada uno de los caracteres morfológicos, se realizó un ANOVA de un factor, donde la especie se tomó como factor fijo para cada medida morfológica tomada. También se realizó una prueba de Tukey para delimitar las diferencias entre especies.

En el caso de los murciélagos se realizó también un análisis de componentes principales (PCA) para caracterizar morfológicamente los cráneos de ambas especies (Guitérrez-Blando, 2015), además se realizaron pruebas de *t*-student para muestras independientes para determinar si existían diferencias entre las especies de murciélago. Esto se realizó para cada carácter morfológico.

Para determinar la asociación morfológica entre los cráneos y las flores de las especies vegetales con características quiropterofílicas, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson entre todos los pares de caracteres florales – craneales medidos (Murúa y Espíndola, 2014). Además, se utilizó la magnitud del coeficiente de correlación modificada, propuesta por Hernández-Lalinde *et al.* (2018), para determinar la intensidad de la interacción ( $r=0$ : Correlación nula,  $r=0.1-0.39$ : Correlación débil,  $r=0.40-0.59$ : Correlación moderada,  $r=0.60-0.99$ : Correlación fuerte,  $r=1$ : Correlación perfecta; Hernández-Lalinde *et al.*, 2018). En este trabajo se consideró que, si las especies vegetales presentaban un gran número de correlaciones significativas con intensidad moderada a fuerte, se presenta una relación más estrecha con la especie de murciélago, mientras que si presentaba pocas correlaciones podemos considerar una relación ocasional entre el murciélago y la especie de planta (Rosas-Guerrero *et al.*, 2011).

#### **6.4. Análisis de correspondencia con morfometría geométrica**

Para definir la forma tanto de las flores de las once especies vegetales como de los cráneos de los murciélagos, se utilizó la metodología estándar empleada en la morfometría geométrica. Ésta consiste en emplear puntos de referencia conocidos como marcas (*landmarks*) y semimarcas (*semi-landmarks*). Las marcas son puntos anatómicos específicos fácilmente localizables sobre una estructura biológica (o una imagen de ella; cuando se trabaja en dos dimensiones; Jaramillo, 2011). Por su parte, las semi-marcas

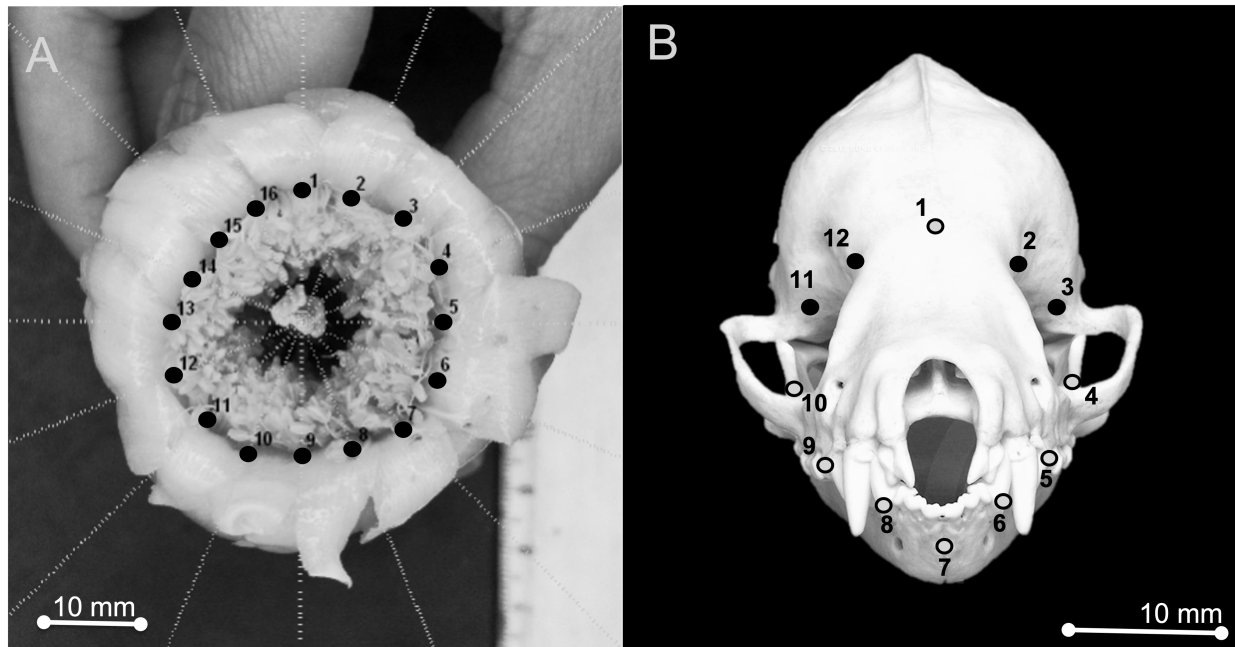
son puntos localizados en una curva o borde de una estructura de acuerdo con la posición de otras marcas en ella (Bookstein, 1996).

En primer lugar, se planteó un set fotográfico en el cual se utilizó una cámara Nikon COOLPIX S2600 con un lente Nikkor 5x, se colocaron dos soportes uno para las fotografías en vista lateral que incluía un aro de luz y el segundo era un tripee que permitió colocar la cámara en vista frontal al cráneo. Se colocó un fondo negro para las flores y un ladrillo de espuma floral color verde oscuro como fondo para los cráneos, esto con el fin de mantener a los cráneos en una posición estable al momento de la toma de fotografías. La distancia entre la cámara y las flores y los cráneos en vista lateral y en el caso de las flores también en vista frontal fue de 15 cm, mientras que en vista frontal en el caso de los cráneos fue de 8 cm.

Las marcas y semi-marcas de las flores, de las 11 especies vegetales visitadas por los murciélagos, se establecieron a partir de imágenes de cada una de ellas. Se realizaron dos análisis distintos de la forma, uno de la vista frontal y otro de la vista lateral. Debido a que solo las flores de las cactáceas columnares presentan un tubo floral bien definido, los análisis de morfometría geométrica para evaluar la variación en la forma frontal de las flores solamente se realizaron en el grupo de las cactáceas. Para ello, se tomaron fotografías utilizando el set fotográfico descrito anteriormente, en vista frontal de las 136 flores. En cada flor se colocaron 2 marcas y 14 semi-marcas para delimitar el contorno del tubo floral; Tabla 3; Fig. 5A).

**Tabla 3.** Descripción de la configuración de marcas (M) y semi-marcas (SM) en las flores de las especies quiropterofílicas para analizar la correspondencia morfológica en vista frontal y lateral con el cráneo de los murciélagos que las visitan.

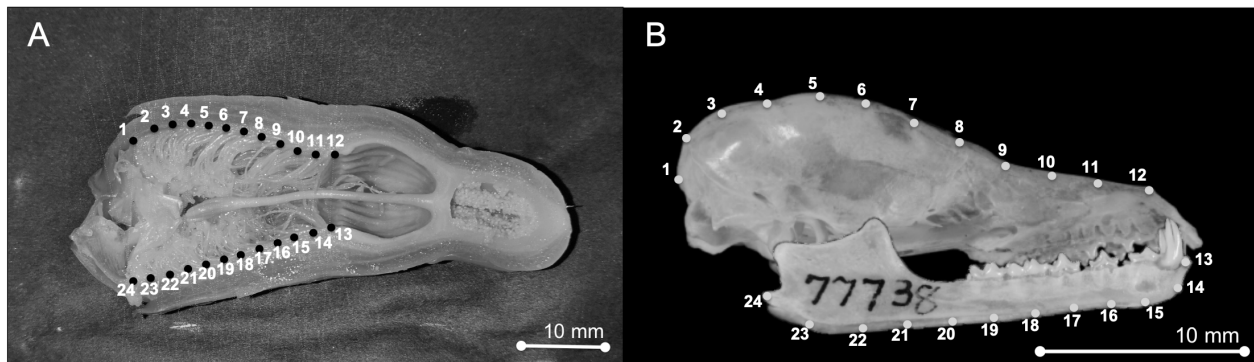
Tipo de marca	Descripción
<b>Vista frontal</b>	
M1	Inicio superior de la apertura floral
SM2-8; SM10-SM16	Contorno del tubo floral
M9	Inicio inferior de la apertura floral
<b>Vista lateral</b>	
M1	Límite del eje floral superior
SM2-SM11	Contorno superior del tubo floral
M12	Borde exterior superior de la cámara nectaria
M13	Borde exterior inferior de la cámara nectaria
SM14-SM23	Contorno inferior del tubo floral
M24	Límite del eje floral inferior



**Figura 5.** Distribución de las marcas y semi-marcas empleadas para determinar la forma frontal de A) las flores de las cactus, y B) Configuración de marcas (gris) y semi-marcas (negro) para describir la forma de la vista frontal del cráneo de las dos especies de murciélagos que las visitan. Fotografía del cráneo de *L. yerbabuena*: Bone Clones. Inc. (2017).

Por otro lado, el análisis de la vista lateral se realizó tanto en cactáceas como en agaváceas. Las 219 flores previamente recolectadas se cortaron longitudinalmente y fueron fotografiadas en vista lateral. En la imagen lateral de cada flor se colocaron 4 marcas y 20 semi-marcas, delimitando la forma interna del tubo floral. (Tabla 3; Fig. 6A).

En el caso de los murciélagos, se tomaron fotografías de cada cráneo en vista frontal y lateral para el primer y segundo análisis, respectivamente. Para el primer análisis se colocarán 12 marcas para delimitar la forma frontal (Tabla 4; Fig. 5B) y para el segundo análisis se colocarán 24 marcas y semi-marcas para delimitar su forma lateral (Tabla 4; Fig. 6B).



**Figura 6.** Distribución de las marcas (1,12,13 y 24) y semi-marcas (2-11 y 14-23) empleadas para determinar la forma lateral de A) las flores de las especies quiropterofílicas, y B) Configuración de marcas (1,12,13 y 24) y semimarcas (2-11 y 14-23) para describir la forma de la vista lateral del cráneo de las dos especies de murciélagos que las visitan.

**Tabla 4.** Descripción de la configuración de marcas (M) y semi-marcas (SM) en los cráneos de *L. yerbabuena* y *C. mexicana* para analizar la correspondencia morfológica frontal y lateral.

<b>Tipo de marca</b>	<b>Descripción</b>
<b>Vista frontal</b>	
M1	Centro de la región superior frontal del cráneo
SM2-SM3; SM11-12	Unión de la región frontal del cráneo con el coronoides
M4; M10	Esquina interior del coronoides
M5; M9	Punta del primer pre-molar
M6; M8	Base del último incisivo
M7	Punto central de la mandíbula inferior
<b>Vista lateral</b>	
M1	Inicio de la cúpula craneal (unión posparietal-supraoccipital)
SM2-SM11	Contorno superior del cráneo
M12	Inicio del pre-maxilar (unión premaxilar-nasal)
M13	Inicio de la hilera de dientes dentario
SM14-SM23	Contorno inferior del cráneo
M24	Final de la mandíbula

Para establecer la forma de ambas estructuras, tanto en las fotografías de las flores como en las de los cráneos se siguieron los siguientes procedimientos. Con el programa Makefan8 se colocaron dos peines, uno en la parte superior y otro en la parte inferior del tubo floral, en el caso de las flores; y en los murciélagos se colocaron de igual manera dos peines, uno en la zona del cráneo y el otro en el área de la mandíbula. En vista frontal se colocó un círculo a partir de dos marcas tanto para las flores como para los cráneos. Las marcas y semi-marcas se digitalizaron en las imágenes de cada estructura (*i.e.* flores y cráneos) utilizando el programa tpsDig2 2.26.

Empleando el programa CoordGen6 se realizó un análisis generalizado de Procrustes donde se eliminaron los efectos de la localización, la orientación y el tamaño, (Zelditch, 1996; Gutiérrez-Blando, 2015). Este análisis consiste en los siguientes tres pasos: 1) cada configuración de puntos (*i.e.*, conjunto de marcas que reflejan la forma en cada fotografía) se centra en el origen del sistema de coordenadas y luego se ajusta a una unidad de tamaño común; 2) las configuraciones escaladas se sobreponen, de tal

modo que coincidan sus centros de gravedad (centroides) y, 3) las imágenes se rotan hasta minimizar las distancias entre cada individuo para obtener una configuración promedio, utilizando el criterio matemático de los mínimos cuadrados. Posteriormente, las coordenadas Procrustes serán transformadas en coordenadas numéricas (Morgan, 2009; García y Sánchez-González, 2013).

La información de la forma (*shape*) de las flores se empleó para hacer tres análisis de componentes principales (PCA) para caracterizar la forma de las flores; el primero con todas las especies en conjunto, el segundo utilizando solo las flores de las agaváceas y el tercero utilizando solo a las cactáceas. Además, se realizó un análisis de variables canónicas (CVA) donde el criterio de grupo fue la especie vegetal con distancias de Mahalanobis, para determinar la existencia de diferencias en la forma de las flores de las 11 especies vegetales analizadas. Estos análisis se realizaron por separado, tanto para la forma frontal, como para la forma lateral.

Con la información de la forma (*shape*) de los murciélagos se realizaron los mismos análisis que en el caso de las flores donde también el criterio de separación de grupos también fue la especie de murciélago.

Posteriormente, se realizó un Análisis de mínimos cuadrados parciales en dos bloques (2B-PLS, por sus siglas en inglés) entre cada especie de murciélago y cada especie vegetal por separado, utilizando la forma craneal y la forma de las 11 especies vegetales para determinar cuál forma floral de las especies de cactáceas y agaváceas tiene una correspondencia o complementariedad más estrecha con la forma craneal de cada especie de murciélago (Acosta-Vázquez, 2019).

Todos los análisis tanto de la caracterización morfológica de las flores y de los cráneos y de la asociación entre los mismos se realizaron en el programa MorphoJ.

## 7. Resultados

En general, en este estudio se encontró que las flores de *Marginatocereus marginatus* fueron las más pequeñas en 10 de las medidas morfométricas, mientras que *Pilosocereus chrysacanthus* presentó el mayor valor en diez de las medidas morfométricas. En la cuestión de los cráneos, se presentaron diferencias significativas en 25 de las 26 medidas morfométricas; *Choeronycteris mexicana* tuvo las longitudes de mayor tamaño, mientras que *Leptonycteris yerbabuena* los diámetros, circunferencias y áreas.

En el caso de las correlaciones entre flores y cráneos, *C. mexicana* presentó 68 correlaciones significativas con las once especies vegetales, mientras que *L. yerbabuena* presentó 45 correlaciones significativas con seis de las once especies quiropterofílicas, en relación con la forma, no se encontró ninguna asociación significativa entre la forma del cráneo de ambas especies de murciélagos y la forma floral de las once especies vegetales.

### **7.1. Caracterización morfológica de las flores con base en la morfometría tradicional**

Las especies del género *Agave* tuvieron una longitud promedio del tubo floral de  $25.74 \pm 1.15$  mm (15.68 – 45.76 mm), mientras que en las cactáceas columnares (tomando en cuenta la cámara nectaria) esa variable midió  $42.90 \pm 1.31$  mm (15.85 – 72.12 mm). La cactácea columnar *Pachycereus weberi* tuvo una longitud del tubo floral significativamente más grande en comparación con el resto de las especies vegetales. Por el contrario, *Agave kerchovei*, *Agave marmorata*, *Agave macroacantha* y la cactácea *Marginatocereus marginatus* presentaron una longitud del tubo floral significativamente más pequeña. La longitud del tubo floral del agave *Agave potatorum* y el cactus *Pachycereus hollianus* tuvo valores intermedios y fue similar entre ellas. La longitud del tubo floral de las especies restantes también tuvo valores intermedios, pero significativamente diferente entre ellas ( $F_{10, 208} = 328$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 7). En las cactáceas, la longitud promedio del tubo floral excluyendo la cámara nectaria fue de  $30.94 \pm 0.94$  mm (9.38 – 52.97 mm). Este carácter fue significativamente mayor en las cactáceas *Pachycereus weberi* y *Pilosocereus chrysacanthus*, mientras que *M. marginatus* tuvo el valor significativamente más pequeño ( $F_{6, 137} = 186.7$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 5).

En agaváceas, la longitud promedio del estilo fue de  $24.78 \pm 0.91$  mm (12.76 – 48.67 mm), mientras que en cactáceas fue de  $44.57 \pm 1.54$  mm (15.90 – 77.75 mm). La cactácea *Pilosocereus chrysacanthus* tuvo una longitud del estilo significativamente mayor en comparación con el resto de las especies vegetales estudiadas. *Pachycereus hollianus*, otra cactácea columnar, presentó valores intermedios; mientras que los agaves *A. marmorata*, *A. potatorum* y el cactus *M. marginatus* tuvieron una longitud del estilo significativamente más pequeña ( $F_{10, 215} = 228$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 5).

La longitud promedio de los estambres en los agaves fue de  $30.30 \pm 1.25$  (13.87 – 50.6 mm) y en las cactáceas fue de  $13.58 \pm 0.58$  mm (5.04 – 30.04 mm). *Agave marmorata* tuvo los estambres significativamente más largos en comparación con todas las otras especies vegetales ( $F_{10, 215} = 167.6$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 7). Los cactus columnares *Pachycereus weberi*, *M. marginatus* y *S. stellatus* presentaron los estambres significativamente más cortos. La longitud de los estambres de *S. stellatus* y *Neobuxbaumia tetetzo* no difirió significativamente, a pesar de que en esta última los estambres tienen una longitud intermedia ( $F_{10, 215} = 167.6$ ,  $P > 0.05$ ; Tabla 5).

**Tabla 5.** Medidas morfométricas tradicionales (longitudes) de las especies vegetales colectadas. Letras distintas indican diferencias significativas entre especies ( $p < 0.05$ ) para una variable floral determinada.

Especie (N)	Longitud (mm $\pm$ e.e.)				
	Tubo floral (con la cámara nectaria)	Tubo floral sin la cámara nectaria*	Estilo	Estambres	Cámara nectaria*
Asparagaceae					
<i>Agave kerchovei</i> (23)	20.84 $\pm$ 0.50 <sup>F</sup>	-	39.28 $\pm$ 1.52 <sup>D</sup>	23.15 $\pm$ 1.18 <sup>BC</sup>	-
<i>Agave marmorata</i> (20)	18.53 $\pm$ 0.38 <sup>F</sup>	-	20.06 $\pm$ 0.89 <sup>F</sup>	37.05 $\pm$ 1.09 <sup>A</sup>	-
<i>Agave macroacantha</i> (20)	21 $\pm$ 0.23 <sup>F</sup>	-	41.16 $\pm$ 0.36 <sup>D</sup>	17.88 $\pm$ 0.30 <sup>DE</sup>	-
<i>Agave potatorum</i> (20)	44.23 $\pm$ 0.18 <sup>D</sup>	-	18.78 $\pm$ 0.26 <sup>F</sup>	21.08 $\pm$ 0.30 <sup>DC</sup>	-
Cactaceae					
<i>Marginatocereus marginatus</i> (20)	21.16 $\pm$ 0.62 <sup>F</sup>	15.03 $\pm$ 0.60 <sup>D</sup>	19.84 $\pm$ 0.54 <sup>F</sup>	7.10 $\pm$ 0.33 <sup>G</sup>	6.27 $\pm$ 0.24 <sup>F</sup>
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (20)	31.67 $\pm$ 0.52 <sup>E</sup>	22.43 $\pm$ 0.43 <sup>C</sup>	29.90 $\pm$ 0.75 <sup>E</sup>	11.12 $\pm$ 0.42 <sup>F</sup>	10.35 $\pm$ 0.36 <sup>D</sup>
<i>Pachycereus hollianus</i> (20)	50.80 $\pm$ 1.46 <sup>D</sup>	37.47 $\pm$ 1.10 <sup>B</sup>	52.50 $\pm$ 1.75 <sup>C</sup>	20.38 $\pm$ 0.52 <sup>DB</sup>	15.34 $\pm$ 0.48 <sup>B</sup>
<i>Pachycereus weberi</i> (20)	63.08 $\pm$ 1.09 <sup>A</sup>	42.52 $\pm$ 0.83 <sup>A</sup>	58.32 $\pm$ 1.48 <sup>B</sup>	7.60 $\pm$ 0.34 <sup>G</sup>	21.06 $\pm$ 0.34 <sup>A</sup>
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i> (20)	57.21 $\pm$ 1.05 <sup>B</sup>	44.21 $\pm$ 0.96 <sup>A</sup>	68.79 $\pm$ 1.30 <sup>A</sup>	24.60 $\pm$ 0.80 <sup>B</sup>	12.05 $\pm$ 0.41 <sup>C</sup>
<i>Stenocereus pruinosus</i> (24)	50.94 $\pm$ 1.04 <sup>C</sup>	34.88 $\pm$ 0.87 <sup>B</sup>	54.93 $\pm$ 1.01 <sup>BC</sup>	16.89 $\pm$ 0.68 <sup>E</sup>	16.64 $\pm$ 0.35 <sup>B</sup>
<i>Stenocereus stellatus</i> (20)	31.13 $\pm$ 0.79 <sup>E</sup>	23.20 $\pm$ 0.75 <sup>C</sup>	29.92 $\pm$ 1.13 <sup>E</sup>	9.07 $\pm$ 0.41 <sup>FG</sup>	8.36 $\pm$ 0.35 <sup>E</sup>

\*Las flores de las agaváceas no cuentan con cámara nectaria., por lo que para este grupo vegetal solo se contó con tres medidas florales de longitud.

En el caso de las cactáceas columnares, la longitud promedio de la cámara nectaria fue de 12.83  $\pm$  0.44 mm (4.46 – 23.65 mm). Este caracter fue significativamente distinto entre todas las especies, excepto en los cactus *P. hollianus* y *S. pruinosus*, en las que dicha variable no difirió significativamente entre sí. La cámara nectaria significativamente más larga se presentó en *P. weberi*, mientras que la más pequeña se registró en *M. marginatus* ( $F_{6, 137} = 209.3$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 5).

El diámetro y la circunferencia de la zona apical del tubo floral de las flores de agaváceas midieron en promedio  $16.41 \pm 0.45$  mm (6.41 – 21.78 mm) y  $51.55 \pm 1.43$  mm (20.14 – 68.42 mm), respectivamente. En las cactáceas, el diámetro y la circunferencia promedio de la parte apical del tubo floral midieron  $20.18 \pm 0.76$  mm (3.41 – 38.23 mm) y  $63.40 \pm 2.39$  mm (10.71 – 120.10 mm), respectivamente. Cuatro especies de cactáceas columnares, *Pachycereus hollianus*, *P. weberi*, *Pi. chrysacanthus* y *S. pruinus* tuvieron un diámetro y circunferencia apical significativamente más grandes que el resto de las especies; mientras que el cactus *M. marginatus* presentó los valores significativamente más pequeños en ambas variables (diámetro apical del tubo floral:  $F_{10, 208} = 152.7$ ,  $P < 0.001$ ; circunferencia apical del tubo floral:  $F_{10, 215} = 152.1$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 6).

En las agaváceas, la zona media del tubo floral tuvo un diámetro y circunferencia promedio de  $7.47 \pm 0.41$  mm (3.00 – 14.58 mm) y  $23.58 \pm 1.29$  mm (9.42 – 45.80 mm), respectivamente. En las cactáceas, el diámetro y la circunferencia promedio de la zona media del tubo floral midieron  $15.82 \pm 0.57$  mm (2.97 – 30.71 mm) y  $46.49 \pm 1.98$  mm (9.33 – 96.48 mm), respectivamente. Los cactus columnares *Pachycereus hollianus* y *Pi. chrysacanthus* tuvieron un diámetro y circunferencia de la zona media del tubo floral significativamente mayores al resto de las especies. Por el contrario, el valor significativamente más pequeño para ambas variables se observó en la cactácea *M. marginatus* (diámetro:  $F_{10, 215} = 90.34$ ,  $P < 0.001$ ; circunferencia:  $F_{10, 215} = 37.93$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 6).

El diámetro y la circunferencia promedio del tubo floral de las agaváceas en su parte basal midió  $9.60 \pm 0.66$  mm (2.65 – 18.77 mm) y  $30.15 \pm 2.08$  mm (8.33 – 58.97 mm), respectivamente. En las cactáceas, el diámetro basal promedio del tubo floral fue de  $7.43 \pm 0.23$  mm (2.84 – 24.10 mm) y la circunferencia basal fue de  $26.56 \pm 0.96$  mm (8.92 – 75.71 mm). Tanto el diámetro como la circunferencia del tubo floral en su parte basal fueron significativamente más grandes en la cactácea *Pilosocereus chrysacanthus* en comparación con el resto de las especies vegetales. Por el contrario, las cuatro especies de *Agave* y la cactácea *M. marginatus* tuvieron los valores significativamente más pequeños en ambas variables (diámetro basal:  $F_{10, 215} = 29.62$ ,  $P < 0.001$ ; circunferencia basal:  $F_{10, 215} = 64.71$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 6).

En promedio, el área apical del tubo floral de las agaváceas fue de  $224.55 \pm 10.63$  mm<sup>2</sup> (32.27 – 372.57 mm<sup>2</sup>), mientras que el de las cactáceas fue de  $381.18 \pm 23.16$  mm<sup>2</sup> (9.13 – 1147.89 mm<sup>2</sup>). El área apical del tubo floral de las cactáceas *P. hollianus*, *P. weberi*, *Pi. chrysacanthus* y *S. pruinosus* fue significativamente mayor al de todas las especies vegetales restantes. En contraste, el cactus columnar *M. marginatus* tuvo un área apical del tubo floral significativamente menor al del resto de las especies ( $F_{10, 215} = 86.33$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 9). El área media del tubo floral midió en promedio  $54.38 \pm 5.27$  mm<sup>2</sup> (7.07 – 166.96 mm<sup>2</sup>) en las agaváceas y  $231.08 \pm 6.93$  mm<sup>2</sup> (6.93 – 740.71 mm<sup>2</sup>) en las cactáceas. Esta variable fue significativamente mayor en las flores del cactus *Pi. chrysacanthus* y tuvo el valor significativamente más bajo en el agave *A. marmorata* y el cactus *M. marginatus* ( $F_{10, 215} = 68.01$ ,  $P < 0.001$ ). El área del tubo floral en la región basal fue de  $100.34 \pm 10.45$  mm<sup>2</sup> (5.52 – 276.71 mm<sup>2</sup>) en las cactáceas columnares y de  $49.18 \pm 4.01$  mm<sup>2</sup> (6.33 – 456.17 mm<sup>2</sup>) en las agaváceas. El área basal del tubo floral de la cactácea *P. weberi* fue significativamente mayor al resto de las especies; mientras que el de las agaváceas *A. marmorata* y *A. macroacantha* tuvo los valores significativamente más pequeños ( $F_{10, 215} = 63.82$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 6).

Finalmente, el área del tubo floral de los agaves en vista lateral midió en promedio  $151.76 \pm 16.76$  mm<sup>2</sup> (90.68 – 589.77 mm<sup>2</sup>), mientras que en los cactus fue de  $465.42 \pm 23.84$  mm<sup>2</sup> (33.67 – 1212.90 mm<sup>2</sup>). El área lateral del tubo floral de los cactus *P. weberi* ( $715.02 \pm 26.16$ ) y *P. hollianus* ( $675.57 \pm 40.93$ ) fue significativamente más grande al del resto de las especies; por el contrario, la cactácea columnar *M. marginatus* tuvo los valores significativamente más bajos en esa variable ( $72.54 \pm 4.68$ ;  $F_{10, 215} = 163.8$ ,  $P < 0.001$ ; Tabla 6).

De las cuatro especies de *Agave*, *A. marmorata* tuvo los valores promedio más bajos en ocho de los 13 caracteres medidos: longitud del tubo floral; diámetro, circunferencia y área del tubo floral, tanto de la parte apical como de la zona media; así como área del tubo floral en vista lateral (Tablas 5 y 6). Por su parte, *A. macroacantha* presentó las menores dimensiones en la longitud de los estambres, así como en el diámetro, circunferencia y área basales del tubo floral. Por otro lado, *A. potatorum* tuvo el valor más bajo en la longitud del estilo, a la vez que los valores más altos en 11 de los 13 caracteres medidos: longitud del tubo floral; diámetro, circunferencia y área apicales,

medias y basales, así como área lateral del tubo floral. Los valores promedio más altos en la longitud de los estambres y del estilo se observaron en *A. marmorata* y *A. macroacantha*, respectivamente (Tablas 5 y 6).

Por otro lado, de las siete especies de cactáceas incluidas en el análisis, *M. marginatus* presentó las medidas más pequeñas en los 15 caracteres morfológicos. *Pachycereus weberi* tuvo los valores más altos en tres de los 15 caracteres morfológicos medidos: longitud total del tubo floral y de la cámara nectaria, así como área basal del tubo floral. Finalmente, *Pilosocereus chrysacanthus* presentó los valores más altos en los 12 caracteres morfológicos restantes (Tablas 5 y 6)

**Tabla 6.** Medidas morfométricas tradicionales de las flores de 11 especies vegetales quiropterofilicas. Letras distintas indican diferencias significativas entre especies para una variable floral determinada.

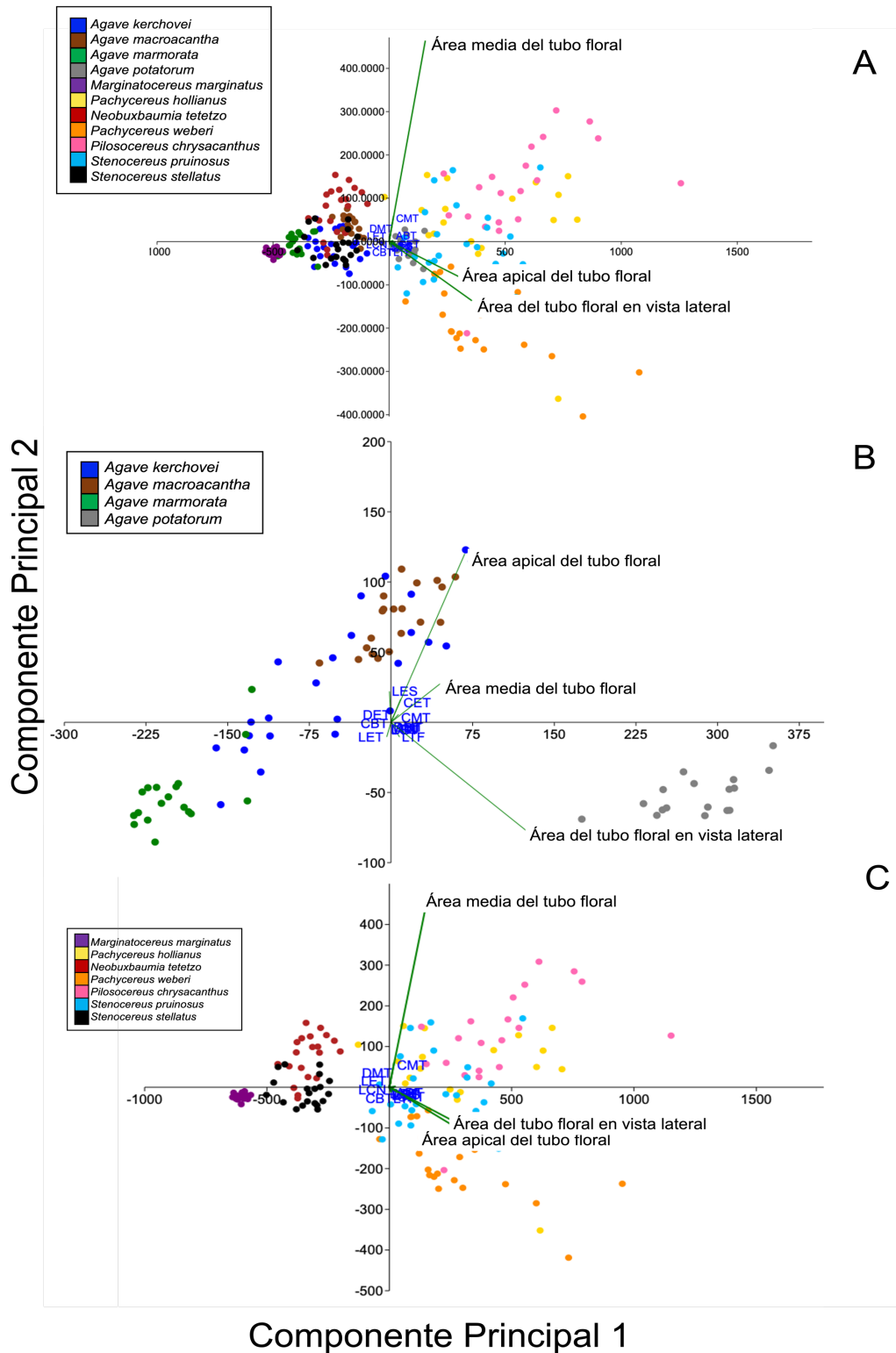
Especie	Diámetro del tubo floral (mm ± e.e.)			Circunferencia del tubo floral (mm ± e.e.)			Área del tubo floral (mm <sup>2</sup> ± e.e.)			
	Apical	Medio	Basal	Apical	Medio	Basal	Apical	Medio	Basal	Vista lateral
Asparagaceae										
<i>A. kerchovei</i> (23)	16.85 ± 0.58 <sup>CD</sup>	11.73 ± 0.40 <sup>EF</sup>	4.08 ± 0.14 <sup>C</sup>	52.95 ± 1.82 <sup>CD</sup>	37.21 ± 1.28 <sup>DE</sup>	12.79 ± 0.46 <sup>D</sup>	228.90 ± 15.22 <sup>B</sup>	110.83 ± 7.24 <sup>F</sup>	13.42 ± 0.98 <sup>E</sup>	218.68 ± 9.22 <sup>D</sup>
<i>A. marmorata</i> (20)	10.33 ± 0.48 <sup>F</sup>	9.25 ± 0.41 <sup>F</sup>	3.88 ± 0.18 <sup>C</sup>	32.46 ± 1.50 <sup>F</sup>	29.06 ± 1.28 <sup>F</sup>	12.19 ± 0.55 <sup>D</sup>	87.27 ± 8.59 <sup>DE</sup>	69.70 ± 5.85 <sup>GH</sup>	12.30 ± 1.13 <sup>EF</sup>	131.72 ± 5.61 <sup>E</sup>
<i>A. macroacantha</i> (20)	18.81 ± 0.26 <sup>B</sup>	14.98 ± 0.18 <sup>CD</sup>	3.73 ± 0.15 <sup>C</sup>	59.09 ± 0.83 <sup>BC</sup>	47.09 ± 0.57 <sup>C</sup>	11.72 ± 0.47 <sup>D</sup>	278.93 ± 7.82 <sup>BC</sup>	176.81 ± 4.23 <sup>EF</sup>	11.27 ± 0.95 <sup>F</sup>	236.86 ± 4.63 <sup>D</sup>
<i>A. potatorum</i> (20)	19.73 ± 0.22 <sup>B</sup>	16.63 ± 0.19 <sup>BC</sup>	4.39 ± 0.12 <sup>C</sup>	61.99 ± 0.70 <sup>B</sup>	52.24 ± 0.61 <sup>C</sup>	13.78 ± 0.37 <sup>D</sup>	306.56 ± 6.91 <sup>B</sup>	217.75 ± 5.18 <sup>CD</sup>	15.32 ± 0.78 <sup>E</sup>	533.44 ± 7.39 <sup>C</sup>
Cactaceae										
<i>M. marginatus</i> (20)	5.44 ± 0.20 <sup>G</sup>	5.50 ± 0.27 <sup>G</sup>	4.04 ± 0.18 <sup>C</sup>	17.10 ± 0.64 <sup>G</sup>	17.28 ± 0.84 <sup>F</sup>	12.68 ± 0.57 <sup>D</sup>	23.89 ± 1.70 <sup>E</sup>	24.83 ± 2.22 <sup>H</sup>	13.29 ± 1.16 <sup>E</sup>	72.54 ± 4.68 <sup>F</sup>
<i>N. tetetzo</i> (20)	13.96 ± 0.42 <sup>E</sup>	16.04 ± 0.53 <sup>CD</sup>	8.34 ± 0.37 <sup>B</sup>	43.87 ± 1.33 <sup>E</sup>	47.87 ± 2.99 <sup>CD</sup>	24.89 ± 1.74 <sup>C</sup>	155.83 ± 9.34 <sup>CD</sup>	195.97 ± 16.24 <sup>DE</sup>	53.87 ± 5.52 <sup>C</sup>	238.34 ± 15.36 <sup>D</sup>
<i>P. hollianus</i> (20)	27.17 ± 1.29 <sup>A</sup>	20.99 ± 0.77 <sup>B</sup>	8.47 ± 0.35 <sup>B</sup>	85.37 ± 4.05 <sup>A</sup>	65.96 ± 6.14 <sup>A</sup>	26.62 ± 2.24 <sup>B</sup>	593.20 ± 40.35 <sup>A</sup>	357.76 ± 27.78 <sup>B</sup>	65.87 ± 18.04 <sup>C</sup>	948.70 ± 109.96 <sup>A</sup>
<i>P. weberi</i> (20)	27.21 ± 0.91 <sup>A</sup>	13.31 ± 0.65 <sup>DE</sup>	9.19 ± 2.53 <sup>B</sup>	85.48 ± 2.86 <sup>A</sup>	41.83 ± 2.04 <sup>D</sup>	28.88 ± 7.96 <sup>B</sup>	593.82 ± 41.35 <sup>A</sup>	162.01 ± 22.52 <sup>DF</sup>	145.54 ± 14.36 <sup>A</sup>	1356.57 ± 71.37 <sup>A</sup>
<i>P. chrysacanthus</i> (20)	28.30 ± 0.66 <sup>A</sup>	24.68 ± 1.01 <sup>A</sup>	10.87 ± 0.91 <sup>A</sup>	88.90 ± 2.06 <sup>A</sup>	77.53 ± 3.19 <sup>A</sup>	34.14 ± 2.86 <sup>A</sup>	635.37 ± 142.98 <sup>A</sup>	493.64 ± 36.49 <sup>A</sup>	105.06 ± 21.36 <sup>B</sup>	793.24 ± 40.90 <sup>B</sup>
<i>S. pruinosis</i> (20)	26.37 ± 0.77 <sup>A</sup>	18.91 ± 0.71 <sup>B</sup>	7.51 ± 0.30 <sup>B</sup>	82.85 ± 2.43 <sup>A</sup>	59.39 ± 2.24 <sup>BC</sup>	23.61 ± 0.93 <sup>C</sup>	557.01 ± 32.9 <sup>A</sup>	289.92 ± 21.44 <sup>C</sup>	45.94 ± 3.48 <sup>C</sup>	591.55 ± 21.41 <sup>C</sup>
<i>S. stellatus</i> (20)	14.79 ± 0.56 <sup>DE</sup>	12.11 ± 0.45 <sup>E</sup>	7.13 ± 0.25 <sup>B</sup>	45.45 ± 1.75 <sup>DE</sup>	38.03 ± 1.42 <sup>DE</sup>	22.39 ± 0.78 <sup>C</sup>	176.33 ± 12.21 <sup>C</sup>	118.12 ± 8.56 <sup>FG</sup>	40.80 ± 2.70 <sup>D</sup>	256.78 ± 13.65 <sup>D</sup>

Los resultados del PCA (Análisis de Componentes Principales) de la caracterización morfológica con morfometría tradicional (medidas lineales y áreas) de todas las especies en conjunto, mostraron que el primer componente explicó el 87.41% de la variación, mientras que el segundo componente explicó el 5.97%. En conjunto, ambos componentes explicaron el 93.38% de la variación en el tamaño de las flores de las especies vegetales. El primer componente principal se encuentra relacionado con el área apical del tubo floral en vista frontal y con el área del tubo floral en vista lateral. El segundo componente se encuentra relacionado con el área del tubo floral en su parte media. De las 11 especies vegetales, *M. marginatus* presentó la menor variación intraespecífica, seguida de *Agave marmorata* y *A. potatorum* (Fig. 7A). Las especies vegetales con mayor variación intraespecífica fueron *P. hollianus*, *P. weberi*, *Pi. chrysacanthus* y *S. pruinosus* (Fig. 7A). Además, se puede observar la separación en tres grupos, el primero formado únicamente por *M. marginatus*; el segundo, formado por *Agave kerchovei*, *A. macroacantha*, *A. marmorata*, *N. tetetzo* y *S. stellatus*; y, en el último grupo se encuentran *Agave potatorum*, *Pilosocereus chrysacanthus*, *Pachycereus hollianus*, *Stenocereus pruinosus* y *Pachycereus weberi*. Esta última especie presenta una ligera separación de las otras especies vegetales.

Considerando exclusivamente a las agaváceas (Fig. 7B), en el primer componente principal del análisis, *A. marmorata*, *A. kerchovei* y *A. macroacantha* tuvieron los valores más pequeños del área lateral y del área apical del tubo floral; mientras que *A. potatorum* tuvo los valores más altos en ambas variables (Fig. 7B). En relación con el área media del tubo floral, *A. kerchovei* y *A. macroacantha* presentaron el valor más alto, reflejando un tubo floral amplio en la zona media. *Agave marmorata* y *A. potatorum* tuvieron las áreas medias de tubo floral más pequeñas, por lo que su tubo floral es más estrecho que en las otras dos especies (Fig. 7B).

Considerando exclusivamente a las siete especies de cactáceas columnares, en relación con el componente principal 1, las flores de *M. marginatus* tuvieron las áreas del tubo floral, tanto apical como laterales más pequeñas, seguidas por las de *N. tetetzo* y *S. stellatus*. Las cuatro cactáceas restantes (*P. hollianus*, *P. weberi*, *Pi. chrysacanthus* y *S. pruinosus*) presentaron los valores más altos en ambas variables (Fig. 7C). Respecto al componente principal 2, cinco especies (*N. tetetzo*, *S. stellatus*, *S. pruinosus*, *P. hollianus*

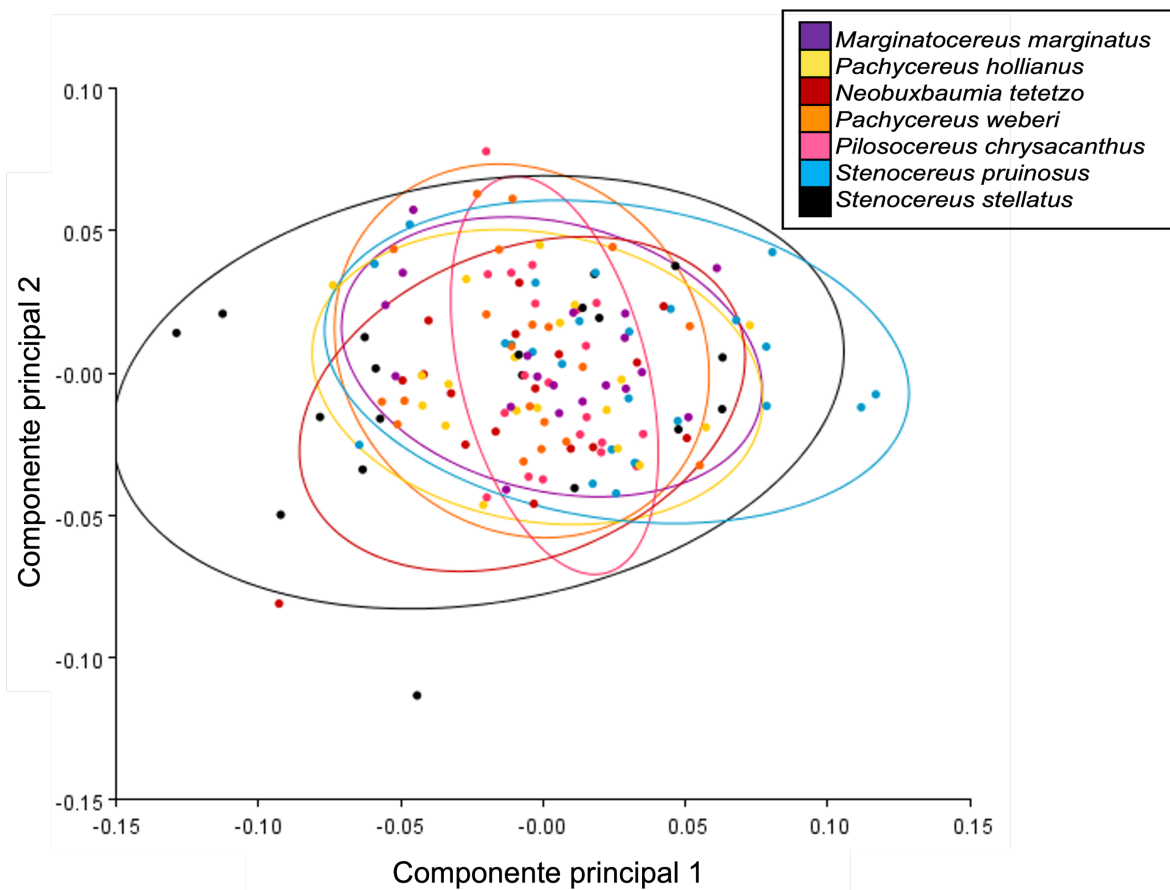
y *Pi. chrysacanthus*) presentaron flores con áreas medias del tubo floral muy variable, pero mayormente con valores intermedios. *Marginatocereus marginatus* y *P. weberi* tuvieron el área media del tubo floral más pequeña de las siete especies de cactáceas columnares. *Marginatocereus marginatus* presentó las flores más rectas de todas las especies vegetales, mientras que *P. weberi* tiene flores con un área apical amplia y un tubo floral muy estrecho (Fig. 7C).



**Figura 7.** Análisis de componentes principales con las medidas morfométricas tradicionales de (A) 11 especies quiropterofílicas; (B) 4 especies de agaváceas, y (C) 7 especies de cactáceas. Las letras indican las abreviaciones del nombre de las variables. Abreviaciones en la Figura 3.

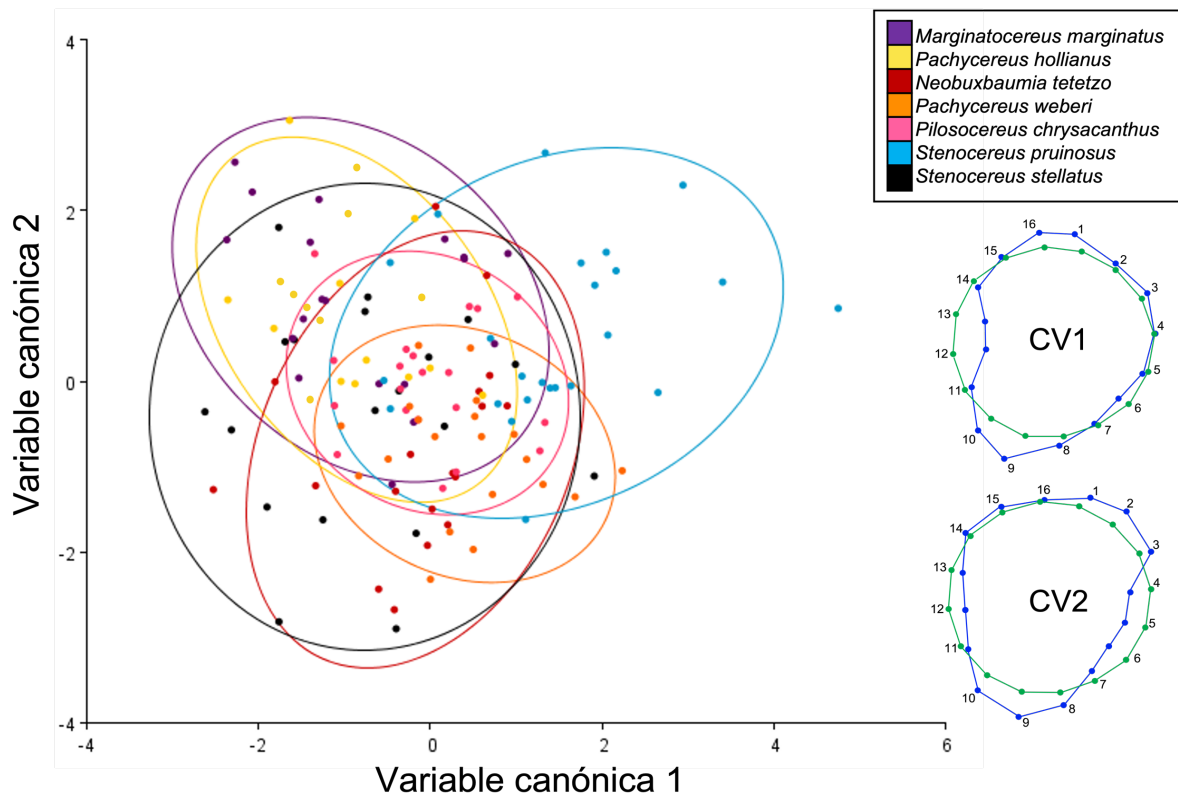
## 7.2. Caracterización de las flores con morfometría geométrica

**7.2.1. Caracterización morfológica en vista frontal.** Los resultados del PCA mostraron que el primero y el segundo componentes principales explican el 54.5% y el 36.5% de la variación, respectivamente. En conjunto, los dos componentes explicaron el 91% de la variación. El primer componente se relaciona con un alargamiento en la entrada del tubo floral y el segundo componente principal con hundimientos laterales en la forma de la entrada. En la representación gráfica de este análisis no se observa una separación en grupos entre las siete especies de cactáceas columnares a partir de la forma de las flores en vista frontal (Fig. 8).



**Figura 8.** Análisis de componentes principales de la forma floral en vista frontal de las siete especies de cactáceas columnares.

Los resultados del CVA mostraron tres variables canónicas, lo que indica la separación de las especies en cuatro grupos morfológicos. La primera variable canónica se encuentra relacionada con un hundimiento lateral y un alargamiento de la entrada del tubo floral. La segunda variable canónica se relaciona con dos hundimientos laterales en la entrada del tubo floral (Fig. 9).



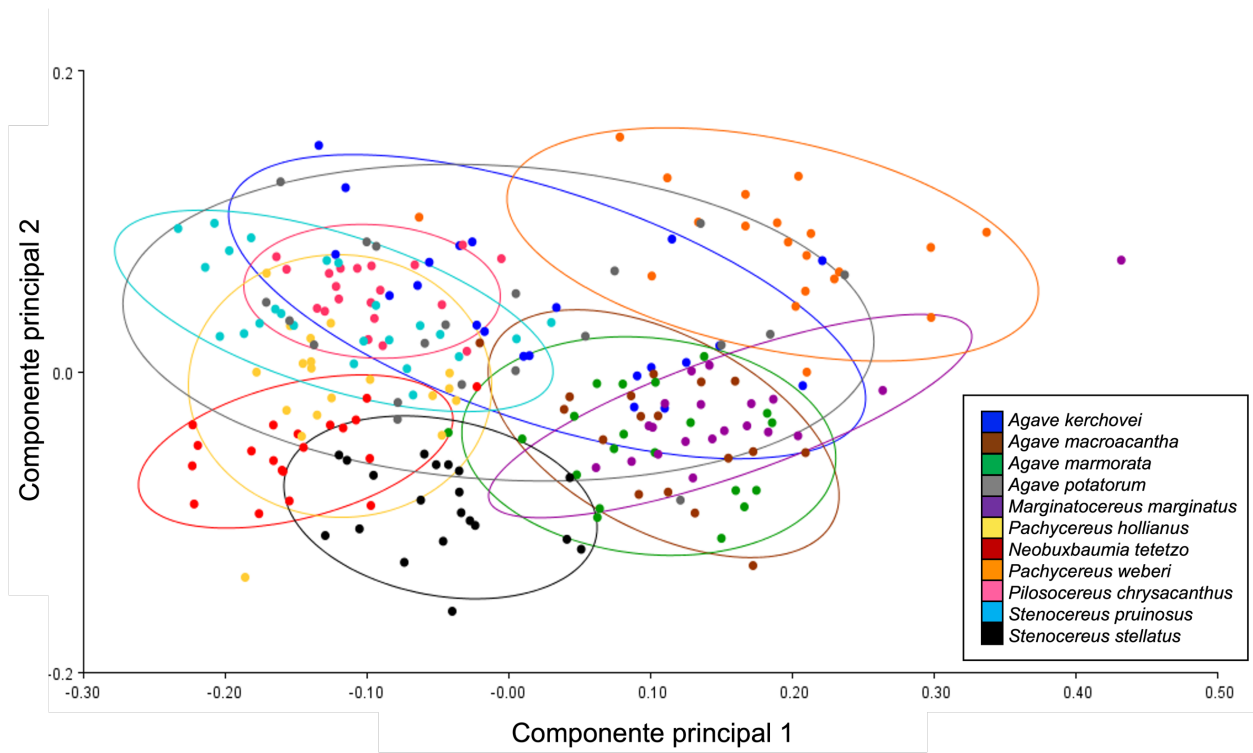
**Figura 9.** Análisis de variables canónicas de la forma del tubo floral en vista frontal de las siete especies de cactáceas columnares visitadas por *L. yerbabuena* y *C. mexicana*. En el margen derecho de la gráfica se muestra la deformación de la forma en cada variable canónica (azul) con respecto a la forma promedio (verde).

Las distancias de Mahalanobis mostraron la existencia de diferencias significativas en la forma del tubo floral en vista frontal entre las especies vegetales analizadas. La forma del tubo floral en vista frontal fue similar en *Pachycereus hollianus*, *M. marginatus*, *N. tetetzo*, *Pi. chrysacanthus* y *S. stellatus*; esto es, redondeada y sin alargamientos. A su vez, *N. tetetzo*, *P. hollianus* y *S. stellatus* tampoco difirieron en ese carácter. Sin embargo, la forma del tubo floral de *P. hollianus* en vista frontal fue significativamente diferente de la de *P. weberi* y *S. pruinosus*, y marginalmente diferente de la de *Pi. chrysacanthus* pero similar al de todas las especies vegetales (Tabla 7). La forma de la entrada del tubo floral de *P. weberi* al ser aplanada horizontalmente y sin hundimientos laterales, fue diferente al de todas las especies vegetales con excepción de *Pi. chrysacanthus* (Tabla 7). *Stenocereus pruinosus* tuvo una forma del tubo floral en vista frontal distinta a todas las especies de cactáceas columnares, distinguiéndose por estar verticalmente alargado (Fig. 9). La forma del tubo floral de *N. tetetzo* en vista frontal difirió significativamente de la que tienen las flores de *M. marginatus*, *P. weberi* y *S. pruinosus* (Tabla 7). Del mismo modo, la forma del tubo floral de *Pi. chrysacanthus* en vista frontal fue significativamente diferente de la de *S. pruinosus* y *S. stellatus*. Mientras en *Pi. chrysacanthus* la forma de la entrada del tubo floral es redondeada, en *S. pruinosus* es alargada y en *S. stellatus* es estrecha y hundida lateralmente (Tabla 7; Fig. 9). La forma del tubo floral de *S. stellatus* en vista frontal también difirió significativamente de la encontrada en *M. marginatus*, *P. weberi*, y *Pi. chrysacanthus* (Tabla 7).

**Tabla 7.** Distancias de Mahalanobis entre grupos (parte inferior) y sus valores de significancia (parte superior) encontrados en el Análisis de Variables Canónicas de la forma del tubo floral en vista frontal de siete especies de cactáceas. En negritas se muestran las especies con forma floral significativamente diferente.

	<i>Marginatocerus marginatus</i>	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	<i>Pachycereus hollianus</i>	<i>Pachycereus weberi</i>	<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	<i>Stenocereus pruinosus</i>	<i>Stenocereus stellatus</i>
<i>Marginatocerus marginatus</i>	-----	<b>0.007</b>	0.48	<b>0.001</b>	0.57	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.011</b>
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	2.15	-----	0.11	<b>0.007</b>	0.345	<b>0.007</b>	0.424
<i>Pachycereus hollianus</i>	1.75	2.18	-----	<b>&lt;0.001</b>	0.061	<b>0.001</b>	0.20
<i>Pachycereus weberi</i>	2.16	2.14	2.45	-----	0.23	<b>0.001</b>	<b>0.004</b>
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	1.38	1.65	1.98	1.57	-----	<b>0.04</b>	<b>0.01</b>
<i>Stenocereus pruinosus</i>	2.31	2.27	2.41	2.14	1.92	-----	<b>0.001</b>
<i>Stenocereus stellatus</i>	2.16	1.87	2.13	2.09	2.05	2.34	-----

**7.2.2. Caracterización morfológica en vista lateral.** Los resultados del PCA utilizando las 11 especies vegetales indicaron que el primer componente principal explicó el 65.99% de la variación en la forma floral. El segundo componente principal explicó el 14.45% de dicha variación. En conjunto, ambos componentes principales explicaron el 84.44%. En la representación gráfica se puede observar únicamente la separación de *Pachycereus weberi* del resto de las especies vegetales, las cuales se encuentran agrupadas cerca de la zona intermedia del segundo componente principal (Fig. 10).



**Figura 10.** Análisis de componentes principales de la forma de la flor en vista lateral de las siete especies de cactáceas columnares y las cuatro especies de agaváceas.

Los resultados del CVA mostraron tres variables canónicas, por lo que es posible distinguir cuatro grupos morfológicos de acuerdo con la forma floral en vista lateral. La primera variable canónica se encuentra relacionada con el cambio en la forma del tubo floral en su parte apical, es decir, la entrada del tubo floral; mientras que la segunda variable canónica está asociada con el ancho de la zona media del tubo floral (Fig. 11).

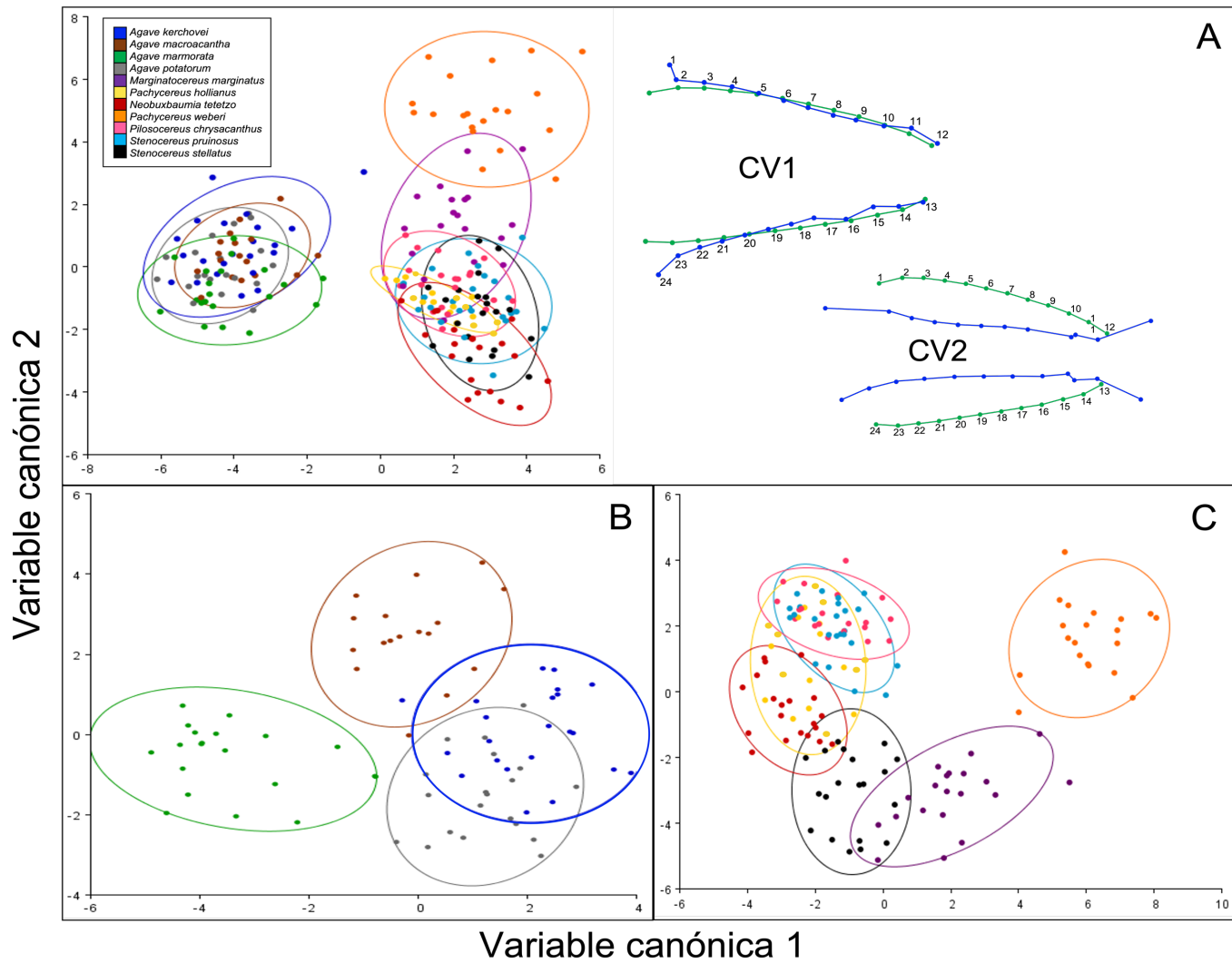
Los resultados obtenidos con las distancias de Mahalanobis junto con lo observado en la figura, muestran una diferenciación significativa entre especies, formando cuatro grupos distintos (Tabla 8, Fig. 11). El primer grupo está formado por todas las especies de agaves, que presentaron un tubo floral estrecho en su zona apical y con valores intermedios en la zona media. La forma floral en vista lateral de estas especies no difirió significativamente (Tabla 8). El segundo grupo está formado por cinco especies de cactus columnares (*Pi. chrysacanthus*, *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. hollianus* y *N. tetetzo*) que presentaron tubos florales amplios en la zona apical. El tercer grupo estuvo conformado exclusivamente por *M. marginatus*, cuyo tubo floral fue recto. El último grupo estuvo conformado por las flores de *P. weberi*, que presentaron el tubo floral más delgado en comparación con el resto de las especies vegetales (Tabla 8; Fig. 11A).

Considerando exclusivamente a las especies del género *Agave*, gráficamente se observan dos grupos; el primero formado por *A. marmorata* y el segundo grupo, formado por las otras tres especies de *Agave*. Sin embargo, los resultados de las distancias de Mahalanobis indican que estas diferencias no son significativas (Tabla 8; Fig. 11B).

Por otro lado, considerando solo a las siete especies de cactáceas columnares y la primera variable canónica, *N. tetetzo*, *Pi. chrysacanthus*, *P. hollianus*, *S. pruinosus* y *S. stellatus* tienen un tubo floral similar; esto es, estrecho en la zona apical (Tabla 8). Las flores de *M. marginatus* son diferentes del resto de las especies de cactáceas columnares, ya que tienen un tubo floral de ancho intermedio en la zona apical. Por su parte, las flores de *P. weberi* presentan un tubo floral amplio en la zona apical, teniendo una forma diferente a la observada en las otras cactáceas columnares (Tabla 8). En relación con la segunda variable canónica, *S. stellatus* y *M. marginatus* tuvieron un tubo floral angosto en su parte media, mientras que las otras cinco especies de cactáceas presentaron un tubo floral más ancho en esa zona (Tabla 8; Fig. 11C).

**Tabla 8.** Distancias de Mahalanobis entre grupos (parte inferior) y valores de significancia (*P*; parte superior) encontrados en el análisis de variación canónica de la forma floral en vista lateral. En negritas se muestran las especies con forma floral significativamente diferente.

Especies vegetales	Asparagaceae					Cactaceae					
	<i>A. macroacantha</i>	<i>A. kerchovei</i>	<i>A. marmorata</i>	<i>A. potatorum</i>	<i>M. marginatus</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>P. hollianus</i>	<i>P. weberi</i>	<i>Pi. chrysacanthus</i>	<i>S. pruinusus</i>	<i>S. stellatus</i>
<i>A. macroacantha</i>	-----	0.20	0.20	0.10	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>
<i>A. kerchovei</i>	3.38	-----	0.73	0.11	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>
<i>A. marmorata</i>	3.25	3.95	-----	0.25	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>
<i>A. potatorum</i>	3.87	2.06	4.18	-----	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>
<i>M. marginatus</i>	7.47	7.79	7.96	8.13	-----	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.05</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>
<i>N. tetetzo</i>	7.57	7.87	7.43	8.45	6.39	-----	0.11	<b>0.001</b>	0.10	0.54	0.65
<i>P. hollianus</i>	6.63	6.54	6.88	6.87	6.06	3.72	-----	<b>0.001</b>	0.65	0.23	0.34
<i>P. weberi</i>	8.94	8.33	9.79	9.32	6.59	8.15	6.71	-----	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>
<i>Pi. chrysacanthus</i>	7.04	6.78	7.87	7.01	6.13	5.14	3.65	6.67	-----	0.45	0.46
<i>S. pruinusus</i>	7.39	7.09	8.01	7.57	6.15	4.89	3.73	7.04	2.05	-----	0.53
<i>S. stellatus</i>	7.86	8.13	7.32	8.57	4.67	4.12	5.07	7.43	5.84	5.36	-----



**Figura 11.** Análisis de variación canónica de la forma de las flores en vista lateral de 11 especies vegetales visitadas por las dos especies de murciélagos encontradas en Zapotitlán Salinas, Puebla. A) Las 11 especies en conjunto; las imágenes en el margen derecho representan la deformación de la forma del tubofloral (azul) respecto a la forma promedio (verde). B) Agaves y C) cactáceas.

### 7.3. Caracterización morfológica de los cráneos de *C. mexicana* y *L. yerbabuena*

**7.3.1. Morfometría tradicional.** La longitud del cráneo ( $t_{61}= 17.48$ ,  $P < 0.0001$ ), de la hilera de dientes de la maxila ( $t_{61}= 15.02$ ,  $P < 0.0001$ ) y del dentario ( $t_{61}= 17.87$ ,  $P < 0.0001$ ), además del área de la zona rostral en vista lateral fueron significativamente más grandes en *C. mexicana* en comparación con *L. yerbabuena* (Tabla 9). Por el contrario, *L. yerbabuena* tuvo significativamente mayores dimensiones en todos los diámetros, circunferencias y áreas craneales medidas. Únicamente el área total del cráneo en vista lateral no difirió significativamente entre especies ( $t_{61}= 0.208$ ,  $P > 0.05$ ; Tabla 9).

**Tabla 9.** Medidas morfométricas tradicionales de dos especies de murciélagos nectarívoros. \*= diferencias significativas entre especies ( $p < 0.05$ ).

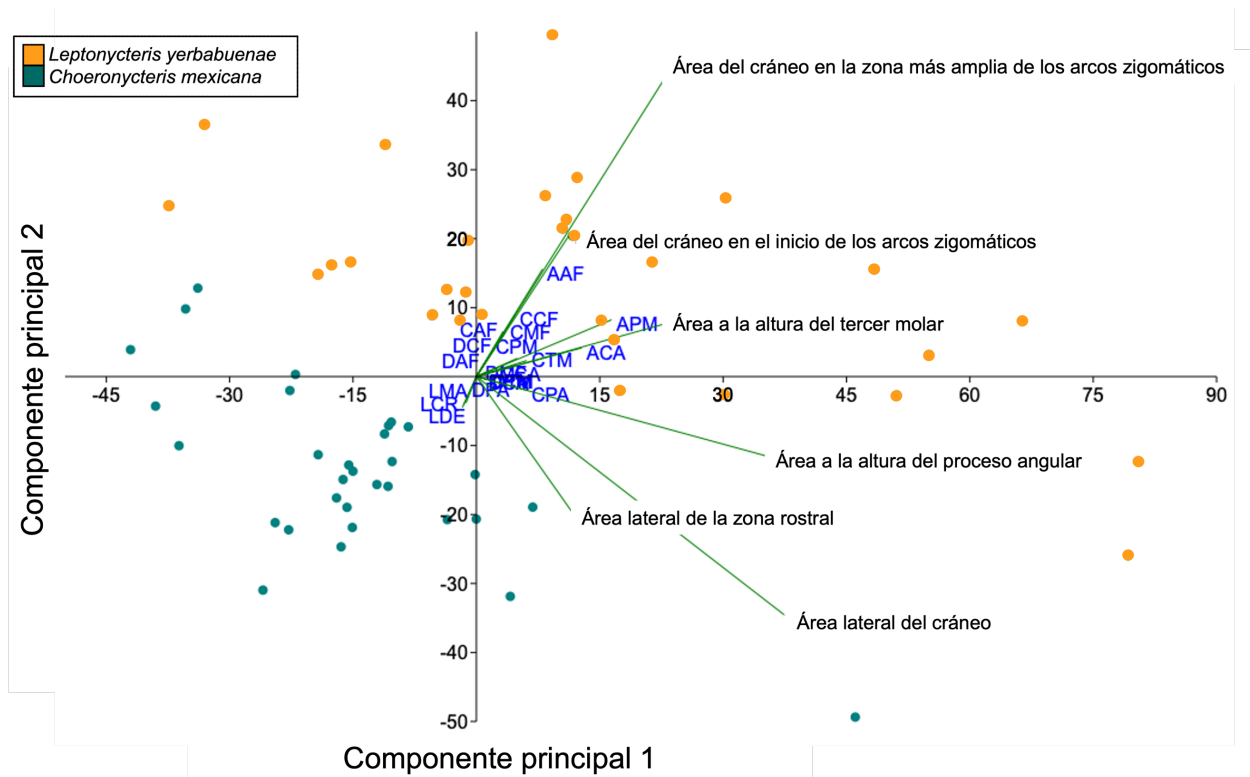
<b>Medidas morfométricas</b>	<b><i>Choeronycteris mexicana</i></b>	<b><i>Leptonycteris yerbabuena</i></b>
Longitud (mm):		
Cráneo*	30.49 ± 0.12	27.69 ± 0.10
Hilera de dientes de la maxila*	14.38 ± 0.12	11.87 ± 0.11
Hilera de dientes del dentario*	14.76 ± 0.14	11.68 ± 0.10
Diámetro del cráneo (mm):		
Proceso angular*	10.77 ± 0.12	11.41 ± 0.17
Tercer molar*	5.71 ± 0.07	6.89 ± 0.11
Primer molar*	6.79 ± 0.07	8.01 ± 0.14
Parte posterior de los caninos*	4.68 ± 0.09	5.67 ± 0.10
Zona más ancha de los arcos cigomáticos*	8.97 ± 0.09	10.63 ± 0.12
Inicio de los arcos cigomáticos*	5.89 ± 0.08	7.13 ± 0.09
Entre los caninos*	4.15 ± 0.09	5.52 ± 0.07
Circunferencia del cráneo (mm):		
Proceso angular*	33.85 ± 0.38	35.85 ± 0.54
Tercer molar*	17.93 ± 0.21	21.65 ± 0.35
Primer molar*	21.32 ± 0.23	25.17 ± 0.45
Parte posterior de los caninos*	14.71 ± 0.28	17.81 ± 0.31

**Tabla 9.** Continuación.

<b>Medidas morfométricas</b>	<b><i>Choeronycteris mexicana</i></b>	<b><i>Leptonycteris yerbabuena</i></b>
Circunferencia del cráneo (mm):		
Zona más ancha de los arcos cigomáticos*	28.18 ± 0.29	33.40 ± 0.38
Inicio de los arcos cigomáticos*	18.51 ± 0.25	22.41 ± 0.29
Entre los caninos*	13.03 ± 0.28	17.33 ± 0.21
Área del cráneo (mm <sup>2</sup> ):		
Proceso angular*	91.51 ± 2.04	103 ± 3.17
Tercer molar*	25.68 ± 0.64	37.60 ± 1.22
Primer molar*	36.31 ± 0.82	50.93 ± 1.88
Parte posterior de los caninos*	17.41 ± 0.73	25.49 ± 0.93
Zona más ancha de los arcos cigomáticos*	63.40 ± 1.30	89.12 ± 2.06
Inicio de los arcos cigomáticos*	27.43 ± 0.72	40.17 ± 1.04
Entre los caninos*	13.69 ± 0.58	24 ± 0.59
Total del cráneo	235.60 ± 2.74	236.58 ± 3.75
Zona rostral*	84.67 ± 1.41	79.99 ± 1.72

Los resultados del PCA realizado con ambas especies de murciélagos, indican que el primer componente principal explica el 59.49% de la varianza y el segundo componente principal explica el 28.36% de dicha variación, dando un total de 87.85% de la variación en el tamaño de los cráneos de ambas especies de quirópteros. El primer componente principal se relaciona con el área del cráneo a la altura del proceso angular, del primer y del tercer molar, así como con el área del cráneo en la zona más amplia de los arcos cigomáticos en vista frontal, y con el área lateral de todo el cráneo (Figura 12). El segundo componente principal se encuentra relacionado con el área del cráneo en vista frontal en la parte más amplia de los arcos cigomáticos, en el inicio de los arcos cigomáticos y entre los caninos, además del área total del cráneo y de la zona rostral en vista lateral (Figura 12). En la representación gráfica de este análisis se puede observar una gran variación en la forma de los cráneos de *L. yerbabuena*, mientras que *C. mexicana* presentó una menor variación intraespecífica en estas variables. De manera similar, a partir del

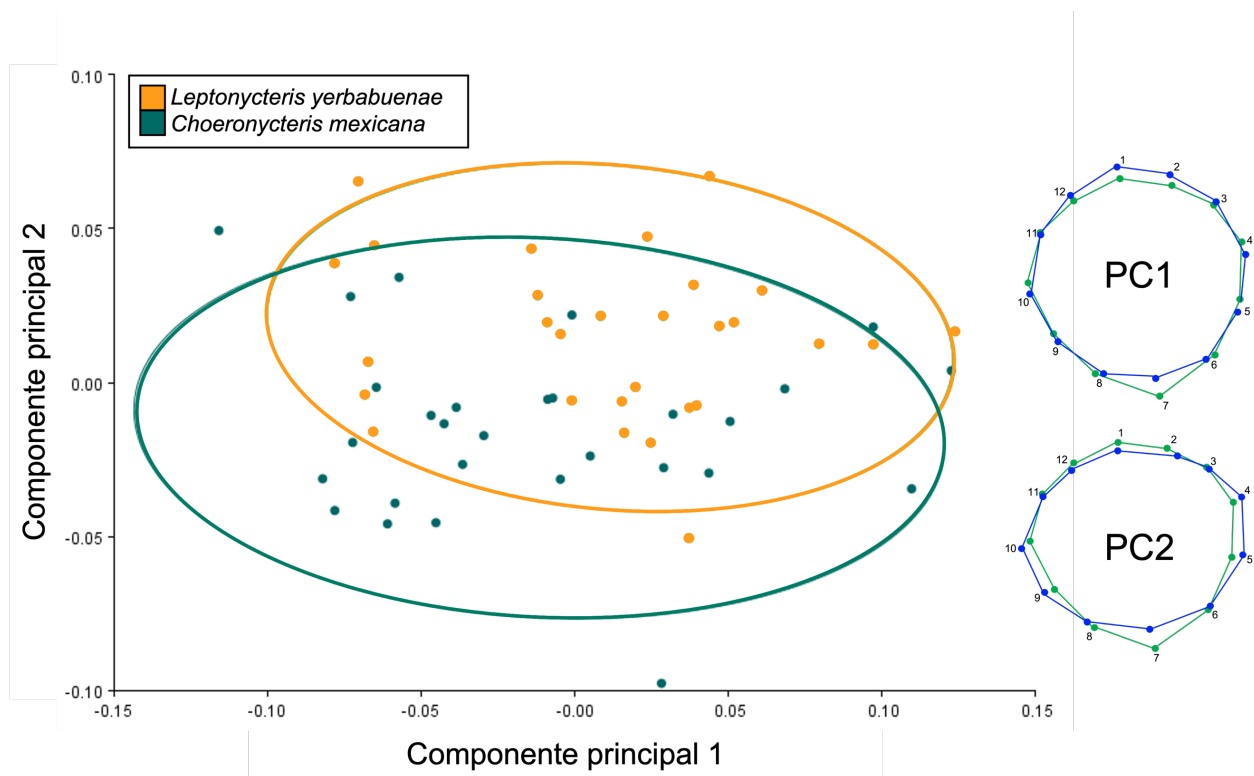
segundo componente principal se observa que el área frontal en la zona más amplia y en el inicio de los arcos cigomáticos, así como entre los caninos y las áreas laterales del cráneo y de la zona del rostro de *L. yerbabuena* tuvieron mayor tamaño que en *C. mexicana* (Figura 12).



**Figura 12.** Análisis de componentes principales realizado con las medidas morfológicas tradicionales de los cráneos de los murciélagos *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuena*. Abreviaciones de la Figura 4.

**7.3.2. Morfometría geométrica.** Los resultados del PCA con la forma de los cráneos en vista frontal indicaron que el primer componente principal explicó 46.26% de la variación y el segundo componente explicó el 13.51% de la varianza. En total, el porcentaje de la varianza explicado por ambos componentes principales fue de 59.77%. El primer componente principal se relaciona con una forma redondeada de la zona frontal del cráneo, mientras que el segundo componente principal se relaciona con una forma más ovalada, aplanada horizontalmente. En relación con el primer componente principal,

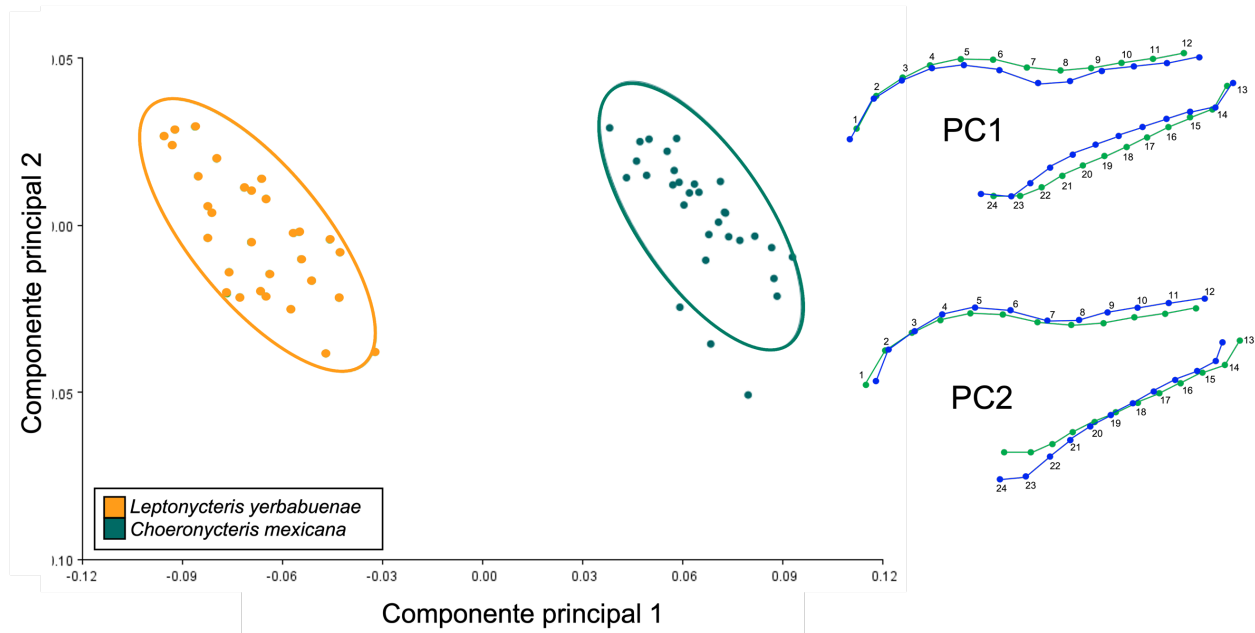
ambas especies presentan una gran variación en la forma de sus cráneos. A partir del segundo componente principal se observa que *C. mexicana* presenta una zona frontal del cráneo más ovalada horizontalmente, mientras que la zona frontal del cráneo de *L. yerbabuena* es más redondeada (Fig. 14). Los resultados del CVA mostraron la separación de las dos especies de murciélagos en dos grupos morfológicos diferentes de acuerdo con las distancias de Mahalanobis encontradas (Distancia de Mahalanobis: 4.99  $P < 0.0001$ ).



**Figura 13.** Análisis de componentes principales utilizando la forma frontal de las dos especies de murciélagos. Las imágenes del lado derecho corresponden al primer y segundo componente principal donde se representa la forma promedio (verde) y la modificación de la forma de acuerdo con el componente principal (azul).

Los resultados del PCA realizado con la forma lateral de los cráneos de ambas especies de murciélagos mostraron que el primer componente explicó el 85.24% de la varianza, mientras que el segundo componente explicó el 6.47% de la varianza. En

conjunto, ambos componentes principales explican el 91.71% de la varianza. El primer componente principal se relaciona con una disminución en el ancho en la unión de la cúpula craneal con la maxila y la zona rostral del cráneo, así como una disminución en el ancho de la mandíbula. El segundo componente principal se relaciona con un ensanchamiento en la zona posterior de la mandíbula a la altura del proceso angular y en la zona anterior del dentario y del pre-maxilar (Fig. 13). En la representación gráfica de este análisis se puede observar la separación de las especies en dos grupos distintos. El cráneo de *L. yerbabuena* presenta una mandíbula de mayor tamaño, así como una zona rostral y la unión de la cúpula craneal con la maxila más ancha que *C. mexicana*. Esto coincide con los resultados del análisis de variación canónica (CVA) donde se encontró solo una variable canónica indicando así la separación de dos grupos morfológicos, además las distancias de Mahalanobis también indican la separación de dichos grupos morfológicos (Distancia de Mahalanobis: 24.97,  $P < 0.001$ ).



**Figura 14.** Análisis de componentes principales utilizando la forma lateral de las dos especies de murciélagos. Las imágenes del lado derecho corresponden al primer y segundo componente principal donde se representa la forma promedio (verde) y la modificación de la forma de acuerdo con el componente principal (azul).

#### **7.4. Correspondencias morfológicas entre flores y cráneos**

##### **7.4.1. Relación entre medidas lineales de los cráneos y las flores quiropterofílicas**

7.4.1.1. *Choeronycteris mexicana*. Se encontraron 68 correlaciones significativas de las 1,876 realizadas en total entre todas las medidas morfológicas lineales de las flores de las once especies vegetales y los cráneos de *C. mexicana*. De las 68 correlaciones significativas, 45 fueron positivas, de intensidad moderada, 13 moderadas y negativas, nueve positivas, de intensidad fuerte y solo una fue positiva, de intensidad débil (Apéndice 1 y 2). Con cactáceas columnares, se encontraron 40 correlaciones significativas; 28 de ellas fueron positivas y de intensidad moderada, nueve fueron negativas, también de intensidad moderada, y las tres correlaciones restantes fueron positivas, de intensidad fuerte. Con agaváceas, se encontraron 28 correlaciones significativas; 17 de ellas fueron positivas, de intensidad moderada; cuatro negativas, también de intensidad moderada; seis fueron positivas, de intensidad fuerte y una fue débil y positiva (Apéndice 1).

Considerando tanto a las once especies vegetales, como solo a las cactáceas columnares, *Pachycereus hollianus* presentó el mayor número de correlaciones significativas (13) entre sus caracteres florales y los caracteres craneales de *C. mexicana*. Once de ellas fueron de intensidad moderada y positivas [longitud del estilo – longitud total del cráneo ( $r^2= 0.16$ ,  $P= 0.04$ ); diámetro y circunferencia apical del tubo floral – diámetro y circunferencia del cráneo en la parte posterior de los caninos ( $r^2= 0.20$ ,  $P= 0.03$ ;  $r^2=0.20$ ,  $P=0.03$ , respectivamente); diámetro apical del tubo floral – diámetro del cráneo en la zona más ancho de los arcos cigomáticos ( $r^2= 0.21$ ,  $P= 0.03$ ); diámetro basal del tubo floral – diámetro del cráneo en el primer molar ( $r^2= 0.21$ ,  $P= 0.04$ ); diámetro y circunferencia media del tubo floral – diámetro y circunferencia del cráneo en la parte posterior de los caninos ( $r^2= 0.30$ ,  $P=0.01$ ;  $r^2= 0.31$ ,  $P=0.01$ ); circunferencia media del tubo floral – circunferencia en el inicio de los arcos cigomáticos ( $r^2= 0.21$ ,  $P=0.04$ ); área apical del tubo floral – área del cráneo en el tercer molar ( $r^2= 0.24$ ,  $P=0.03$ ); área apical del tubo floral – área del cráneo en la zona más amplia de los arcos cigomáticos ( $r^2= 0.21$ ,  $P=0.04$ ); área media del tubo floral – área del cráneo en el tercer molar ( $r^2= 0.16$ ,  $P=0.04$ )]; y dos fueron de intensidad fuerte y positivas [área media del tubo floral – área del cráneo en la parte posterior de los caninos ( $r^2=0.37$ ,  $P=<0.01$ ), área lateral del tubo floral – área de la zona rostral del cráneo ( $r^2= 0.41$ ;  $P=0.01$ )]. En contraste, la especie vegetal que

presentó el menor número de correlaciones significativas con los caracteres craneales de *C. mexicana*, fue *Pilosocereus chrysacanthus*, con una sola correlación fuerte y positiva entre la longitud de los estambres y la longitud del dentario ( $r^2= 0.374$ ,  $P= 0.004$ ).

Considerando únicamente a las cuatro especies del género *Agave*, *A. macroacantha* presentó el mayor número de correlaciones significativas, todas positivas (11). De estas, siete fueron de intensidad moderada [diámetro apical del tubo floral - diámetro del cráneo a la altura del primer molar ( $r^2= 0.32$ ,  $P= 0.009$ ); diámetro basal del tubo floral - diámetro del cráneo en el tercer ( $r^2= 0.30$ ,  $P= 0.012$ ) y el primer molar ( $r^2= 0.27$ ,  $P=0.01$ ); circunferencia apical del tubo floral - circunferencia del cráneo en el primer molar ( $r^2=0.31$ ,  $P=0.01$ ); circunferencia basal del tubo floral - circunferencia del cráneo a nivel del tercer molar ( $r^2= 0.30$ ,  $P= 0.012$ ); área apical del tubo floral - área del cráneo a nivel del primer molar ( $r^2= 0.32$ ,  $P= 0.010$ ); área lateral del tubo floral - área lateral de la zona rostral ( $r^2= 0.29$ ,  $P= 0.013$ )] y tres fuertes [diámetro, circunferencia y área basal del tubo floral - diámetro ( $r^2= 0.44$ ,  $P= 0.001$ ), circunferencia ( $r^2= 0.44$ ,  $P= 0.001$ ), área ( $r^2= 0.46$ ,  $P= 0.009$ ) del cráneo en la parte posterior de los caninos (Apéndice 2). En contraste, *Agave marmorata* presentó solo tres correlaciones significativas, todas moderadas y negativas [diámetro, circunferencia y área media del tubo floral - diámetro ( $r^2= 0.30$ ,  $P= 0.012$ ), circunferencia ( $r^2= 0.30$ ,  $P= 0.012$ ) y área ( $r^2= 0.28$ ,  $P= 0.016$ ) del cráneo en vista frontal a la altura de los caninos, respectivamente; (Apéndice 2)].

La menor cantidad de correlaciones significativas (4) se presentó entre las longitudes de las flores y de los cráneos de *C. mexicana*. Dos de ellas fueron positivas y se describieron anteriormente para *P. hollianus* y *Pi. chrysacanthus*. Las dos restantes fueron negativas, entre la longitud total del tubo floral sin el nectario y la longitud del estilo de *S. stellatus* y la longitud de la maxila ( $r^2= 0.22$ ,  $P= 0.04$ ;  $r^2= 0.23$ ,  $P= 0.033$ , respectivamente). Por el contrario, la mayor cantidad de correlaciones significativas que se presentaron considerando todos los caracteres florales medidos en las once especies vegetales fue entre el diámetro (15 correlaciones), la circunferencia (11) y el área (11) basales del tubo floral, tanto en vista frontal como en vista lateral, con distintas medidas morfométricas del cráneo de *C. mexicana*.

En el caso de los cráneos de *C. mexicana*, las variables que presentaron el mayor número de correlaciones significativas fueron el diámetro (4), la circunferencia (4) y el

área del cráneo (3) a la altura del tercer molar en vista lateral; el diámetro, circunferencia y área del cráneo a nivel del primer molar en vista lateral (9) y en la zona posterior de los caninos (9) tomadas con el cráneo en vista lateral; así como en la zona más ancha de los arcos cigomáticos en vista frontal (9). En contraste, el área de la zona rostral del cráneo en vista lateral solo presentó dos correlaciones significativas, mientras que el área total del cráneo en vista lateral no se correlacionó significativamente con ningún carácter morfométrico de las flores de las once especies vegetales.

7.4.1.2. *Leptonycteris yerbabuena*. Se encontraron 45 correlaciones significativas de las 1,876 realizadas entre las medidas morfológicas lineales de las once especies vegetales y las medidas craneales lineales de *L. yerbabuena*. De estas, 14 fueron positivas y de intensidad moderada; 24 negativas y moderadas; cuatro positivas, de intensidad fuerte, y tres negativas de intensidad fuerte. Considerando únicamente a las especies de cactáceas columnares, se encontraron 36 correlaciones significativas, seis positivas y moderadas; 24 negativas también de intensidad moderada, y 6 correlaciones fuertes, tres positivas y tres negativas (Apéndice 3). Considerando exclusivamente a las cuatro especies de agaváceas, se encontraron nueve correlaciones significativas y positivas, ocho de intensidad moderada y una de intensidad fuerte (Apéndice 4).

Considerando las 11 especies vegetales así como solo a las cactáceas columnares, *Stenocereus stellatus* presentó el mayor número de correlaciones significativas con *L. yerbabuena*, con 19 correlaciones significativas, todas negativas, 16 de ellas de intensidad moderada [diámetro, circunferencia y área apical del tubo floral - diámetro ( $r^2=0.32$ ,  $P= 0.008$ ), circunferencia ( $r^2= 0.32$ ,  $P= 0.008$ ) y área ( $r^2= 0.31$ ,  $P= 0.009$ ) del cráneo a la altura del proceso angular, del tercer molar (diámetro:  $r^2=0.20$ ,  $P=0.04$ ; circunferencia:  $r^2=0.20$ ,  $P=0.04$ ; área:  $r^2=0.20$ ,  $P=0.04$ ) y de la parte posterior de los caninos (diámetro:  $r^2=0.32$ ,  $P=0.009$ ; circunferencia:  $r^2=0.31$ ,  $P=0.009$ ; área:  $r^2=0.32$ ,  $P=0.009$ ); diámetro, circunferencia y área media del tubo floral - diámetro ( $r^2= 0.20$ ,  $P= 0.04$ ), circunferencia ( $r^2= 0.20$ ,  $P= 0.04$ ) y área ( $r^2= 0.20$ ,  $P=0.04$ ) del cráneo en vista frontal en la zona más amplia y el inicio de los arcos cigomáticos (diámetro:  $r^2= 0.26$ ,  $P= 0.02$ ; circunferencia:  $r^2= 0.26$ ,  $P= 0.02$ ; área:  $r^2= 0.26$ ,  $P= 0.02$ ); área lateral total del tubo floral - área de la zona rostral del cráneo ( $r^2= 0.27$ ,  $P= 0.02$ )] y tres de intensidad fuerte

[diámetro, circunferencia y área apical del tubo floral - diámetro ( $r^2= 0.42$ ,  $P= 0.001$ ), circunferencia ( $r^2= 0.42$ ,  $P= 0.001$ ) y área ( $r^2= 0.41$ ,  $P= 0.001$ ) del cráneo a la altura del primer molar (Apéndice 3)]. En contraste, las medidas tradicionales de las flores de *Marginocereus marginatus*, *Pachycereus hollianus* y *Pachycereus weberi* no se correlacionaron significativamente con ninguna de las medidas del cráneo de *Leptonycteris yerbabuenae*.

En el grupo de las agaváceas, *A. potatorum* presentó cinco correlaciones significativas y positivas, todas de intensidad moderada [diámetro, circunferencia y área basal del tubo floral - diámetro ( $r^2= 0.24$ ,  $P= 0.03$ ), circunferencia ( $r^2= 0.24$ ,  $P= 0.03$ ) y área ( $r^2= 0.22$ ,  $P= 0.04$ ) del cráneo a la altura del tercer molar; diámetro y circunferencia basal del tubo floral - diámetro ( $r^2= 0.22$ ,  $P= 0.04$ ) y circunferencia ( $r^2= 0.22$ ,  $P= 0.04$ ) basal del cráneo en la parte posterior de los caninos]. Las medidas lineales de las flores de *A. kerchovei* y *A. marmorata* no se correlacionaron significativamente con ninguna de las medidas del cráneo de *L. yerbabuenae*.

La zona de las flores que presentó el mayor número de correlaciones significativas (13) fue la parte apical del tubo floral (cuatro diámetros, cuatro circunferencias y cinco áreas). Las medidas de las zonas media y basal del tubo floral tuvieron nueve correlaciones significativas cada una con las medidas del cráneo de *L. yerbabuenae*. En contraste, la longitud de los estambres de *N. tetetzo* solo se correlacionó significativamente con la longitud total del cráneo de *L. yerbabuenae* ( $r^2= 0.21$ ,  $P= 0.04$ ). Del mismo modo, la longitud de la cámara nectaria de *Pi. chrysanthus* solo se correlacionó significativamente con la longitud de la hilera de dientes del dentario de esa especie de murciélago ( $r^2= 0.27$ ,  $P= 0.01$ ).

En cuanto a las variables craneales de *L. yerbabuenae*, la longitud total del cráneo presentó el mayor número de correlaciones significativas (6) con distintas medidas florales de las especies vegetales analizadas. En conjunto, el diámetro, circunferencia y área del cráneo en la parte posterior de los caninos, presentaron ocho correlaciones significativas. A diferencia de estas medidas lineales, el área lateral total del cráneo no se correlacionó significativamente con ninguno de los caracteres florales medidos.

### **7.4.2. Relación entre la forma craneal y la forma floral**

**7.4.2.1. Vista frontal.** Los resultados del análisis de correspondencia entre la forma craneal de *C. mexicana* y la forma floral de las siete especies de cactáceas columnares en vista frontal indicaron que, en el primer mínimo cuadrado parcial (PLS1, por sus siglas en inglés), *S. stellatus* explicó el mayor porcentaje de covarianza (76.72%), mientras que *P. weberi* explicó el menor porcentaje de covarianza (45.08%; Tabla 13). En el segundo mínimo cuadrado parcial (PLS2), *M. marginatus* explicó el mayor porcentaje de covarianza (27.54%), mientras que *S. stellatus* explicó el menor porcentaje (10.9%; Tabla 13). No se encontró complementariedad entre la forma floral de las siete especies de cactáceas columnares y la forma craneal de *C. mexicana* en vista frontal (Tabla 10).

**Tabla 10.** Primero y segundo mínimo cuadrado parcial y coeficientes del vector-Rho (RV, por sus siglas en inglés) obtenidos a través del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS, por sus siglas en inglés) entre la forma craneal frontal de cada especie de murciélago y la forma floral de las especies vegetales.

Especie vegetal	<i>Choeronycteris mexicana</i>				<i>Leptonycteris yerbabuena</i>			
	PLS1%	PLS2%	RV	P	PLS1%	PLS2%	RV	P
<i>Marginatocereus marginatus</i>	47	27.54	0.30	0.32	63.78	16.29	0.25	0.40
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	54.23	19.20	0.27	0.61	77.73	9.45	0.29	0.16
<i>Pachycereus hollianus</i>	52.46	17.43	0.28	0.68	53.78	16.54	0.23	0.39
<i>Pachycereus weberi</i>	45.08	21.10	0.25	0.49	48.14	18.70	0.22	0.46
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	49.64	20.31	0.24	0.55	67.58	13.88	0.24	0.38
<i>Stenocereus pruinosus</i>	49.64	21.63	0.21	0.76	67.76	11.80	0.15	0.67
<i>Stenocereus stellatus</i>	76.72	10.9	0.22	0.39	77.18	9.65	0.14	0.53

El análisis entre la forma craneal de *L. yerbabuena* y la forma floral de las siete cactáceas columnares en vista frontal mostró que el mayor porcentaje de covarianza explicada en el PLS1 se presentó con *Neobuxbaumia tetetzo* (77.73%); mientras que el

menor porcentaje fue con *M. marginatus* (63.78%; Tabla 10). En el PLS2, el mayor porcentaje de covarianza fue de 18.70%, explicado por *Pachycereus weberi*; mientras que el menor fue de 9.45%, explicado por *N. tetetzo*. Al igual que con *C. mexicana*, no se encontró complementariedad entre la forma craneal de *L. yerbabuena* y la forma floral de las siete especies de cactáceas columnares en vista frontal (Tabla 10).

7.4.2.2. Vista lateral. Los resultados entre la forma lateral del cráneo de *C. mexicana* y las flores de las 11 especies vegetales indicaron que, en el PLS1, *Pilosocereus chrysacanthus* explicó la menor covariación de la forma floral con la forma craneal, con 60.51% de la covarianza. La especie que explicó el mayor porcentaje de la covariación fue *Marginatocereus marginatus* con 89.63% de la covarianza. En relación PLS2, *M. marginatus* fue la especie que explicó el menor porcentaje de la covarianza (4.57%), mientras que *S. pruinosus* explicó el mayor porcentaje de covarianza (33.26%; Tabla 11). El coeficiente RV y el valor de significancia estimado a partir de 1000 permutaciones indica que no existe complementariedad entre la forma lateral interna del tubo floral de las once especies vegetales y la forma lateral del cráneo de *C. mexicana* (Tabla 11).

El análisis de correspondencia entre la forma craneal de *L. yerbabuena* y floral de las once especies vegetales en vista lateral mostró que, de todas las especies vegetales, el mayor porcentaje de covarianza explicada en el PLS1 fue de 88.77%, por *M. marginatus*; mientras que la menor covarianza fue explicada por *Pi. chrysacanthus* (48.4%; Tabla 11). En el PLS2, el mayor porcentaje de covarianza fue explicado por *Pi. chrysacanthus* (38.68%), mientras que el menor porcentaje fue explicado por *M. marginatus* (5.07%; Tabla 11). En cuanto al análisis de complementariedad, se encontraron resultados similares a los de *C. mexicana*, no se detectó complementariedad entre la forma floral de ninguna especie vegetal y la forma craneal de esta especie de murciélago (Tabla 11).

**Tabla 11.** Primero y segundo mínimos cuadrados parciales y coeficientes del vector-Rho (RV, por sus siglas en inglés) obtenidos a través del análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS) entre la forma craneal lateral de cada especie de murciélago y la forma floral de las especies vegetales.

Especie vegetal	<i>Choeronycteris mexicana</i>				<i>Leptonycteris yerbabuena</i>			
	PLS1%	PLS2%	RV	P	PLS1%	PLS2%	RV	P
<i>Agave Kerchovei</i>	82.83	6.34	0.05	0.97	72.30	20.95	0.05	0.68
<i>Agave marmorata</i>	80.19	13.78	0.13	0.73	75.55	12.28	0.08	0.62
<i>Agave macroacantha</i>	64.70	17.64	0.17	0.75	71.47	17.23	0.10	0.69
<i>Agave potaotrum</i>	75.24	9.32	0.18	0.76	50.37	21.19	0.09	0.78
<i>Marginatocereus marginatus</i>	89.63	4.57	0.14	0.31	88.77	5.07	0.13	0.30
<i>Nebouxbaumia tetetzo</i>	77.43	8.50	0.19	0.37	51.17	27.35	0.05	0.97
<i>Pachycereus hollianus</i>	74.35	9.54	0.25	0.28	57.83	29.54	0.09	0.86
<i>Pachycereus weberi</i>	88.35	4.8	0.26	0.10	55.84	37.67	0.06	0.72
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	60.51	23.19	0.18	0.50	48.40	38.68	0.06	0.89
<i>Stenocereus pruinosus</i>	55.16	33.26	0.09	0.78	65.64	16.11	0.05	0.93
<i>Stenocereus stellatus</i>	64.27	23.82	0.19	0.37	82.36	13.70	0.13	0.33

## 8. Discusión

En el caso de las flores encontramos tres grupos morfológicos conformados por especies de cactáceas y agaváceas, el primero formado por cinco especies vegetales con las áreas más grandes, el segundo con cinco especies con áreas intermedias y el tercero formado únicamente por *Marginatocereus marginatus* con el área más pequeña. Cabe recalcar que en el caso de los cráneos las longitudes fueron mayores en *Choeronycteris mexicana*, mientras que todas las medidas restantes (diámetros, circunferencias y áreas) fueron mayores en *Leptonycteris yerbabuena*, sumando a los resultados de morfometría geométrica *C. mexicana* es un murciélago con un cráneo alargado, angosto y aplanado, mientras que el de *L. yerbabuena* es corto, ancho y redondeado.

Además de que en este trabajo *C. mexicana* presentó más correlaciones significativas con las once especies vegetales (68) que *L. yerbabuena* que solo presentó 45 con seis especies, además no se encontraron relaciones entre la forma craneal y la forma floral de las especies de murciélagos y las especies vegetales.

### 8.1. Morfología floral de las once especies quiropterofilicas

De las 15 medidas morfométricas tomadas en las flores de las once especies vegetales, cinco ya se han reportado con anterioridad como parte de la descripción morfológica de cada especie. La longitud del tubo floral, de los estambres y del estilo se han reportado para todas las especies vegetales (Arias-Montes *et al.*, 1997; Anderson, 2001; García-Mendoza, 2011). Además, en las especies de *Agave* se tienen reportes previos del diámetro basal de las flores; mientras que para las cactáceas *N. tetetzo*, *P. weberi* y *Pi. chrysacanthus*, ya existían reportes del diámetro apical del tubo floral (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997b; Sánchez-Collazo, 2020). La longitud del tubo floral estimada en el presente estudio fue similar a lo reportado anteriormente para *A. kerchovej*, *A. marmorata*, *N. tetetzo*, *Pi. chrysacanthus*, *P. hollianus*, *P. weberi*, *S. pruinosus* y *S. stellatus* (Arias-Montes *et al.*, 1997; García-Mendoza, 2011). Por el contrario, en *A. macroacantha* y *M. marginatus*, el valor de esa variable fue significativamente menor en este estudio en comparación con los reportes previos (Arias-Montes *et al.*, 1997; García-Mendoza, 2011). Por otro lado, la longitud de los estambres de *P. hollianus* fue significativamente menor en el presente estudio en comparación con lo anteriormente

reportado (Anderson, 2001; García-Mendoza, 2011); al igual que en *A. macroacantha* también fue menor (Arias-Montes *et al.*, 1997) y en el resto de las especies fue similar a lo ya reportado (Arias-Montes *et al.*, 1997; Anderson, 2001; García-Mendoza, 2011). Por último, la longitud del estilo estimada en el presente estudio coincidió con lo previamente reportado para todas las especies vegetales, excepto para *A. marmorata*, en la cual se encontró una longitud menor en este trabajo a lo reportado previamente (Arias-Montes *et al.*, 1997; García-Mendoza, 2011).

Las diferencias observadas en las medidas lineales de estos caracteres florales pueden deberse a varios factores. Entre ellos se puede mencionar el tamaño de los individuos en los que se colectaron las flores. Se ha reportado que el tamaño de las plantas se encuentra relacionado positivamente con el tamaño y el número de flores producidas (Johnson, 1992). La existencia de variación espacial en los caracteres florales también podría estar relacionada con las diferencias encontradas, debido a que, para algunas de las especies vegetales empleadas en este estudio, el sitio de colecta no es el mismo al de los ejemplares descritos en estudios previos (Anderson, 2001; Arias-Montes *et al.*, 1997; García-Mendoza, 2011). Por lo tanto, es posible que las diferencias detectadas en algunas medidas morfológicas de las flores podrían deberse a la existencia de distintas condiciones ambientales entre Zapotitlán Salinas y las localidades en las que se colectaron los ejemplares en otros estudios. Este fenómeno ha sido ampliamente revisado bajo la teoría del mosaico geográfico, la cual propone que las características morfológicas involucradas en la polinización de las flores pueden variar entre poblaciones de una misma especie, ya que, al ubicarse en diferentes zonas geográficas, los caracteres florales podrían co-evolucionar de acuerdo con las características ambientales (incluyendo a los polinizadores efectivos) en cada sitio (Thomson, 2005). Además, las diferencias en caracteres florales asociados a cambios en el sistema de polinización podrían conducir a una divergencia morfológica entre poblaciones de una misma especie (Anderson y Johnson, 2008; Gomulkiewicz *et al.*, 2007; Paudel *et al.*, 2016). Por otro lado, es posible que las diferencias observadas también se puedan explicar por la existencia de variación temporal, tanto dentro como entre periodos de floración. A lo largo de un periodo de floración, una planta produce numerosas flores; por lo tanto, el tamaño de las flores podría variar en función de una asignación diferencial de recursos entre estructuras

reproductivas producidas en diferentes tiempos a lo largo del periodo de floración. De tal forma que las estructuras reproductivas que se desarrollan primero pueden obtener una mayor cantidad de recursos en comparación con aquellas producidas tardíamente, las cuales tenderán a ser de menor tamaño ante la limitación de recursos existente (Torres-Roche, 2017). La variación interanual en la producción y características de las estructuras reproductivas producidas se atribuye a variaciones en la disponibilidad de recursos en el sitio en el que las plantas se desarrollan (Wolfe, 1992; Zimmerman *et al.*, 2007). Finalmente, la existencia de variación intraindividual en diversos caracteres de las plantas también podría explicar las diferencias observadas. La variación intraindividual en caracteres florales ha sido explicada en función de una asignación diferencial de recursos de acuerdo con la orientación (Córdova-Acosta, 2011; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Valencia-Mendoza, 2014; Aguilar-García *et al.*, 2018, 2022) y la posición de la flor, por ejemplo, dentro de una inflorescencia (Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019). En las cactáceas columnares *Myrtilocactus geometrizans* y *P. weberi* se ha registrado la existencia de una variación intra-individual en la longitud de las flores y el diámetro de la entrada del tubo floral en función la orientación de las flores (sur vs. norte), de tal forma que las flores con orientación sur presentaron valores más altos en dichos caracteres (Córdova-Acosta, 2011; Valencia-Mendoza, 2014). Además, se han registrado diferencias significativas en el tamaño y número de distintos caracteres reproductivos, tanto femeninos como masculinos, en función de la orientación (sur vs. norte) de las flores de cactáceas columnares (Córdova-Acosta, 2011; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Valencia-Mendoza, 2014; Aguilar-García *et al.*, 2018, 2022).

En relación con las variables morfométricas florales restantes (diámetro medio del tubo floral; circunferencia y área apicales, medias y basales y área lateral del tubo floral), este es el primer trabajo en el que se reportan, tanto para las cactáceas columnares como para las agaváceas. Esto podría deberse a que en las descripciones taxonómicas de las especies vegetales se incluyen otras medidas morfológicas de las plantas, como las de hojas y tallos, no solo las florales (Benítez-de Rojas *et al.*, 2006). En dichos trabajos, los caracteres que suelen priorizarse en las descripciones correspondientes a las estructuras reproductivas son el tipo, posición y número de flores de la inflorescencia; simetría, color, y tamaño de la flor; número de estambres, longitud del estilo; y forma del estigma

(Benítez-de Rojas *et al.*, 2006; Troiani *et al.*, 2017). Estos caracteres son considerados como diagnósticos, ya que son fácilmente identificables y presentan innumerables variaciones que ayudan en la delimitación e identificación, así como en la clasificación de las especies vegetales (Benítez-de Rojas *et al.*, 2006; Troiani *et al.*, 2017). Los caracteres diagnósticos suelen ser características conservadas, que presentan poca variación causada por el ambiente (Troiani *et al.*, 2017). Por ejemplo, las flores, al producirse durante un breve periodo de tiempo no están tan expuestas a los factores ambientales como las estructuras vegetativas, por lo que están sujetas a un menor número de presiones evolutivas (Bisby y Coddington., 1995; Troiani *et al.*, 2017). Por último, el objetivo perseguido por cada autor es otro factor que podría explicar por qué algunos de los caracteres florales medidos en el presente estudio no habían sido previamente reportados. Por ejemplo, en este trabajo se midieron caracteres florales relacionados con la interacción planta-polinizador, que pudiesen proveer información relevante sobre la correspondencia morfológica entre plantas y murciélagos nectarívoros.

## **8.2. Morfología craneal de dos especies de murciélagos**

De las veintisiete medidas tomadas, únicamente la longitud total del cráneo, de la hilera de dientes de la maxila y del dentario, habían sido previamente reportadas en las descripciones morfológicas de cada especie de murciélago (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987; Cole y Wilson, 2006; Sánchez-Collazo, 2020), medidas que coinciden con las del presente estudio. Además, al igual que con las especies vegetales, este es el primer trabajo donde se reportan circunferencias y áreas de distintas zonas de los cráneos de los murciélagos. Esto podría deberse a que existe una gran variación en los objetivos de los trabajos donde se describe la morfología de los murciélagos; por lo tanto, existe una gran variación de caracteres morfométricos medidos, mismos que no necesariamente coinciden entre un estudio y otro. Por ejemplo, Carstens *et al.* (2002) tomaron 62 caracteres morfométricos de la piel, el cráneo y la dentición de 35 especies de murciélagos nectarívoros para realizar una filogenia con especies de tres subfamilias dentro de la familia Phyllostomidae. En contraste, en el presente estudio solo se tomaron variables relacionadas con el cráneo y la mandíbula que son las partes corporales involucradas en la interacción de polinización.

Por otro lado, en el presente estudio, los cráneos de las especies de murciélagos difirieron significativamente en 26 de las 27 medidas morfométricas tomadas, con excepción del área lateral total del tubo floral. Todas las longitudes (3) fueron mayores en *C. mexicana*, mientras que todas las medidas restantes (diámetros, circunferencias y áreas) fueron mayores en *L. yerbabuena*. Esto junto con los análisis de morfometría geométrica, caracterizan a *C. mexicana* como una especie de murciélago con el cráneo aplanado y angosto, cuya zona rostral del cráneo y la mandíbula son alargados y delgados; mientras que el cráneo de *L. yerbabuena* es redondeado y ancho, con la zona rostral y mandibular cortas o achatadas. Esto coincide con lo reportado anteriormente para ambas especies de murciélagos en cuanto a la longitud y a la anchura de sus cráneos (Van Cakenberghe *et al.*, 2002; Sánchez-Collazo, 2020).

Por otra parte, este es el primer trabajo donde se caracterizan y se evalúan las diferencias en la forma del cráneo y de la mandíbula en conjunto de ambas especies de murciélagos. Se ha encontrado que las adaptaciones en la dieta de los murciélagos, sobre todo los pertenecientes a la familia Phyllostomidae, se reflejan comúnmente en la morfología de sus cráneos y varios estudios han documentado asociaciones entre la morfología craneal y los recursos de los cuales se alimentan (Dumont, 1997; 2004; Van Cankenberghe *et al.*, 2002), como en este estudio. Por lo tanto, posiblemente las diferencias morfológicas encontradas estén siendo determinadas (al menos parcialmente) con los hábitos alimenticios de cada especie y las estrategias ecológicas que cada una de ellas ha desarrollado para la obtención de sus recursos alimenticios (Clairmont, 2013) además de que dentro de la filogenia reportada para la subfamilia Glossophaginae también se encuentran separadas (Carstens *et al.*, 2002). En este sentido, *C. mexicana* ha sido reportada en una gran variedad de ambientes, desde matorrales áridos (como la zona en la que se realizó el presente estudio) hasta bosques tropicales e incluso bosques de coníferas (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987). Las características morfológicas del cráneo de esta especie indudablemente deben permitirle visitar y alimentarse eficientemente de una gran diversidad de especies vegetales, con morfologías florales distintas, ya que un cráneo más alargado y angosto no solo permite el acceso a recursos florales de tubos largos y angostos a los cuales otras especies de murciélagos no podrían tener acceso sino que el presentar esta morfología le permite

también una menor inversión de energía al alimentarse de flores con tubos cortos y anchos, cumpliendo así con sus requerimientos de manera más fácil (González-Terrazas *et al.*, 2012). Además, la obtención de alimento de distintas fuentes probablemente garantiza la obtención del néctar necesario para cubrir sus requerimientos energéticos (Nicolay, 2001; Van Cakenberghe *et al.*, 2002; Nicolay y Winter, 2006). Esto favorece su presencia en una gran variedad de ambientes, permitiendo su amplia distribución geográfica.

En comparación, *L. yerbabuena*, aunque presenta una distribución similar a la de *C. mexicana*, se encuentra restringida a ambientes secos. Por ejemplo, en el norte de México se distribuye en pastizales áridos y matorrales; mientras que en la zona central del país además de distribuirse en pastizales áridos, también se le ha encontrado en bosques tropicales espinosos y caducifolios (Arita y Santos del Prado, 1999; Cole y Wilson, 2006; Ibarra-López, 2012). Considerando los rasgos morfológicos del cráneo de esta especie, es altamente probable que no pueda acceder a una amplia gama de formas florales, por lo que se encuentra limitada a establecerse en ambientes donde las especies vegetales presenten flores con una morfología particular (tubos florales cortos y anchos), que además de permitirle el acceso a la recompensa, cubran sus requerimientos energéticos que incluso son mayores que *C. mexicana* debido a su tamaño (Von-Helversen y Winter, 2003). Tal es el caso de cactáceas columnares y agaves que se encuentran en los bosques secos donde *L. yerbabuena* se distribuye; lo que favorece su especialización hacia estos recursos florales. La especialización de *L. yerbabuena* hacia ciertos recursos florales puede significar una ventaja para ambos interactuantes. Por un lado, el murciélago invierte menos tiempo en la búsqueda de recursos, asegura la recompensa alimenticia y extrae el néctar exitosamente; mientras que las flores de las especies vegetales reciben una gran cantidad de visitas de su polinizador efectivo, lo que disminuye la cantidad de polen heteroespecífico a la vez que favorece la producción de un mayor número de frutos y semillas viables (Patt *et al.*, 1989; González-Terrazas *et al.*, 2012; Chang-Qiu y Hang, 2018). Ibarra-López (2012) reportó que, en la zona de Zapotitlán Salinas, *L. yerbabuena* es un murciélago especialista; mientras que en Acatlán se comporta como un polinizador generalista. Esta variación en el grado de especialización que presenta *L. yerbabuena* en distintas localidades puede explicarse

por las diferencias existentes en cuanto a los recursos florales disponibles en cada localidad, en este estudio la caracterización de la vegetación quiropterofílica indicó que en Acatlán se encuentran especies de las familias Acanthaceae, Amaranthaceae, Anacardiaceae, Betulaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Boraginaceae, Caesalpinaceae, Cappariaceae, Combretaceae y Compositae; mientras que en Zapotitlán Salinas la mayoría de estos recursos florales fueron especies de las familias Asparagaceae (*Agave*), Cactaceae y Bombacaceae. Además, la capacidad que tiene este murciélago para consumir alimentos no líquidos, como insectos y frutos, que no presentan de igual forma los individuos de *Choeronycteris mexicana* (Herrera, 2001; Godínez-Álvarez *et al.*, 2002; Castillo-Landero y Valiente-Banuet, 2019; Sánchez-Ortiz y Valiente-Banuet, 2019), también explica la variación observada en su grado de especialización en distintas localidades. De hecho, se ha reportado que esta especie de murciélago es el dispersor de semillas más eficiente de tres especies de cactáceas columnares, dos de las cuales fueron incluidas en el presente estudio (*Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus weberi*; Godínez-Álvarez *et al.*, 2002; Castillo-Landero y Valiente-Banuet, 2019; Sánchez-Ortiz y Valiente-Banuet, 2019).

### **8.3. Relación morfológica entre murciélagos y especies quiropterofílicas**

**8.3.1. Morfometría tradicional.** Los resultados de este estudio mostraron que los caracteres florales se correlacionaron significativamente con los caracteres craneales de ambas especies de murciélagos. Esto coincide con los resultados obtenidos en diversos estudios en los que se emplean análisis similares para evaluar la interacción de polinización (Moré *et al.*, 2007, 2012; Muchhala, 2007; Schueller, 2007; Pauw *et al.*, 2008; Muchhala y Thompson, 2009; Hernández-Hernández, 2011; Boberg *et al.*, 2013; Maglianesi *et al.*, 2014; Murúa y Espíndola, 2014). Sin embargo, en todos estos estudios se generan conclusiones sobre el nivel de especialización de los polinizadores a partir de la existencia de correlaciones significativas, sin considerar el número o la intensidad de las correlaciones que fueron significativas. En contraste, en el presente estudio sí se consideraron esos aspectos, por lo que es posible inferir entre qué especies existen relaciones más estrechas (*i.e.*, con pocas correlaciones de intensidad fuerte, o con un gran número de correlaciones de intensidad moderada a fuerte).

De acuerdo con lo anterior, aunque los caracteres craneales de ambas especies de murciélagos se correlacionaron significativamente con los caracteres florales medidos, el número e intensidad de las correlaciones fue diferente entre pares de especies. *Choeronycteris mexicana* tuvo al menos una correlación significativa con cada una de las once especies vegetales, sugiriendo que es un murciélago generalista. Además, como se mencionó anteriormente, *C. mexicana* es un murciélago completamente nectarívoro (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987; González-Terrazas *et al.*, 2012), por lo que su dieta se restringe a la obtención del néctar disponible en las flores. Esto implica que debe alimentarse de un gran número de tipos florales para cubrir sus requerimientos energéticos, coincidiendo con los hábitos de un visitador floral generalista (Herrera, 2001; Tschapka, 2004; González-Terrazas *et al.*, 2012). En su estudio, Ibarra-López (2012) reportó que, en Zapotitlán Salinas, *C. mexicana* visita las flores de 14 especies vegetales incluyendo cactáceas y agaváceas.

Aunque se encontraron correlaciones significativas entre *C. mexicana* y las 11 especies vegetales, el mayor número de correlaciones significativas, positivas, de intensidad moderada a fuerte se registraron con *P. hollianus*, *S. pruinosus*, *A. kerchovei* y *A. macroacantha*, lo que sugiere que *C. mexicana* tiene una relación relativamente más estrecha con estas especies. *Pachycereus hollianus* y *S. pruinosus* producen flores relativamente grandes (Anderson, 2001; García-Mendoza, 2011; este estudio), por lo que *C. mexicana* podría acceder fácilmente a las recompensas alimenticias ofrecidas por ambas cactáceas, lo que potencialmente favorecería una alta frecuencia de visitas de este murciélago. Por su parte, *A. kerchovei* y *A. macroacantha*, aunque producen flores relativamente más pequeñas, sus poblaciones son grandes en la zona de estudio (Arias *et al.*, 2000; Arizaga *et al.*, 2000), por lo que podrían constituir un recurso alimenticio importante para *C. mexicana*. De esta forma, es posible que *C. mexicana* establezca una relación más estrecha con las cactáceas que ofrecen un fácil acceso a la recompensa (*P. hollianus* y *S. pruinosus*), y con los agaves más abundantes en la zona de estudio (*A. kerchovei* y *A. macroacantha*; Arias-Montes *et al.*, 1997; Arias *et al.*, 2000; Anderson, 2001; García-Mendoza, 2011).

Por el contrario, solo se encontraron tres correlaciones significativas, todas negativas, entre los caracteres craneales de *C. mexicana* y los caracteres florales de *A.*

*marmorata* y *N. tetetzo*. Las variables florales involucradas en estas correlaciones fueron la zona media del tubo floral de *A. marmorata* y la zona frontal del cráneo de *C. mexicana* a la altura de los caninos, así como la zona basal del tubo floral de *N. tetetzo* y la zona frontal del cráneo de *C. mexicana* en la zona más amplia de los arcos cigomáticos. Estas correlaciones, al ser negativas, indican que entre más pequeñas sean dichas zonas del tubo floral de ambas especies vegetales, más ancho es el cráneo de *C. mexicana* en vista frontal. Por lo tanto, es probable que la morfología ancha del aparato bucal del murciélago le impida insertar completamente la cabeza dentro del relativamente estrecho tubo floral de estas especies vegetales (Coccuci *et al.*, 2009). La inserción parcial de la cabeza de *C. mexicana* en los tubos florales de estas dos especies vegetales puede tener implicaciones ecológicas importantes. Por un lado, el murciélago debe invertir más energía para la obtención de la recompensa, ya que para alcanzarla deberá hacer uso de una mayor extensión de su lengua (Von-Helversen y Winter, 2003; Nicolay y Winter, 2006). Por otro lado, dado que *C. mexicana* suele visitar las flores de un gran número de especies vegetales (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987; Ibarra-López, 2012; Sánchez Collazo, 2020), si este murciélago pudiera insertar completamente la cabeza en el tubo floral de todas las especies habría altas probabilidades de una deposición heteroespecífica de polen en los estigmas (Gegear y Laverty, 2005; Ne'eman *et al.*, 2010). Sin embargo, dado que el tubo floral de *N. tetetzo* y *A. marmorata* permiten el acceso parcial de la cabeza de *C. mexicana*, es posible que se favorezca la deposición diferencial del polen de distintas especies vegetales en diferentes zonas del rostro del polinizador. Aunque la cuestión diferencial de polen a partir de restricciones de acceso a diferentes zonas del tubo floral no ha sido reportada en sistemas de polinización planta - murciélago, ya que en sistemas quiropterofílicos se ha realizado tomando en cuenta las diferencias en las longitudes de los estambres y los estilos (Muchhala y Thompson, 2012; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019). Sin embargo, si es un fenómeno que sí se ha documentado en plantas visitadas por esfíngidos (Coccuci *et al.*, 2009; Moré *et al.*, 2012; Boberg *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2017). De manera adicional, el acceso parcial del rostro del murciélago al tubo floral de *N. tetetzo* y *A. marmorata* podría funcionar como un mecanismo que lo desaliente a visitar sus flores, lo que disminuiría la deposición de polen heteroespecífico a la vez que favorecería el éxito reproductivo de estas especies

vegetales al ser visitadas por polinizadores más especializados (Gegeer y Lavery, 2005; Ne'eman *et al.*, 2010).

Por otro lado, las cuatro especies vegetales que presentaron el menor número de correlaciones significativas, de intensidad moderada (*P. weberi*, *N. tetetzo*, *Pi. chrysanthus* y *A. marmorata*) podrían tener una interacción menos estrecha con *C. mexicana*, sugiriendo que es un polinizador secundario de esas especies. Las flores de *A. marmorata* y *N. tetetzo* presentan tubos florales con áreas intermedias, por lo que posiblemente sean eficientemente polinizadas por otras especies de murciélagos con diferente morfología craneal. En un estudio previo realizado en la misma localidad, se reportó que *N. tetetzo* es el recurso alimenticio más importante para *L. yerbabuenae*, pero un recurso secundario para *C. mexicana* (Sánchez-Collazo, 2020). De manera similar, *Pi. chrysanthus* presentó más correlaciones significativas con *L. yerbabuenae*, sugiriendo que *C. mexicana* es un visitador menos frecuente de esta cactácea. Por su parte, *A. marmorata* florece al mismo tiempo que dos de las especies (*S. pruinosus* y *A. kerchovei*) con las que *C. mexicana* parece mantener una relación relativamente estrecha. Es posible que esas dos especies funjan como los principales agentes selectivos actuando sobre la morfología craneal del murciélago (Gómez *et al.*, 2014; Dellinger *et al.*, 2019), y favoreciendo el éxito de la interacción mutualista entre ellas y *C. mexicana*. A la vez, esto podría limitar la intensidad de la interacción que sostiene *C. mexicana* con *A. marmorata*. Finalmente, la existencia de una correspondencia morfológica débil entre *C. mexicana* y *P. weberi* podría atribuirse a que el estrecho tubo floral de esta cactácea restringe el acceso del murciélago. Sin embargo, se necesitan más estudios para corroborar cualquiera de estas hipótesis.

En contraste, no se encontraron correlaciones significativas entre los caracteres craneales de *Leptonycteris yerbabuenae* y *M. marginatus*, *P. weberi*, *P. hollianus* (Cactaceae), *A. kerchovei* y *A. macroacantha* (Asparagaceae). La ausencia de correlaciones significativas entre *L. yerbabuenae* y las cactáceas *M. marginatus* y *P. weberi* puede explicarse por las marcadas diferencias morfológicas entre las especies involucradas. Mientras el tubo floral de estas cactáceas es angosto (Anderson, 2001; García-Mendoza, 2011, este estudio), el cráneo de *L. yerbabuenae* es ancho y redondeado, lo que posiblemente impida su acceso a las recompensas alimenticias

ofrecidas por esas especies vegetales (Cole y Wilson, 2006; este estudio). Además, *P. weberi* y *P. hollianus* tuvieron las flores de mayor longitud (Arias-Montes *et al.*, 1997; este estudio), lo que podría representar otra restricción morfológica para que *L. yerbabuena* acceda a las recompensas, ya que su cabeza y rostro son cortos. Estudios previos han documentado que los murciélagos nectarívoros con un cráneo y rostro poco alargados tienen una dieta restringida a la disponibilidad de flores con una morfología particular (*i.e.* tubos cortos; Coccuci *et al.*, 2009; Moré *et al.*, 2012; Boberg *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2017), favoreciendo su especialización hacia esos recursos florales. *Leptonycteris yerbabuena* ha sido considerado como un murciélago especialista (Burke *et al.*, 2019; Sánchez-Collazo, 2020) sobre todo hacia las flores de cactáceas columnares (Burke *et al.*, 2019), tal y como se encontró en el presente estudio, excepto por *M. marginatus*, *P. weberi* y *P. hollianus*. La especialización de *L. yerbabuena* hacia flores de cactáceas columnares, reportada previamente tanto de manera general (Burke *et al.*, 2019) como en particular para la localidad estudiada (Ibarra-López, 2012), podría explicar la falta de una asociación morfológica entre este murciélago y los agaves *A. kerchovei* y *A. macroacantha*. Además, como ya se explicó antes, estos agaves presentan una relación más estrecha con *C. mexicana*.

Por otro lado, los caracteres craneales de *L. yerbabuena* presentaron ocho correlaciones significativas y positivas de intensidad moderada a fuerte con los agaves *A. marmorata* y *A. potatorum*. Aunque se ha descrito que *L. yerbabuena* presenta una especialización hacia flores de cactáceas (Burke *et al.*, 2019), *A. potatorum* presenta una morfología floral similar a la de las cactáceas *Pi. chrysacanthus* y *S. pruinosus*, mientras que la de *A. marmorata* se asemeja a la de *N. tetetzo* y *S. stellatus*. Estos resultados sugieren que *L. yerbabuena* puede tener cierto nivel de especialización como polinizador de algunos agaves, sobre todo si presentan una morfología floral similar a la de cactáceas columnares. De acuerdo con esto, se puede decir que *L. yerbabuena* tiene un mayor nivel de especialización como polinizador de especies vegetales con morfología floral particular (con tubos florales cortos y anchos, sobre todo en la zona apical del tubo floral). De manera similar, la especialización hacia tipos florales particulares ha sido reportada para otros grupos de polinizadores, como esfíngidos (Moré *et al.*, 2012; Boberg

*et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2017) y colibríes (Maglianesi *et al.*, 2014; Maruyama *et al.*, 2018; Sonne *et al.*, 2019).

Los resultados obtenidos sugieren la existencia de relaciones mutualistas diferenciales entre cada especie de murciélago y las especies vegetales estudiadas. Estas diferencias parecen relacionarse con la biología reproductiva de cada murciélago. Mientras que *C. mexicana* presenta una relación relativamente estrecha con *S. pruinosus*, *A. macroacantha*, *A. kerchovei* y *P. hollianus*, estas especies florecen asincrónicamente entre los meses de febrero a julio (Arias *et al.*, 2000; Weller, 2010), lo que coincide con los periodos de gestación e inicio de la lactancia de *C. mexicana* (de marzo a junio y de abril a septiembre, respectivamente; Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987; Cajas-Castillo *et al.*, 2015). Aunque el periodo de floración de estas cuatro especies finaliza antes de que se complete el periodo de lactancia de *C. mexicana*, de julio a septiembre florecen *N. tetetzo* y *A. potatorum* (Arias-Montes *et al.*, 1997; Anderson, 2001; García-Mendoza, 2011), especies con las que también se registraron correlaciones significativas, aunque de menor intensidad. Esto refleja que *C. mexicana* ha establecido interacciones menos estrechas con *N. tetetzo* y *A. potatorum*, pero que ambas especies vegetales podrían ser elementos importantes en su dieta al final de la lactancia, sobre todo al ser una especie de murciélago estrictamente nectarívora.

Por su parte, las poblaciones de *L. yerbabuena* establecidas en la zona centro-sur del país se reproducen entre octubre y diciembre, y su periodo de gestación ocurre entre abril y julio (Ceballos *et al.*, 1997; Cole y Wilson, 2006; Gaona *et al.*, 2019). Se ha documentado que las hembras preñadas o en lactancia de *L. yerbabuena* consumen grandes cantidades de néctar, por lo que suelen ser visitantes frecuentes a los recursos florales disponibles (Riechers-Pérez *et al.*, 2003). Los meses en que *L. yerbabuena* está gestando coinciden con los picos de floración de *S. stellatus*, *N. tetetzo*, *Pi. chrysacanthus* y *A. potatorum*, especies vegetales con las que se encontró el mayor número de correlaciones significativas. Particularmente *N. tetetzo* puede representar un recurso central durante el periodo reproductivo de *L. yerbabuena*, ya que es la cactácea columnar más abundante en la zona de estudio con aproximadamente 1,200 individuos por hectárea (Valiente y Ezcurra, 1991; Arias *et al.*, 2000). Además, los periodos de floración de *S. pruinosus* y *A. marmorata* (especies con las que se detectaron cuatro y

cinco correlaciones significativas, respectivamente) coinciden con el periodo de lactancia de *L. yerbabuena*, registrado entre noviembre y febrero (Riechers-Pérez *et al.*, 2003). La sincronía entre los eventos reproductivos de *L. yerbabuena* y el periodo de floración de las especies quiropterofílicas mencionadas sugiere la existencia de una relación morfológica estrecha, favoreciendo la especialización del murciélago.

De esta forma, en el periodo reproductivo de cada especie de murciélago, las interacciones que establecen con la comunidad vegetal posiblemente podrían favorecer que las hembras puedan obtener el néctar fácilmente, con un bajo costo energético y eviten la competencia inter-específica por los recursos florales disponibles, al mismo tiempo que aseguran que la leche materna tenga los nutrientes necesarios para las crías en desarrollo (Riechers-Pérez *et al.*, 2003; Gaona *et al.*, 2019), sin embargo, se necesitarían otro de estudios para poder corroborarlo. Sin embargo, no es de sorprenderse que las especies vegetales con las que se encontraron relaciones más estrechas sean aquellas que florecen durante los periodos de gestación y lactancia de cada especie de murciélago, que abarca los meses de primavera y verano, así como la temporada de lluvias en el sitio de estudio (Zavala-Hurtado, 1982).

**8.3.2. Morfometría geométrica.** El presente estudio es uno de los pocos trabajos en los que se ha evaluado la correspondencia entre las formas floral y craneal como un caracter de importancia para la polinización. No se encontró ninguna relación significativa entre la forma floral de las once especies vegetales y la forma craneal de ambas especies de murciélagos en vistas frontal y lateral. Esto coincide con otros trabajos realizados con morfometría geométrica: Tres estudios han analizado la existencia de correlaciones entre la forma de las flores y de los animales que las polinizan (Kaczorowski *et al.*, 2012; Faure *et al.*, 2022; Sánchez-Collazo, 2020). En dos de ellos no se encontraron correspondencias significativas (Kaczorowski *et al.*, 2012; Sánchez-Collazo, 2022). Al igual que en el presente estudio, Kaczorowski *et al.* (2012) evaluaron la importancia de las variables lineales, así como de la forma en sistemas de polinización planta-esfíngido. Dichos autores encontraron que la preferencia de los esfíngidos por distintas especies de *Nicotiana* no estaba determinada por la forma floral, sino por el diámetro/despliegue

frontal de las flores, concluyendo que el tamaño de las flores era la variable más importante para atraer a los polinizadores y no su forma en vista frontal.

La ausencia de una correspondencia significativa entre las formas craneal y floral de las especies estudiadas podría estar determinada por varios factores. El primero de ellos podría estar asociado con restricciones metodológicas empleadas en los estudios de morfometría geométrica. Los procedimientos actuales se han desarrollado para evaluar las diferencias que existen en la forma de organismos pertenecientes al mismo grupo taxonómico, o bien, para evaluar el efecto de factores ambientales sobre la forma de los organismos (Claude *et al.*, 2004; García y Sánchez-González, 2013). En el presente estudio, se ajustaron dichas metodologías para evaluar la relación morfológica de estructuras presentes en organismos de distintos grupos taxonómicos (flores de plantas y cráneos de murciélagos). De manera similar, algunos trabajos han evaluado la relación entre la forma de distintos grupos de organismos (insectos-flores; Benítez-Vieyra *et al.*, 2009; Gaskett, 2012), a pesar de no ser considerados homólogos en el ámbito de la morfometría geométrica (*i.e.*, puntos que son fácilmente reconocibles en cada una de las estructuras biológicas analizadas; Jaramillo, 2011). Sin embargo, el propósito de dichos trabajos ha estado enfocado en determinar las diferencias o similitudes morfológicas entre depredadores imitadores de flores para engañar a sus presas (Benítez-Vieyra *et al.*, 2009; O'Hanlon *et al.*, 2014) y no en inferir las interacciones mutualistas de polinización, como en este estudio.

Así mismo, otro factor que podría explicar la falta de una correspondencia entre la forma floral y craneal es la presencia de otros organismos, además de los polinizadores efectivos, interactuando con las flores, como polinizadores secundarios (*i.e.*, otras especies de murciélagos, aves e insectos), robadores de néctar, o herbívoros florales. En conjunto, estos organismos podrían ejercer presiones selectivas sobre la forma de las flores (Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Gómez *et al.*, 2014; Joly *et al.*, 2016). Así mismo, podrían existir restricciones genéticas que limiten las modificaciones que pueden sufrir ambas estructuras (Armbruster *et al.*, 2014; Rojas *et al.*, 2011). Otro factor es la cantidad de recursos disponibles para una planta, ya que puede influir en el tamaño (y posiblemente también en la forma) de las flores (Torres-Roche, 2017). Por último, los efectos de las condiciones ambientales (temperatura, humedad, cantidad de luz solar,

salinidad) sobre el desarrollo de las estructuras reproductivas y de atracción también pueden ser factores importantes que expliquen la falta de correspondencia entre la forma floral y craneal de las especies estudiadas.

Es posible que la ausencia de una relación significativa entre la forma de las flores y los cráneos de los murciélagos también pueda deberse a que ambas formas no se relacionan tan fuertemente como lo hacen los caracteres lineales. Diversos estudios han demostrado la existencia de correspondencia entre el aparato bucal de los polinizadores y las flores empleando la morfometría tradicional (Suzuki, 1992; Singer y Coccuci, 1997; Moré *et al.*, 2007, 2012; Pauw *et al.*, 2008; Muchhala, 2007; Muchhala y Thompson, 2009; Hernández-Hernández, 2011; Boberg *et al.*, 2013; Maglianesi *et al.*, 2014; Miller-Struttman *et al.*, 2015; Johnson *et al.*, 2017). La longitud del aparato bucal de distintos grupos de polinizadores, particularmente en insectos como esfingidos o moscas y la longitud del tubo floral o del espolón de las especies vegetales son los caracteres entre los que más frecuentemente se ha encontrado una correspondencia (Suzuki, 1992; Muchhala, 2007; Moré *et al.*, 2012; Boberg *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2017; Chang-Qiu y Hang, 2018). Además, se ha observado que esta correspondencia suele estar asociada con un mayor éxito reproductivo de las plantas (Suzuki, 1992; Singer y Coccuci, 1997; Moré *et al.*, 2007, 2012; Pauw *et al.*, 2008; Muchhala y Thomson, 2009; Hernández-Hernández, 2011; Boberg *et al.*, 2013). Sin embargo, ninguno de estos estudios evaluó la correspondencia entre la forma de las flores y del aparato bucal de los polinizadores.

Recientemente, Faure *et al.* (2022) evaluaron la relación entre la forma del pico de tres especies de colibríes con la forma floral de tres especies de la familia Gesneriaceae. Ellos encontraron que sí existe una correspondencia morfológica, pero solo para las especies de colibríes con mayor longitud y curvatura del pico, es decir, aquellos con mayor nivel de especialización. Diversos factores podrían explicar las diferencias en correspondencia entre las formas en sistemas de polinización por colibríes reportadas por Faure *et al.* (2022) y el sistema planta-murciélago analizado en el presente estudio. En primer lugar, la polinización por colibríes evolucionó antes que la polinización por murciélagos (Interacción entre colibríes y plantas posiblemente surgió en el durante el Eoceno mientras que los primeros murciélagos vegetarianos aparecieron aproximadamente hace 15 – 25 mda Dobat y Peikert-Holle, 1985; Grant, 1994), por lo

que colibríes y plantas han interactuado y coevolucionado por más tiempo, lo que podría haber favorecido el desarrollo de una fuerte correspondencia en la forma floral y de los picos, así como un mayor nivel de especialización (Willmer, 2011; Tinoco *et al.*, 2017). Por otro lado, se considera que los colibríes son nectarívoros obligados, que se distribuyen en zonas geográficas con alta diversidad y abundancia de recursos alimenticios como bosques tropicales, lo que favorece su especialización morfológica (Nicolson y Fleming, 2003). Por el contrario, la mayoría de las especies de murciélagos nectarívoros puede alimentarse de distintos recursos alimenticios además del néctar (Herrera, 2001; Godínez-Álvarez *et al.*, 2002; Willmer, 2011), lo que de alguna manera podría influir en la forma de su cráneo. Además, dado que las especies vegetales de las que se alimentan los murciélagos no producen flores durante todo el año, de presentarse una fuerte especialización su dieta se vería limitada, lo cual sería perjudicial para su sobrevivencia y reproducción (Johnson y Steiner, 2000; Cerceau *et al.*, 2019). De esta manera, dado que la interacción de polinización planta-murciélago no es tan obligada (Herrera, 2001), es razonable que no exista una correspondencia tan clara entre la forma floral y craneal como la observada en el trabajo realizado por Faure *et al.* (2022) con los colibríes.

#### **8.4. Interacción murciélago - planta y sus implicaciones para la comunidad vegetal**

En zonas áridas y semiáridas, los quirópteros tienen gran importancia como polinizadores (Valiente-Banuet, 2002). Esto se debe a que las especies vegetales quiropterofílicas representan un recurso alimenticio esencial para el mantenimiento de las poblaciones de murciélagos nectarívoros (Callaway *et al.*, 2002).

Aunque todas las especies vegetales analizadas presentan características propias del síndrome quiropterofílico, los resultados obtenidos muestran algunas diferencias entre ellas. Por ejemplo, a partir de los análisis de morfometría tradicional, se distinguen tres grupos morfológicos; el primero conformado por *Pi. chrysacanthus*, *P. hollianus*, *P. weberi*, *S. pruinus* (Cactaceae) y *A. potatorum* (Asparagaceae), especies que presentan las flores más grandes. El segundo grupo está conformado por las cactáceas *N. tetetzo* y *S. stellatus* y por las agaváceas *A. kerchovei*, *A. marmorata* y *A. macroacantha*, cuyos tubos florales tienen áreas apicales y laterales con valores intermedios. Finalmente, *M. marginatus* presentó un área apical y de la zona media del

tubo floral menor al del resto de las especies. Estas diferencias podrían estar determinando las interacciones entre cada especie vegetal y los murciélagos, así como las interacciones mediadas por polinizadores que se establecen entre las especies vegetales (Andrade-Vilela *et al.*, 2014). Dichas interacciones tienen una influencia muy grande en la morfología floral tanto para mantener interacciones facilitativas, como de distintas estrategias para evitar la competencia por los polinizadores (Waser y Real, 1979; Andrade-Vilela *et al.*, 2014) y este estudio podría ser un ejemplo claro de ello.

Las interacciones de facilitación que se presentan entre especies vegetales con flores morfológicamente similares, pero con picos de floración asincrónicos, se conocen como mutualismo secuencial (Arias *et al.*, 2000; Weller, 2010). Este tipo de interacción ha sido registrado entre especies vegetales que comparten polinizadores de vida larga (Waser y Real, 1979; Callaway *et al.*, 2002; Ogilvie y Thompson, 2016), como los murciélagos *L. yerbabuena* y *C. mexicana* que visitan flores de las 11 especies vegetales incluidas en el presente estudio (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, b; Cortes-Díaz, 1997; Casas *et al.*, 1999; Arizaga *et al.*, 2000; Dar *et al.*, 2006; Estrella-Ruíz, 2008; Burke *et al.*, 2019; Sánchez-Collazo, 2020). Además, los mutualismos secuenciales suelen presentarse entre especies vegetales distribuidas en ambientes con condiciones ambientales desfavorables, como periodos largos de sequía, y altas temperaturas, que limitan la obtención de recursos, además de una diversidad y abundancia de visitantes florales bastante limitadas que podrían disminuir su éxito reproductivo (Callaway *et al.*, 2002). En el presente estudio, las especies vegetales con flores de tamaño grande (*Pi. chrysacanthus*, *P. hollianus*, *P. weberi*, *S. pruinosus* y *A. potatorum*) e intermedio (*N. tetetzo*, *S. stellatus*, *A. kerchovej*, *A. marmorata* y *A. macroacantha*) presentan un pico de floración asincrónico (Arias *et al.*, 2000; Weller, 2010) y presentaron correlaciones significativas con las dos especies de murciélagos evaluadas. Esto sugiere el establecimiento de una interacción de facilitación por mutualismo secuencial entre dichas especies vegetales.

Por otro lado, entre las especies con floración sincrónica y morfología floral similar podrían establecerse interacciones de competencia por polinizadores (Mitchell *et al.*, 2009). Para evitarlas, las especies vegetales han desarrollado distintas estrategias, por ejemplo, la diferenciación morfológica (Heithaus, 1974; Pleasants, 1980; Armbruster *et*

*al.*, 1994; Muchhala y Potts, 2007) que se incluye dentro del concepto de “desplazamiento de catacteres” (Heinrich 1975; Caruso 2001). que consiste en cambios fenotípicos que pueden ser morfológicos (por ejemplo, tamaño y forma de las flores) que permiten la partición de los recursos, en este caso, sus polinizadores para evitar la competencia por los mismos (Heithaus, 1974; Pleasants, 1980; Armbruster *et al.*, 1994), lo que favorece su coexistencia (Kehrberger y Holzschuh, 2019; Soteras *et al.*, 2020). Diversos estudios han documentado la existencia de diferenciación morfológica en especies que florecen simultáneamente (Armbruster *et al.*, 1994; Caruso, 2000; Muchhala y Potts, 2007; Eaton *et al.*, 2012; Muchhala y Thompson, 2012). entre los caracteres florales que suelen diferenciarse más frecuentemente se encuentran la longitud del tubo floral (Armbruster y Herzig, 1984; Armbruster *et al.*, 1994, 2009; Moré *et al.*, 2012, 2014; Sazatornil *et al.*, 2016; Soteras *et al.*, 2020), la longitud y posición de los estambres y del estilo (Brown y Kodric-Brown, 1979; Armbruster *et al.*, 1994, 2009; Muchhala y Potts, 2007; Muchhala y Thompson, 2012) y el ancho del tubo floral (Moré *et al.*, 2007; Newman *et al.*, 2015). Las consecuencias de la diferenciación morfológica pueden favorecer el uso de distintos polinizadores tanto por distintos grupos de organismos como por distintas especies dentro de un mismo gremio y la deposición diferencial del polen sobre el cuerpo de un polinizador compartido (Brown y Kodric-Brown, 1979; Armbruster *et al.*, 1994; Muchhala y Potts, 2007; Muchhala y Thompson, 2012).

La diferenciación morfológica como se mencionaba con anterioridad puede conducir a utilizar distintas especies de polinizadores, por distintas especies vegetales. En el presente estudio, es posible que este tipo de diferenciación se presente en entre *A. macroacantha* y *N. tetetzo*. Aunque ambas especies florecen en mayo (Arias *et al.*, 2000; Arizaga *et al.*, 2000; Anderson, 2001), *A. macroacantha* presentó el mayor número de correlaciones significativas (10 positivas de intensidad moderada a fuerte) con *C. mexicana*; mientras que *N. tetezo* tuvo un mayor número de correlaciones significativas (10, ocho positivas y dos negativas de intensidad moderada a fuerte) con *L. yerbabuena*. Por lo tanto, los resultados sugieren que *A. macroacantha* presenta una relación más estrecha con *C. mexicana* y *N. tetetzo* con *L. yerbabuena*, lo que evita la competencia entre ellas al utilizar distintas especies como sus polinizadores y así permitir su coexistencia y su floración en el mismo mes. Este tipo de diferenciación es el más

comúnmente documentado en los sistemas planta-polinizador, sobre todo entre especies vegetales con longitud del tubo floral contrastante y que son polinizadas por animales cuyo aparato bucal también difiere en ese aspecto morfológico, como en el caso de sistemas de polinización por esfíngidos y colibríes (Lindberg y Olesen, 2001; Alexandersson y Johnson, 2002; Aizen y Vázquez, 2006; Altshuler, 2006; Rodríguez-Girones y Santamaría, 2007; Rodríguez-Girones y Llandres, 2008; Johnson y Raguso, 2016; Phillips *et al.*, 2020). Por ejemplo, Johnson y Raguso (2016) encontraron que 14 de 18 especies vegetales con síndrome falenofílico (polinización por polillas) eran polinizadas por el esfíngido *Agrius convolvuli*, cuya probóscide tiene una longitud similar a las flores de esas especies. En contraste, las otras cuatro especies vegetales, caracterizadas por tener tubos florales cortos, eran polinizadas por esfíngidos de otras especies cuyas probóscides son igualmente cortas. Cabe recalcar que *A. macroacantha* y *N. tetetzo* no solo se presentaron una diferenciación en cuanto a la longitud del tubo floral, sino también en otras medidas morfológicas. Además de que es el primer trabajo donde se encuentran correlaciones significativas entre otras medidas, como diámetros y áreas tanto de las flores como de los cráneos de los murciélagos.

Por otro lado, la diferenciación morfológica también se puede presentar en una deposición diferencial del polen sobre el cuerpo de un polinizador compartido, esto se puede presentar en especies vegetales con estructuras reproductivas (*i.e.*, estambres y pistilos) de distintas longitudes o con variación en el tamaño de los diámetros para limitar la entrada del aparato bucal de los polinizador hasta un nivel en particular dentro del tubo floral, lo que causa que el polen sea colocado en distintas zonas del polinizador evitando cargas heteroespecíficas (Heinrich, 1975; Caruso, 2001). En el presente estudio, dos casos particulares pueden presentar esta diferenciación: primero, *Choeronycteris mexicana* parece interactuar de manera similar con *A. kerchovei* y *S. pruinosus* en el mes de febrero; mientras que *A. marmorata* y *S. pruinosus*, en febrero y marzo (Bravo-Hollis, 1991; Arias-Montes *et al.*, 1997; Arias *et al.*, 2000; Weller, 2010) parecen tener una relación más estrecha con *L. yerbabuena*. En estos dos casos, la morfología floral y las correlaciones significativas que se presentaron que fueron entre distintos diámetros, circunferencias y áreas. Por ejemplo, presentó una relación entre el diámetro basal del tubo floral con el diámetro del cráneo en el primer molar de *C. mexicana*, mientras que

con *S. pruinosus* la relación se presentó entre el diámetro basal del tubo floral con diámetro del cráneo en el inicio de los arcos zigomáticos lo cual, biológicamente impide que el rostro del murciélago acceda por completo a la flor, restringiendo su entrada hasta cierto nivel de profundidad, que posiblemente este también relacionado con el nivel de néctar que presenta la especie vegetal. Caso similar se presentó con *A. marmorata* y *S. pruinosus* con *L. yerbabuena*. Por lo tanto, al visitar estas las flores, es probable que el polen sea depositado en distintas zonas del rostro del polinizador, evitando la mezcla de polen, así como la competencia por los servicios del polinizador, asegurando así que el polen de cada especie sea depositado exitosamente en el estigma de flores conespecíficas.

La diferenciación morfológica conducente a la deposición diferencial del polen ha sido frecuentemente documentada en sistemas de polinización por abejas y esfíngidos (Miyake e Inoue, 2003; Elis y Johnson, 2010; Pauw, 2013; Huang *et al.*, 2015; Fantinato *et al.*, 2018; Miyake *et al.*, 2020). Por ejemplo, dos especies de *Calceolaria* que comparten al mismo abejorro polinizador, *Chalepogenus rufipes*, colocan el polen de manera diferencial en su cuerpo; *C. ruiz-pavonii* en la parte dorsal del tórax y *C. plectranthifolia* debajo de la cabeza (Pauw, 2013). Sin embargo, este fenómeno ha sido mucho menos reportado en sistemas de polinización planta-murciélago (Muchhala y Potts, 2007; Muchhala y Thompson, 2012; Stewart y Dudash, 2016). Muchhala y Potts (2007) encontraron que dos especies del género *Burmeistera* (Campanulaceae) eran polinizadas por murciélagos del género *Anoura*. Dado que la longitud del estilo y los estambres difería entre ellas, el polen que era depositado en sus estigmas era mayormente conespecífico. De manera similar, cuatro especies vegetales polinizadas por el murciélago *Eonycteris spelaea* presentan morfología floral distinta, por lo que depositan el polen en distintas zonas del cuerpo del polinizador evitando así la mezcla de polen heteroespecífico (Stewart y Dudash, 2016).

La inferencia de las estrategias de diferenciación fenológica y morfológica para evitar la competencia entre especies vegetales por polinizadores es de gran importancia para determinar las interacciones que se establecen entre plantas y polinizadores, así como las interacciones planta – planta mediadas por polinizadores que ocurren en la comunidad vegetal de la zona de estudio. Por lo tanto, el estudio de la correspondencia

morfológica entre flores y murciélagos puede ser una herramienta de utilidad para determinar las especies vegetales que representan un recurso importante para los murciélagos, y al mismo tiempo establecer la importancia relativa de cada especie de murciélago como polinizadores de la comunidad vegetal. De esta forma, el análisis de las correspondencias morfológicas entre flores y polinizadores podría considerarse como una primera aproximación en estudios de polinización clásicos (planta-polinizador) como a nivel de la comunidad vegetal (*i.e.*, interacciones mediadas por polinizadores). Este tipo de estudios entonces permitirán establecer en un futuro planes de manejo o estrategias que garanticen la supervivencia y reproducción, tanto de las especies vegetales, como de los murciélagos nectarívoros que las visitan en una zona árida como Zapotitlán Salinas.

## 9. Conclusiones

1.- *Choeronycteris mexicana* tiene un cráneo alargado, angosto y aplanado. Estas características le permiten acceder a una gran diversidad de recursos florales, indicando que es un polinizador generalista. Los resultados de las correspondencias morfológicas de caracteres lineales mostraron correlaciones significativas entre el cráneo de este murciélago y las 11 especies vegetales estudiadas independientemente de su morfología floral; confirmando el bajo nivel de especialización que presenta.

2.- *Leptonycteris yerbabuena* tiene un cráneo corto, ancho y redondeado. El análisis de correspondencia morfológica reveló que los caracteres craneales de esta especie solo se correlacionaron significativamente con seis de las 11 especies vegetales incluidas en este estudio. Aunque las plantas con las que se correlacionó significativamente incluyen tanto especies de Cactaceae como de Asparagaceae, todas ellas tienen una morfología floral similar (Tubos florales cortos y anchos). Estos resultados indican que esta especie de murciélago es un polinizador especialista.

3.- A nivel de la comunidad vegetal, los resultados sugieren la existencia de interacciones facilitativas, así como de distintas estrategias para evitar la competencia por los polinizadores.

- Las interacciones de facilitación se establecen entre especies vegetales que tienen una morfología floral similar, pero periodos fenológicos distintos (P.e. *Pi. chrysacanthus*, *P. hollianus*, *P. weberi*, *S. pruinosis* y *A. potatorum*). Esto se conoce como mutualismo secuencial mediado por los polinizadores; de tal forma que distintas especies vegetales sostienen a las poblaciones de los polinizadores compartidos durante extensos periodos de tiempo.
- Las interacciones de competencia se pueden presentar entre especies con morfología y fenología similares. Sin embargo, entre la comunidad vegetal estudiada se encontraron estrategias de diferenciación morfológica (i.e., desplazamiento de caracteres) entre las especies con periodos de floración sincrónicos, que favorecen el establecimiento de interacciones de polinización con distintas especies de murciélagos (por ejemplo *N. tetetzo* y *A. macroacantha*), o el compartir la misma especie de polinizador a través de la deposición diferencial del polen en su rostro.

## 10. Referencias

- Abdelgadir, H.A., Johnson, S.D. y Van Staden, J. (2009). Pollinator effectiveness, breeding system, and tests for inbreeding depression in the biofuel seed crop, *Jatropha curcas*. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 84: 319-324.
- Acosta-Vázquez, J. (2019). Caracterización morfológica y molecular de *Apis mellifera* provenientes de colmenas localizadas en las provincias de Pichincha, Imbabura y Carchi, Ecuador. Tesis de Licenciatura, Universidad de las Fuerzas Armadas, Sangolquí, Ecuador.
- Aguilar-García, S., Figueroa-Castro, D.M., Valverde, P. y Vite, F. (2018). Effect of flower orientation on the male and female traits of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae). *Plant Biology* 20: 531-536.
- Aguilar-García, S., Figueroa-Castro, D.M., Valverde, P.L., Vite, F., López-Ortega, G. y Pérez-Hernández, M. (2022). Reproductive biology of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) flowers with contrasting orientation. *Plant Species Biology* 37: 243-256.
- Aguilar-Rodríguez, P.A., Tschapka, M., García-Franco, J.G., Krömer, T. y MacSwiney, M.C. (2019). Bromeliads going batty: pollinator partitioning among sympatric chiropterophilous Bromeliaceae. *AoB PLANTS* 11: plz014
- Aizen, M.A. y Vázquez, D.P. (2006). Flowering phenologies of hummingbird plants from the temperate forest of southern South America: is there evidence of competitive displacement? *Ecography* 29: 357-366.
- Alexandersson, R. y Johnson, S. (2002). Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 269: 631-636.
- Altshuler, D.L. (2006). Flight performance and competitive displacement of hummingbirds across elevational gradients. *The American Naturalist* 167: 216-229.
- Amorim, F., Wyatt, G. y Sazima, M. (2014) Low abundance of long-tongued pollinators leads to pollen limitation in four specialized hawkmoth-pollinated plants in the Atlantic Rain Forest, Brazil. *Naturwissenschaften*, 101: 893–905.
- Anderson, E. (2001). *The cactus family*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Anderson, B. y Johnson, S.D. (2008). The geographical mosaic of coevolution in a plant–pollinator mutualism. *Evolution* 62: 220-225.

- Andrade-Vilela, A., Torezan-Silingardi, H.M. y Del-Claro, K. (2014). Conditional outcomes in ant–plant–herbivore interactions influenced by sequential flowering. *Flora* 209: 359-366.
- Arias, A., Valverde, M. y Reyes, J. (2000). *Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla*. Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México, México.
- Arias-Cóyotl, E., Stoner, K. y Casas, A. (2006). Effectiveness of bat pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed *in situ*, and cultivated populations in La Mixteca Baja, Central Mexico. *American Journal of Botany* 93: 1675-1683.
- Arias-Montes, S., Gama S., y Guzmán, L.U. (1997). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae*. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- Arita, H. y Santos-del Prado, K. (1999). Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80: 31-41.
- Arizaga, S., Ezcurra, E., Peters, E., Ramírez-de Arellano, F. y Vega, E. (2000). Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany* 87: 1011-1017.
- Armbruster, S. y Herzig, A.I (1984). Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 1-16.
- Armbruster, S., Edwards, M.E y Debeyec, E.M. (1994). Floral character displacement generates assemblage structure of Western Australian triggerplants (*Stylidium*). *Ecology* 75: 315-329.
- Armbruster, W.S., Hansen, T., Pelabon, C., Pérez-Barrales, R. y Maad, J. (2009). The adaptive accuracy of flowers: measurement and microevolutionary patterns. *Annals of Botany* 103: 1529-1545.
- Armbruster, W.S., Pelabon, C., Bolstad, G.H. y Hansen, T.F. (2014). Integrated phenotypes: understanding trait covariation in plants and animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 369: 20130245.
- Arroyo-Cabrales, J., Hollander, Y. y Jones, J. (1987). *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian Species* 291: 1-5.
- Baker, H. G. y Baker, I. (1977). Intraspecific constancy of floral nectar amino acid

complements. *Botanical Gazette*, 138: 183-191.

- Barba-Montoya, J.A. (2012). Diversificación de Pachycereae (Cactaceae, Caryophyllales, Eudicotylodoneae) en relación al síndrome de polinización. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Barrios, B., Pena, S., Salas, A. y Koptur, S. (2016). Butterflies visit more frequently, but bees are better pollinators: the importance of mouthpart dimensions in effective pollen removal and deposition. *AoB PLANTS* 8: 1-10.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. (1996). *Ecology. Individuals, populations, and Communities*. Blackwell Science, Oxford.
- Benítez de Rojas, C., Cardozo, A., Hernández, L., Lapp, M., Rodríguez, H., Ruiz, T., y Torrecilla, P. (2006). Botánica sistemática. Fundamentos para su estudio, Venezuela: Universidad Central de Venezuela, Venezuela.
- Benitez-Vieyra, S., Medina, A.M., & Cocucci, A.A. (2009). Variable selection patterns on the labellum shape of *Geoblasta pennicillata*, a sexually deceptive orchid. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 2354-2362.
- Bestea, L., Whitehead, K. y Brown, M. (2019). The breeding system of *Watsonia knysnana* (Iridaceae): an assessment of pollinator effectiveness. *South African Journal of Botany* 124: 166-172.
- Bhattacharyay, A. y Drossel, B. (2005). Modeling coevolution and sympatric speciation of flowers and pollinators. *Physica* 345: 159-172.
- Bisby, F.A., y Coddington, J.A. (1995). Biodiversity from a taxonomic and evolutionary perspective. Pp. 27-57. En Heywood, V.H. y Watson, R.T. (eds.) *Global biodiversity assessment*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Boberg, E., Alexandersson, R., Jonsson, M., Maad, J., Agren, J. y Nilsson, L. (2013). Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Annals of Botany* 113: 267-275.
- Bone Clones. Inc. (2017) *Leptonycteris yerbabuena*. Disponible en: <https://boneclones.com/product/search#keywords=bat&view=list&page=1&pageSize=30>.
- Bookstein, F. (1996). Biometrics, biomathematics and the morphometrics analysis. *Bulletin of Mathematical Biology* 58: 313-365.

- Borbón-Palomares, D.B., Laborin-Sivirian, F., Tinoco-Ojanguren, C., Peñalba, M.C., Reyes-Ortega, I. y Molina-Freaner, F. (2018). Reproductive ecology of *Agave colorata*: the importance of nectar-feeding bats and the germination consequences of self-pollination. *Plant Ecology* 219: 927-939.
- Borgella, R., Snow, A. y Gavin, T. (2001). Species richness and pollen loads of hummingbirds using forest fragments in Southern Costa Rica. *Biotropica* 33: 90-109.
- Botes, C., Johnson, S.D., y Cowling, R.M. (2008). Coexistence of succulent tree aloes: partitioning of bird pollinators by floral traits and flowering phenology. *Oikos* 117: 875-882.
- Boucher, D., James, S. y Keeler, K. (1982). The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 13: 315-347.
- Bravo-Hollis, H. (1991). *Las Cactáceas de México. Vol. 1*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Bronstein, J.L., y Hossaert-McKey, M. (1995). Hurricane Andrew and a Florida fig pollination mutualism: resilience of an obligate interaction. *Biotropica* 27: 373-381.
- Bronstein, J.L. (2015). *Mutualism*. Oxford University Press, Nueva York.
- Brown, J.H. y Kodric-Brown, A. (1979). Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60:1022–1035.
- Büchert-Lindberg, A. y Mogens-Olensen, J. (2001). The fragility of extreme specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. *Journal of Tropical Ecology* 17: 323-329.
- Burke, R.A., Frey, J.K., Ganguli, K. y Stoner, K.E. (2019). Species distribution modelling supports “nectar corridor” hypothesis for migratory nectarivorous bats and conservation of tropical dry forest. *Biodiversity Research* 25: 1399-1415.
- Cajas-Castillo, J.O., Kraker-Castañeda, C., López-Gutiérrez, J.E., Pérez-Consuegra, S.G. y Grajeda-Godínez, A.L. (2015). *Choeronycteris mexicana* in Guatemala: temporal occurrence, feeding habits and reproductive activity. *Revisa Mexicana de Biodiversidad* 86: 835-838.
- Callaway, R.M., Brooker, R., Choler, P., Kikvize, Z., Lortie, C.J., Michalaet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. y Cook, B.

- (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Cano-Otalvaro, J. (2011). Caracterización morfométrica de *Anadara tuberculosa* y *A. similis* en la Costa Pacífica Colombiana. Tesis de Licenciatura, Universidad del Valle, Santiago de Cali, Colombia.
- Carstens, B.C., Lundrigan, B.L., y Myers, P. (2002). A phylogeny of the neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae) based on morphological and molecular data. *Journal of Mammalian Evolution* 9: 23-53.
- Caruso, C.M. (2000). Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 54: 1546–1557.
- Caruso, C.M. (2001). Differential selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata* growing in contrasting environments. *Oikos* 94: 295–302.
- Casas, A. (2002). Uso y manejo de cactáceas columnares mesoamericanas. *Biodiversitas* 40: 18-23.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A. y Dávila, P. (1999). Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 534-542.
- Castillo-Landero, J.P. y Valiente-Banuet, A. (2019). Especialización a través de la coevolución en un sistema dispersor-planta. Memorias del VII Congreso Mexicano de Ecología, Juriquilla, Querétaro, pp. 593-594.
- Castillo-Sánchez, I.L. y Figueroa-Castro, D.M. (2019). Intra-inflorescence variation in reproductive traits of *Conopholis alpina* (Orobanchaceae): effect of flower maturation pattern and resource competition. *Plant Ecology* 220: 721-729.
- Ceballos, G., Fleming, T., Chavez, C. y Nassar, J. (1997). Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy* 78: 1220-1230.
- Celep, F., Atalay, Z., Dikmen, F., Doğan, M., Sytsma, K.J. y Claßen-Bockhoff, R. (2020). Pollination ecology, specialization, and genetic isolation in sympatric bee-pollinated *Salvia* (Lamiaceae). *International Journal of Plant Sciences* 181: 800-811.
- Cerceau, I., Siriani-Oliveira, S., Dutra, A.L., Oliveira, R. y Schlindwein, C. (2019). The cost of fidelity: foraging oligolectic bees gather huge amounts of pollen in a highly

specialized cactus– pollinator association. *Biological Journal of the Linnean Society* 128: 30-43.

Chalcoff, V., Morales, C., Aizen, M., Sasal, Y., Rovere, A., Sabatino, M., Quintero, C. y Tadey, M. (2014). Interacciones planta-animal, la polinización. Pp. 113-132. En: Raffaele, E., de Torres-Curth, M., Morales, C. y Kitzberguer, T. (eds.). *Ecología e Historia Natural de la Patagonia Andina*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.

Chang-Qiu, L. y Hang, S. (2018). Pollination in *Lilium sargentiae* (Liliaceae) and the first confirmation of long-tongued hawkmoths as a pollinator niche in Asia. *Journal of Systematics and Evolution* 57: 81-88.

Clairmont, L. (2013). The role of morphology in diet and flower visitation by five species of Cuban flower-visiting bats. Tesis de Maestría, Ontario, Canadá.

Claude, J., Pritchard, P., Tong, H., Paradis, E. y Auffray, J-C. (2004). Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: a geometric morphometric assessment. *Systematic Biology* 53: 933-948.

Cocucci, A.A., Moré, M. y Sérsic, A. (2009). Restricciones mecánicas en las interacciones planta-polinizador: estudios de caso en plantas polinizadas por esfíngidos. Pp. 43–59. En: Medel, R., Aizen, M.A., Zamora, R. (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria S.A., Santiago, Chile.

Cole, R. y Wilson, D. (2006). *Leptonycteris yerbabuena*. *Mammalian Species* 797: 1-7.

Connor, R. (1995). The benefits of mutualism: a conceptual framework. *Biological Reviews* 70: 427-457.

Cordóva-Acosta, E. (2011). Efecto de la orientación y caracteres de las flores en el éxito reproductivo de *Pachycereus weberi* en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, México.

Cortés-Díaz, V. (1997). El papel de los visitantes en la biología de la polinización de *Stenocereus pruinosus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Estado de México, México.

- Cruz, M. y Casas, A. (2002). Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561-576.
- Cryan, P. y Bogan, M. (2003). Recurrence of Mexican long-tongued bats (*Choeronycteris mexicana*) at historic sites in Arizona and New Mexico. *Western North American Naturalist* 63: 314-319.
- Dalsgaard, B., Magård, E., Fjeldså, J., Martín-González, A., Rahbek, C., Olesen, J., Ollerton, J., Alarcón, R., Cardoso-Araujo, A., Cotton, P., Lara, C., Machado, C., Sazima, I., Sazima, M., Timmermann, A., Watts, S., Sandel, B., Sutherland, W., y Svenning, J. (2011). Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation, and quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE* 6: e25891.
- Dar, S., Arizmendi, M. y Valiente-Banuet, A. (2006). Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereeae: Cactaceae) in Central Mexico. *Annals of Botany* 97: 423-427.
- Darwin, C. (1862). On the various contrivances by which orchids are fertilized by insects en Graham, M.H., Parker, J. y Dayton, P. (eds.) *The essential naturalist: timeless readings in natural history*, The University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- de Souza-Laurindo, R., Gregorin, R. y Tavares, D. C. (2017). Effects of biotic and abiotic factors on the temporal dynamic of bat-fruit interactions. *Acta Oecologica* 83: 38–47.
- Dellinger, A.S., Artuso, S., Pamperl, S., Michelangeli, F.A., Penneys, D.S., Fernández-Fernández, D.M., Alvear, M., Almeda, F., Armbruster, W.S., Staedler, Y. y Schönenberger, J. (2019). Modularity increases rate of floral evolution and adaptive success for functionally specialized pollination systems. *Communications Biology* 2: 1-11.
- Dieringer, G. (1992). Pollinator effectiveness and seed set in populations of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 79: 1018-1023.
- Dobat, K. y Peikert-Holle, T. (1985) Blüten und Fledermäuse (Chiropterophilie).

- Dobson, H. E. (1987). Role of flower and pollen aromas in host-plant recognition by solitary bees. *Oecologia*, 72: 618-623.
- Dohzono, I., Takami, Y. y Suzuki, K. (2011). Is bumblebee foraging efficiency mediated by morphological correspondence to flowers? *International Journal of Insect Science* 3: 1-10.
- Dumont, E. (1997). Cranial shape in fruit, nectar, and exudate feeders: Implications for interpreting the fossil record. *American Journal of Physical Anthropology* 102: 187–202.
- Dumont, E. (2004). Patterns of diversity in cranial shape among plant-visiting bats. *Acta Chiropterologica* 6: 59-74.
- Eaton D.A., Fenster C.B., Hereford J., Huang S. y Ree, R.H. (2012) Floral diversity and community structure in *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Ecology* 93: 182–194.
- Eguiarte, L., Martínez-Del Río, C. y Arita, H. (1987). El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19: 74-82.
- Eguiarte, L.E., Souza, V., y Silva-Montellano, A. (2000). Evolución de la familia Agavaceae: filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Botanical Sciences* 66: 131-150.
- Elberling, H., y Olesen, J.M. (1999). The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography* 22: 314-323.
- Ellis, A.G. y Johnson, S.D. (2010). Gender differences in the effects of floral spur length manipulation on fitness in a hermaphrodite orchid. *International Journal of Plant Sciences* 171: 1010-1019.
- Estrella-Ruiz, J. (2008). Efecto de la explotación humana en la biología de la polinización de *Agave salmiana* y *Agave potatorum* en el Valle de Tehuacán – Cuicatlán. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Faegri, K. y van der Pijl, L. (1979). *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.

- Fantinato, E., Del Vecchio, S., Giovanetti, M., Acosta, A.T.R., y Buffa, G. (2018). New insights into plants co-existence in species-rich communities: the pollination interaction perspective. *Journal of Vegetation Science* 29: 6-14.
- Faure, J., Martén-Rodríguez, S., Clark, J.L. y Joly, S. (2022). The level of pollination specialization affects the relationship between the shape of flowers and the bills of their hummingbird pollinators in Antillean Gesneriaceae. *International Journal of Plant Sciences* 183: 193-204.
- Feldman, T.S., Morris, W.F. y Wilson, W.G. (2004) When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105: 197–207.
- Fenster, C., Armbruster, W., Wilson, P., Dudash, M. y Thomson, J. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 375-403.
- Figuroa-Castro, D.M. y Valverde, P.L. (2011). Flower orientation in *Pachycereus weberi* (Cactaceae): effects on ovule production, seed production and seed weight. *Journal of Arid Environments* 75: 1214-1217.
- Fleming, T., Geiselman, C. y Kress, W.J. (2009). The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* 104: 1017-1043.
- Fleming, T., Nuñez, R. y Sternberg, L. (1993). Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72–75.
- Fleming, T., Sahley, C., Holland, J., Nason, J. y Hamrich, J. (2001). Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71: 511–530.
- Fleming, T., Tuttle, M. y Horner, A. (1996). Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonora desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41: 257–269.
- Fleming, T. y Muchhala, N. (2008). Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography* 35: 764-780.

- Flores-Torres, A. y Galindo-Escamilla, A. (2017). Pollination biology of *Agave horrida* (Agavaceae) in the Chichinautzin mountain range, Central Mexico. *Botanical Sciences* 95: 423-431.
- Forrest, J.R.K., Ogilvie, J.E., Goriscek, A.M. y Thomson, J.D. (2011). Seasonal change in a pollinator community and the maintenance of style length variation in *Mertensia fusiformis* (Boraginaceae). *Annals of Botany* 108: 1-12.
- Galloni, M., Podda, L., Vivarelli, D., Quaranta, M. y Cristofolini, G. (2008). Visitor diversity and pollinator specialization in Mediterranean legumes. *Flora* 203: 94-102.
- Gaona, O., Gómez-Acata, E.S., Cerqueda-García, D., Neri-Barrios, X. y Falcón, L.I. (2019). Fecal microbiota of different reproductive stages of the central population of the lesser-long nosed bat, *Leptonycteris yerbabuena*. *PlosOne* 14: e0219982.
- García-Mendoza, A.J. (2011). *Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán: Agavaceae*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, CIUDAD, PAÍS.
- García, F. y Sánchez-González, E. (2013). Morfometría geométrica craneal en tres especies de roedores arborícolas neotropicales (Rodentia: Cricetidae: *Rhipidomys*) en Venezuela. *Therya* 4: 157-178.
- Gaskett, A.C. (2012). Floral shape mimicry and variation in sexually deceptive orchids with a shared pollinator. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 469-481.
- Gegear, R. y Laverty, T. (2005). Flower constancy in bumblebees: a test of the trait variability hypothesis. *Animal Behaviour* 69: 939-949.
- Ghazoul, J. (2006). Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology* 94: 295-304.
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. y Rojas-Martínez, A. (2002). The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617-2629.
- Gómez, J. (2002). Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 105-116.
- Gómez, J.M., Perfectti, F. y Klingenberg, C.P. (2014). The role of pollinator diversity in the evolution of corolla-shape integration in a pollination-generalist plant clade. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369: 20130257.

- Gómez-Ruiz, E., Jiménez, C., Flores-Maldonado, J., Lacher Jr, T. y Packard, J. (2015). Conservación de murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophagini) en riesgo en Coahuila y Nuevo León. *Therya* 6: 89-102.
- Gomulkiewicz, R., Drown, D.M., Dybdahl, M.F., Godsoe, W., Nuismer, S.L., Pepin, K.M., Ridenhour B.J., Smith, C.I. y Yoder, J.B. (2007). Do's and don'ts of testing the geographic mosaic theory of coevolution. *Heredity* 98: 249-258.
- González-Terrazas, T., Medellín, R., Knörnschild, M. y Tshapka, M. (2012). Morphological specialization influence nectar extraction efficiency of sympatric nectar feeding bats. *The Journal of Experimental Biology* 215: 3989-3996.
- Good-Avila, S. V., Souza, V., Gaut, B. S. y Eguiarte, L. E. (2006). Timing and rate of speciation in Agave (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 9124-9129.
- Grant, V. (1994). Historical development of ornithophily in the western North American flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:10407-10411.
- Gurung, P.D., Ratnam, J. y Ramakrishnan, U. (2018). Facilitative interactions among co-flowering *Primula* species mediated by pollinator sharing. *Plant Ecology* 219: 1159-1168.
- Gutiérrez-Blando, C. (2015). Análisis morfométrico craneal de la variación geográfica en *Otodylomys phyllotis* (Rodentia, Muridae). Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Guzmán-Mendoza, R., Castaño-Meneses, G. y Herrera-Fuentes, M. (2010). Variación espacial y temporal de la diversidad de hormigas en el Jardín Botánico del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 427-435.
- Heinrich, B. (1975). Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. *Evolution* 29: 325-334.
- Heithaus, E.R. (1974). The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 61: 675-691.
- Hernández-Hernández, L. (2011). Polinización de *Fouquieria formosa* Kunth por colibríes (Familia: Trochilidae) en Santa María Tecomavaca, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Estado de México, México.

- Hernández-Lalinde, J., Espinosa-Castro, J.F., Peñaloza-Tarazona, M.E., Díaz-Camargo, É., Bautista-Sandoval, M., Riaño-Garzón, M.E., Arenas-Torrado, M.K., Carrillo-Sierra, S.M. y Bermúdez-Pirela, V. (2018). Sobre el uso adecuado del coeficiente de correlación de Pearson: verificación de supuestos mediante un ejemplo aplicado a las ciencias de la salud. *Archivos Venezolanos de Farmacología y Terapéutica* 37: 552-561.
- Herrera, C. (2001). Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? *Journal of Evolutionary Biology* 14: 574-584.
- Heystek, A. y Pauw, A. (2014). Does competition for pollinators contribute to structuring *Erica* communities? *Journal of Vegetation Science* 25: 648-656.
- Hoffman, M.H., Bremer, M., Schneider, K., Burger, F., Stolle, E. y Moritz, G. (2003). Flower visitors in a natural population of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biology* 5: 491-494.
- Huang, Z.H., Liu, H.L., y Huang, S.Q. (2015). Interspecific pollen transfer between two coflowering species was minimized by bumblebee fidelity and differential pollen placement on the bumblebee body. *Journal of Plant Ecology* 8: 109-115.
- Ibarra-Cerdeña, C., Iñiguez-Davalos, L. y Sánchez-Cordero, V. (2005). Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae) a chiropterophilous columnar cactus in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92: 503-509.
- Ibarra-Cerdeña, C., Sánchez-Cordero, V., Ibarra-López, P. e Iñiguez-Dávalos, L. (2007). Noteworthy record of *Musonycteris harrisoni* and *Tlacuatzin canescens* pollinating a columnar cactus in West-Central Mexico. *International Journal of Zoological Research* 3: 223-226.
- Ibarra-López, M. (2012). Comparación de la dieta de dos comunidades de murciélagos nectarívoros: implicaciones ecológicas. Tesis de Maestría, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
- Ings, T., Montoya, J., Bascompte, J., Bluthgen, N., Brown, L., Dormann, C., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J., Lauridsen, R., Ledger, M., Lewis, H., Olesen, J., van Veen, F., Warren, P. y Woodward, G. (2009). Ecological networks: beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* 78: 253–269.

- Inouye, D. (1980). The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia* 45: 197-201.
- Jacobs, J.H., Clark, S.J., Denholm, I., Goulson, D., Stoate, C. y Osborne, J.L. (2010). Pollinator effectiveness and fruit set in common ivy, *Hedera helix* (Araliaceae). *Arthropod-Plant Interactions* 4: 19-28.
- Jaramillo, N. (2011). *Morfometría geométrica: principios teóricos y métodos de empleo*. Instituto de Biología, Universidad de Antioquía, Medellín, Colombia.
- Johnson, R. (1992). Pollination and reproductive ecology of *Acuna Cactus*, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). *International Journal of Plant Species* 153: 400-408.
- Johnson, S.D. y Raguso, R.A. (2016). The long-tongued hawkmoth pollinator niche for native and invasive plants in Africa. *Annals of Botany* 117: 25-36.
- Johnson, S.D. y Steiner, K.E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140-143.
- Johnson, S., Hollens, H. y Kulhmann, M. (2012). Competition versus facilitation: conspecific effects on pollinator visitation and seed set in the iris *Lapeirousia oreogena*. *Oikos* 121: 545-550.
- Johnson, S., Moré, M., Amorim, F., Haber, W., Frankie, G., Stanley, D., Cocucci, A. y Raguso, R. (2017). The long and the short of it: a global analysis of hawkmoth pollination niches and interaction networks. *Functional Ecology* 31: 101-115.
- Joly, S., Lambert, F., Alexandre, H., Léveillé-Bourret, É., y Clark, J.L. (2016). Pollinator specialization imposes stronger evolutionary constraints on flower shape. *bioRxiv*, 041533.
- Junker, R.R. y Blüthgen, N. (2010). Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones. *Annals of Botany* 105: 777-782.
- Kaczorowski, R., Seliger, A., Gaskett, A., Wingsten, S. y Raguso, R. (2012). Corolla shape vs. size in flower choice by a nocturnal hawkmoth pollinator. *Functional Ecology* 26: 577-587.
- Kearns, C., Inouye, D. y Waser, N. (1998). Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 29: 83-112.

- Kehrberger, S. y Holzschuh, A. (2019). How does timing of flowering affect competition for pollinators, flower visitation and seed set in an early spring grassland plant? *Scientific Reports* 9: 15593.
- Kishore, K., Shukla, A.K., Babu, N., Sarangi, D.N. y Patanayak, S. (2012). Pollination biology of *Annona squamosa* L. (Annonaceae): evidence for pollination syndrome. *Scientia Horticulturae* 144: 212-217.
- Kobayashi, S., Denda, T., Liao, C., Lin, Y., Wu, S. y Izawa, M. (2018). Floral traits of mammal-pollinated *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae): implications for generalist-like pollination systems. *Ecology and Evolution* 8: 8607-8615.
- Kunz, T.H., Braun-de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T. y Fleming, T.H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 1-38.
- Lange, R.S., Scobell, S.A. y Scott, P.E. (2000). Hummingbird-syndrome traits, breeding system, and pollinator effectiveness in two syntopic *Penstemon* species. *International Journal of Plant Sciences* 161: 253-263.
- Laverty, T.M. (1992). Plant interactions for pollinator visits: a test of the magnet species effect. *Oecologia* 89: 502–508.
- Lindberg, A.B. y Olesen, J.M. (2001). The fragility of extreme specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. *Journal of Tropical Ecology* 17: 323–329.
- Lunau, K. (2004). Adaptive radiation and coevolution — pollination biology case studies. *Organisms, Diversity & Evolution* 4: 207-224.
- Maglianesi, M., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the neotropics. *Ecology* 95: 3325-3334.
- Maron, J.L., y Crone, E. (2006). Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2575–2584.
- Martins, D. y Johnson, S. (2013). Interactions between hawkmoths and flowering plants in East Africa: polyphagy and evolutionary specialization in an ecological context. *Biological Journal of Linnean Society* 110: 199-213.

- Maruyama, P., Sonne, J., Vizentin - Bugoni, J., Martín González, A., Zanata, T., Abrahamczyk, S., Alarcón, R., Araujo, A., Araújo, F., Baquero, A., Chávez - González, E., Coelho, A., Cotton, P., Dehling, D., Fischer, E., Kohler, G., Lara, C., Las-Casas, M., Machado, A., Machado, C., Maglianesi, M., Malucelli, T., Marín-Gómez, O., Oliveira, P., Ornelas, J., Ortiz-Pulido, R., Ramírez-Burbano, M., Rocca, M., Rodrigues, L., Rosero-Lasprilla, L., Rui, A., Sandel, B., Svenning, J., Tinoco, B., Varassin, I., Watts, S., Rahbek., C., Sazima, M., Schleuning, M, y Daalsgard, B. (2018). Functional diversity mediates macroecological variation in plant – hummingbird interaction networks. *Global Ecology and Biogeography* 27: 1186-1199.
- Mayfield, M., Waser, N.M., Price, M. (2001). Exploring the “most effective pollinator principle” with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany* 88: 591-596.
- McKinney, A.M. y Goodell, K. (2011). Plant–pollinator interactions between an invasive and native plant vary between sites with different flowering phenology. *Plant Ecology* 212: 1025-1035.
- Medel, R., Aizen, M. y Zamora, R. (2009). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Méndez, M., Durán, R. y Oimsted, I. (2004). Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* 36: 492-504.
- Miller-Struttmann, N., Geib, J., Franklin, J., Kevan, P., Holdo, R., Ebert-May, D., Lynn, A., Kettenbach, J., Hedrick, E. y Galen, C. (2015). Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science* 349: 1541-1544.
- Miranda-Jácome, A., Rodríguez-García, R. y Munguía-Rosas, M. (2019). Bats and moths contribute to the reproductive success of the columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus*. *Journal of Arid Environments* 174: 103990.
- Mitchell, R.J., Flanagan, R.J., Brown, B.J., Waser, N.M., y Karron, J.D. (2009). New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* 103: 1403-1413.

- Miyake, T. e Inoue, K. (2003). Character displacement in style length between pollinator-sharing *Clerodendrum trichotomum* and *C. izuinsulare* (Verbenaceae). *Plant Systematics and Evolution* 243: 31-38.
- Miyake, T., Aihara, N., y Yokoi, H. (2020). Relationship between interspecific pollen transfer and pistil length in sympatric congeners, *Clerodendrum trichotomum* and *C. izuinsulare*. *Plant Species Biology* 35: 315-321.
- Moeller, D.A. (2004). Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* 85: 3289-3301.
- Moeller, D.A. (2006). Geographic structure of pollinator communities, reproductive assurance, and the evolution of self-pollination. *Ecology* 87:1510– 1522.
- Molina-Freaner, F. y Eguiarte, L.E. (2003). The pollination biology of two paniculate Agaves (Agavaceae) from Northwestern Mexico: contrasting roles of bat pollinators. *American Journal of Botany* 90: 1016-1024.
- Molina-Freaner, F., Rojas-Martinez, A., Fleming, T. y Valiente-Banuet, A. (2004). Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* 56: 117-127.
- Molina-Montenegro, M.A., Badano, E.L. y Cavieres, L.A. (2008). Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the ‘magnet species’ concept with invasive species. *Oikos* 117: 1833–1839.
- Moré, M., Amorim, F., Benitez-Vieyra, S., Medina, A., Sazima, M. y Cocucci, A. (2012). Armament imbalances: match and mismatch in plant-pollinator traits in highly specialized long-spurred orchids. *Plos One* 7: e41878.
- Moré, M., Benitez-Vieyra, S., Sérsic, A.N. y Cocucci, A.A. (2014). Patrones de depósito de polen sobre el cuerpo de los polinizadores en comunidades esfingófilas de Argentina subtropical. *Darwiniana* 2: 174-196.
- Moré, M., Sérsic, A.N. y Cocucci, A.A. (2007). Restriction of pollinator assemblage through flower length and width in three long-tongued hawkmoth-pollinated species of *Mandevilla* (Apocynaceae, Apocynoideae) 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94: 485-504.

- Morgan, C. (2009). Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): form, function and phylogeny. *Mammalian Biology* 74: 497-506.
- Muchhala, N. (2007). Adaptive trade-off in floral morphology mediates specialization for flowers pollinated by bats and hummingbirds. *The American Naturalist* 169: 494-504.
- Muchhala, N. y Potts, M.D. (2007). Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process and pattern. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 2731-2737.
- Muchhala, N. y Thomson, J. (2009). Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized bat–flower mutualism. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 2147-2152.
- Muchhala, N. y Thomson, J.D. (2012). Interspecific competition in pollination systems: costs to male fitness via pollen misplacement. *Functional Ecology* 26: 476-482.
- Munguía-Rosas, M., Sosa, V. y Jácome-Flores, M. (2009). Pollination system of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus (Tribe Cereeae) in eastern Mexico. *Plant Biology* 12: 578-586.
- Murúa, M. y Espíndola, A. (2014). Pollination syndromes in a specialised plant-pollinator interaction: does floral morphology predict pollinators in *Calceolaria*? *Plant Biology* 17: 551-557.
- Myers, P., R. Espinosa, C. S. Parr, T. Jones, G. S. Hammond, y T. A. Dewey. (2022). The Animal Diversity Web (online). *Disponible en: <https://animaldiversity.org>*.
- Ne'eman, G., Jurgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S. y Dafni, A. (2010). A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews* 85: 435-451.
- Netz, C. y Renner, S. (2017). Long-spurred *Angraecum* orchids and long-tongued sphingid moths on Madagascar: a time frame for Darwin's predicted *Xanthopan/Angraecum* coevolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 122: 469-478.
- Newman, E., Manning, J. y Anderson, B. (2015). Local adaptation: mechanical fit between floral ecotypes of *Nerine humilis* (Amaryllidaceae) and pollinator communities.

*Evolution* 69: 2262-2275.

- Nicolay, C.W. (2001). Ecological morphology and nectar-feeding performance in flower-visiting bats. Tesis de Doctorado, Kent State University, Ohio, Estados Unidos.
- Nicolay, C.W. y Winter, Y. (2006). Performance analysis as a tool for understanding the ecological morphology of flower visiting bats. Pp. 131-144. En: Zubaid, A., McCracken, G. y Kunz, T. (eds.). *Functional and evolutionary ecology of bats*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Nicolson, S.W. y Fleming, P.A. (2003). Nectar as food for birds: the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. *Plant Systematics and Evolution* 238:139-153.
- Nilsson, L. (1985). Monophily and pollination mechanisms in *Angraecum arachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawkmoths (Sphingidae) in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society* 26: 1-19.
- Nilsson, L. (1988). The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334: 147-149.
- Nilsson, L., Jonsson, L., Rolison, L. y Randrianjohany, E. (1987). Angraecoid orchids and hawkmoths in central Madagascar: specialized pollination systems and generalist foragers. *Biotropica* 19: 310–318.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT. (2010). Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (DOF).
- NOM-059-SEMARNAT-2010 Modificación, 2016. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (DOF).
- Oaxaca-Villa, B., Casas, A., y Valiente-Banuet, A. (2006). Reproductive biology in wild silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *Genetic Resource and Crop Evolution* 53: 277- 287.
- Occhipinti, A. (2013). Plant coevolution: evidences and new challenges. *Journal of Plant Interactions* 8: 188-196.
- Ogilvie, J.E. y Thomson, J.D. (2016). Site fidelity by bees drives pollination facilitation in

sequentially blooming plant species. *Ecology* 97: 1442-1451.

- O'Hanlon, J.C., Holwell, G.I. y Herbestein, M.E. (2014). Predatory pollinator deception: does the orchid mantis resemble a model species? *Current Zoology* 60: 90-103.
- Ortiz, F., Stoner, K., Pérez-Negrón, E. y Casas, A. (2010). Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 74: 897-904.
- Ortiz, Pulido, R. y Rico-Gray, V. (2006). Seed dispersal of *Bursera fagaroides* (Burseraceae): The effect of linking environmental factors. *The southwestern naturalist* 51: 11-21.
- Ortiz-Pulido, R., Diaz, S.A., Valle-Diaz, O. y Fisher, A. (2012). Hummingbirds and the plants they visit in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 152-163.
- Osorio-Beristain, O., Valiente-Banuet, A., Dávila, P. y Medina, R. (1996). Tipos de vegetación y diversidad beta en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Botanical Sciences* 59: 35-58.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartolo, C., Pérez-Negrón, E. y Valiente-Banuet, A. (2003). Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany* 90: 593-602.
- Padyšáková, E., Bartoš, M., Tropek, R. y Janeček, Š. (2013). Generalization versus specialization in pollination systems: visitors, thieves, and pollinators of *Hypoestes aristata* (Acanthaceae). *Plos One* 8: e59299.
- Patt, J., Merchant, M., Williams, D. y Meeuse, B. (1989). Pollination biology of *Platanthera stricta* (Orchidaceae) in Olympic National Park, Washington. *American Journal of Botany* 76: 1097-1106.
- Paudel, B.R., Shrestha, M., Burd, M., Adhikari, S., Sun, Y.S., y Li, Q.J. (2016). Coevolutionary elaboration of pollination-related traits in an alpine ginger (*Roscoea purpurea*) and a tabanid fly in the Nepalese Himalayas. *New Phytologist* 211: 1402-1411.
- Pauw, A. (2013). Can pollination niches facilitate plant coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 28: 30-37.

- Pauw, A., Stofberg, J. y Waterman, R. (2008). Flies and flowers in Darwin's race. *Evolution* 63: 268-279.
- Pauw, A., Coccuci, A. y Sérsic, A. (2020). The least effective pollinator principle: specialized morphology despite generalized ecology. *Plant Biology* 22:924-931.
- Phillips, R.D., Peakall, R., van der Niet, T. y Johnson, S.D. (2020). Niche perspectives on plant–pollinator interactions. *Trends in Plant Science* 25: 779-793.
- Plasencia-López, L. (2003). Biología Reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Clénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Pleasants, J.M. (1980). Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. *Ecology* 61: 1446–1459.
- Poveda-Pazmiño, C. (2019). Análisis de la correspondencia de rasgos morfológicos pico colibrí - longitud floral en la ladera noroccidental del volcán Pichincha. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Quesada, M., Rosas, F., Mikel, M., Aguilar, R., Ashworth, L., Guerrero, V., y Montoya, G. (2012). III. Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización de plantas tropicales. Pp. 75-100. En del Val, E. y Bouge, K. (eds.) *Ecología y Evolución de las Interacciones Bióticas*. Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México, Mexico
- Riechers-Pérez, A., Martínez-Coronel, M. y Vidal-López, R. (2003). Consumo de polen de una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae yerbabuena* en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 74: 43-66.
- Rocha, M., Good-Ávila, S., Molina-Freaner, F., Arita, H., Castillo, A., García-Mendoza, A., Silva-Montellano, A., Gaut, B., Souza, V. y Eguiarte, L. (2006). Pollination biology and adaptive radiation of Agavaceae, with special emphasis on *Agave* genus. *Aliso* 22: 329–344.
- Rodríguez-Gironés, M. A. y Llandres, A. L. (2008). Resource competition triggers the co-evolution of long tongues and deep corolla tubes. *PLoS One*, 3: e2992.
- Rodríguez-Girones, M.A. y Santamaría, L. (2007). Resource competition, character displacement, and the evolution of deep corolla tubes. *The American Naturalist* 170: 455-464.

- Rojas, D., Vale, Á., Ferrero, V. y Navarro, L. (2011). When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology* 20: 2217-2228.
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M., Alcántara-Eguren, A. y Arita, H. (1999). Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26: 1065-1077.
- Rosas-Guerrero, V., Quesada, M., Armbruster W.S., Pérez-Barrales, R. y Smith S.D. (2011). Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution* 65: 350 – 364.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa, Ciudad de México, México.
- Sánchez-Collazo, X. (2020). Eficiencia de polinización de los murciélagos que visitan las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae) en Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.
- Sánchez-Ortiz, T. y Valiente-Banuet, A. (2019). Efectividad de la dispersión de semillas de *Pachycereus weberi* en el valle de Tehuacán-Cuicatlán. Memorias del VII Congreso Mexicano de Ecología, Juriquilla, Querétaro, pp. 417.
- Sánchez-Villegas, S. (2016). Efecto de la variación inter-individual de la forma de la corola sobre el éxito reproductivo en *Pinguicula moranensis* (Lentibulariaceae). Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Morelos, México.
- Santana, S., Grosse, I. y Dumont, E. (2012). Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of the skull form in bats. *Evolution* 66: 2587-2598.
- Sauve, A., Thébault, E., Pocock, M. y Fontaine, C. (2016). How plants connect pollination and herbivory networks and their contribution to community stability. *Ecology* 97: 908-917.
- Sazatornil, F., Moré, M., Benitez-Vieyra, S., Coccuci, A., Kitching, I., Schlumpberger, B., Oliveira, P., Sazima, M. y Amorim, F. (2016). Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *Journal of Animal Ecology* 85: 1586-1594.
- Schiestl, F. y Johnson, S. (2013). Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 307-315.

- Schueller, S. (2007). Island–mainland difference in *Nicotiana glauca* (Solanaceae) corolla length: a product of pollinator-mediated selection? *Evolutionary Ecology* 21: 81-98.
- Schupp, E., Jordano, P. y Gómez, J.M. (2017). A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. *Ecology Letters* 20: 577-590.
- Seifan, M., Hoch, E-M., Hanoteaux, S. y Tielborger, K. (2014). The outcome of shared pollination services is affected by the density and spatial pattern of an attractive neighbour. *Journal of Ecology* 102: 953-962.
- Sieber, Y., Holderegger, R., Waser, N.M., Thomas, V.F., Braun, S., Erhardt, A., Reyer, H.U. y Wirth, L.R. (2011). Do alpine plants facilitate each other's pollination? Experiments at a small spatial scale. *Acta Oecologica* 37: 369-374.
- Simmons, N. y Wetterer, A. (2002). Phylogeny and convergence in cactophilic bats. Pp. 87-121. En: Fleming, H y Valiente-Banuet, A. (eds.). *Columnar cacti and their mutualists*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, E.E.U.U.
- Singer, R. y Cocucci, A. (1997). Eye attached hemi-pollinaria in the hawkmoth and settling moth pollination of *Habenaria* (Orchidaceae): a study in functional morphology in five species from Subtropical South America. *Botanica Acta* 110: 328-337.
- Slauson, L.A. (2000). Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87: 825-836.
- Sonne, J., Zanata, T., Martín-González, A., Cumbicus-Torres, N., Fjeldså, J., Colwell, R., Tinoco, B., Rahbek, C. y Dalsgaard, B. (2019). The distributions of morphologically specialized hummingbirds coincide with floral trait matching across an Andean elevational gradient. *Biotropica* 51: 205-218.
- Sonne, J., Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P., Araujo, A., Chávez-González, E., Coelho, A., Cotton, P., Marín-Gómez, O., Lara, C., Lasprilla, L., Machado, C., Maglianesi, M., Malucelli, T., Martín-González, A., Oliveira, G., Oliveira, P., Ortiz-Pulido, R., Rocca, M., Rodrigues, L., Sazima, I., Simmons, B., Tinoco, B., Varassin, I., Vasconcelos, M., O'Hara, B., Schleuning, M., Rahbek, C, Sazima, M. y Dalsgaard, B. (2020). Ecological mechanisms explaining interactions within plant–hummingbird networks: morphological matching increases towards lower latitudes. *Proceedings of the Royal Society B* 287: c.4869750.

- Soteras, F., Rubini-Pisano, M.A., Bariles, J.B., Moré, M. y Coccuci, A.A. (2020). Phenotypic selection mosaic for flower length influenced by geographically varying hawkmoth pollinator proboscis length and abiotic environment. *New Phytologist* 225: 985-998.
- Stewart, A.B. y Dudash, M.R. (2016). Differential pollen placement on an Old World nectar bat increases pollination efficiency. *Annals of Botany* 117: 145-152.
- Stone, G.N., Willmer, P. y Nee, S. (1996). Daily partitioning of pollinators in an *Acacia* community. *Proceedings of the Royal Society B* 263: 1389-1393.
- Stone, G.N., Willmer, P. y Rowe, J.A. (1998). Partitioning of pollinators during flowering in an African *Acacia* community. *Ecology* 79: 2808–2827.
- Suzuki, K. (1992). Bumblebee pollinators and pollination ecotypes of *Isodon umbrosus* and *I. shikokianus* (Lamiaceae). *Plant Species Biology* 7: 37-48.
- Theiss, K., Kephart, S. e Ivey, C. (2007). Pollinator effectiveness on co-occurring milkweeds (*Asclepias*; Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94: 505-516.
- Thomson, J.D. (1978). Effects of stand composition on insect visitation in two-species mixtures of *Hieracium*. *American Midland Naturalist* 100: 431-440.
- Thomson, J.N. (2005). *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Tinoco, B., Graham, C., Aguilar, J. y Schleuning, M. (2017). Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos* 126: 52-60.
- Torres-Roche, E. (2017). Biología reproductiva de *Harpalyce macrocarpa* (Fabaceae). Tesis de Maestría, Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas, Santa Clara, Cuba.
- Troiani, H.O., Prina, A.O., Muiño, W.A., Tamame, M.A. y Beinticinco, L. (2017). *Botánica, morfología, taxonomía y fitogeografía*. EdUNLPam, La Pampa, Argentina.
- Tschapka, M. (2004). Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of neotropical flower visiting bats. *Journal of Zoology* 263: 7-21.

- Valencia-Mendoza, C. (2014). Efecto de la orientación de las flores en el éxito de la polinización en *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae). Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, México.
- Valiente-Banuet, A. (2002). Vulnerabilidad en los sistemas de polinización de cactáceas columnares en Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 99-104.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M., Rojas, A. y Domínguez, L. (1996). Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-109.
- Valiente-Banuet, A., Molina-Freaner, F., Torres, A., Arizmendi, M. y Casas, A. (2004). Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany* 91: 850-855.
- Valiente-Banuet, A., Rojas, A., Arizmendi, M. y Davila, P. (1997a). Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.
- Valiente-Banuet, A., Rojas, A., Casas, A., Arizmendi, M. y Dávila, P. (1997b). Pollination ecology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331–341.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Van Cakenberghe, V., Herrel, A. y Aguirre, L. (2002). Evolutionary relationships between cranial shape and diet in bats (Mammalia: Chiroptera). Pp. 205-236. En: Aerts, P., D'aout, K., Herrel, A. y Van Damme, R. (eds.). *Topics in functional and ecological vertebrate morphology*. Shaker Publishing, Maastricht, Países Bajos.
- Vázquez, D., Chacoff, N., y Cagnolo, L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology* 90: 2039–2046.
- Von Helversen, O. y Winter, Y. (2003). Glossophagine bats and their flowers: costs. Pp. 346. En Kunz, T.H. y Brock-Fenton, M. (eds.) *Bat ecology*. The University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.

- Waser, N.M. (1978). Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59: 934–944.
- Waser, N.M. y Real, L.A. (1979). Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* 281: 670-672.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M., Williams, N., y Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060.
- Wasserthal, L. (1997). The pollinators of the malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. *Botanica Acta* 110: 343-359.
- Weinstein, B. y Graham, K. (2017). Persistent bill and corolla matching despite shifting temporal resources in tropical hummingbird-plant interactions. *Ecology Letters* 20: 326-335.
- Weller, S.A. (2010). *Plantas de la Reserva de la Biósfera Tehuacán–Cuicatlán. Vol 1. Especies de Puebla*. Peace Corps, México.
- Wilden, B. (1991). Environmental and genetic influences on phenology and plant size in a perennial herb, *Senecio integrifolius*. *Canadian Journal of Botany* 69: 209-217.
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, Nueva Jersey.
- Winter, Y. y von Helversen, O. (2001). Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. Pp. 148–170. En: Chittka, L, Thomson, J.D. (eds). *Cognitive ecology of pollination*. Cambridge University Press, Cambridge, PAIS.
- Wolfe, L.M. (1992). Why the size of reproductive structures declines through time in *Hydrophyllum appendiculatum* (Hydrophyllaceae): developmental constraints vs. resource limitation. *American Journal of Botany* 79: 1286–1290.
- Zavala-Hurtado, J. (1982). Estudios ecológicos en el Valle de Zapotitlán. Puebla, I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia de las especies. *Biotica* 7: 99–120.
- Zelditch, M.L. (1996). Introduction to the symposium: historical patterns of developmental integration. *American Zoologist* 36:1-3.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D. y Fink, W.L. (2004). *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, Londres.

- Zimmerman, J.K., Wright, S.J., Calderón, O., Pagan, M.A., y Paton, S. (2007). Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: The role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23: 231–251.
- Zhang, F., Hui, C. y Pauw, A. (2013). Adaptive divergence in Darwin's race: how coevolution can generate trait diversity in a pollination system. *Evolution* 67: 548–560.
- Zych, M., Junker, R.R., Nepi, M., Stpiczyńska, M., Stolarska, B. y Roguz, K. (2019). Spatiotemporal variation in the pollination systems of a supergeneralist plant: is *Angelica sylvestris* (Apiaceae) locally adapted to its most effective pollinators? *Annals of Botany* 123: 415-428.

## 11. Apéndice 1

Coefficientes de correlación ( $r$ ) y de determinación ( $r^2$ ; entre paréntesis) obtenidos a partir de las correlaciones de Pearson realizadas entre los caracteres florales de siete especies de cactáceas y los caracteres craneales de *Choeronycteris mexicana*. En negritas se indican las correlaciones significativas ( $P < 0.05$ ). Descripción de los caracteres<sup>1</sup>

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales						
	<i>M. marginatus</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>P. hollianus</i>	<i>P. weberi</i>	<i>Pi. chrysacanthus</i>	<i>S. pruinosus</i>	<i>S. stellatus</i>
LTF – LCR	-0.06 (<0.01)	-0.35 (0.12)	-0.06 (0.003)	0.13 (0.02)	0.39 (0.15)	-0.06 (<0.01)	-0.09 (<0.01)
LTF – LMA	0.06 (<0.01)	-0.38 (0.14)	0.07 (0.005)	-0.01 (<0.01)	0.25 (0.06)	0.05 (<0.01)	-0.24 (0.06)
LTF – LDE	-0.04 (<0.01)	-0.44 (0.19)	-0.14 (0.02)	-0.18 (0.03)	0.18 (0.03)	-0.03(0.01)	0.02 (<0.01)
LTN – LCR	-0.16 (0.03)	-0.16 (0.03)	-0.08 (0.006)	-0.36 (0.12)	0.24 (0.06)	-0.21 (0.04)	-0.28 (0.07)
LTN – LMA	0.006 (<<0.01)	-0.34 (0.12)	0.008 (<0.01)	-0.30 (0.08)	0.13 (0.02)	0.03 (<0.01)	<b>-0.47 (0.22)</b>
LTN – LDE	-0.05 (<0.01)	-0.12 (<0.01)	-0.21 (0.04)	-0.35 (0.12)	0.12 (0.01)	-0.08 (<0.01)	-0.17 (0.03)
LES – LCR	-0.12 (0.01)	-0.22 (0.05)	<b>0.40 (0.16)</b>	0.07 (<0.01)	0.27 (0.07)	-0.01 (<<0.01)	-0.22 (0.05)
LES – LMA	-0.0002 (<<0.01)	0.23 (0.14)	-0.06 (0.004)	-0.20 (0.04)	0.38 (0.13)	-0.13 (<0.01)	<b>-0.48 (0.23)</b>
LES – LDE	0.05 (0.05)	0.003 (<<0.01)	0.17 (0.03)	-0.19 (0.04)	0.28 (0.08)	-0.17 (0.03)	-0.15 (0.02)
LET – LCR	0.24 (0.05)	-0.22 (0.05)	0.21 (0.04)	-0.01 (<0.01)	0.35 (0.12)	0.21 (0.04)	0.14 (0.02)
LET – LMA	0.04 (<0.01)	-0.007 (<<0.01)	0.15 (0.02)	0.11 (0.01)	0.33 (0.11)	0.31 (0.10)	-0.26 (0.07)
LET – LDE	0.41 (0.17)	0.13 (0.02)	0.20 (0.04)	-0.18 (0.03)	<b>0.61 (0.37)</b>	0.35 (0.12)	0.07 (<0.01)
LCN – LCR	-0.04 (<0.01)	-0.04 (<0.01)	0.10 (0.01)	0.20 (0.04)	-0.13 (0.02)	-0.09 (<0.01)	-0.02 (<0.01)
LCN – LMA	-0.10 (0.01)	-0.10 (0.01)	-0.22 (0.05)	0.49 (0.14)	0.34 (0.12)	0.14 (0.02)	-0.36 (0.13)
LCN – LDE	0.04 (<0.01)	0.04 (<0.01)	0.01 (<0.01)	0.09 (<0.01)	0.0003 (<<0.01)	-0.11 (0.01)	-0.23 (0.05)
DET – DPA	-0.10 (0.01)	0.08 (<0.01)	-0.14 (0.02)	0.07 (<0.01)	-0.40 (0.16)	0.21 (<0.01)	-0.03 (<0.01)
DET – DPM	0.30 (0.09)	-0.14 (0.02)	0.20 (0.04)	-0.33 (0.11)	0.007 (<0.01)	0.19 (0.11)	-0.12 (0.01)
DET – DTM	0.07 (<0.01)	-0.27 (0.08)	0.10 (0.01)	-0.10 (0.01)	-0.15 (0.02)	0.34 (0.01)	<<0.01 (<<0.01)
DET – DCA	<b>0.46 (0.21)</b>	-0.31 (0.09)	<b>0.45 (0.20)</b>	-0.43 (0.19)	-0.09 (<0.01)	0.30 (0.19)	0.17 (0.03)
DET – DCF	0.06 (<0.01)	-0.41 (0.17)	<b>0.46 (0.21)</b>	0.15 (0.02)	0.18 (0.03)	-0.26 (0.02)	<b>0.54 (0.29)</b>

Apéndice 1. Continuación.

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales						
	<i>M. marginatus</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>P. hollianus</i>	<i>P. weberi</i>	<i>Pi. chrysacanthus</i>	<i>S. pruinosis</i>	<i>S. stellatus</i>
DET – DMF	-0.07 (<0.01)	-0.04 (<0.01)	-0.07 (0.005)	0.22 (0.05)	-0.19 (0.03)	-0.30 (0.05)	0.36 (0.13)
DET – DAF	0.33 (0.11)	0.03 (<0.01)	0.13 (0.02)	0.14 (0.02)	-0.04 (<0.01)	-0.23 (0.02)	<b>0.45 (0.20)</b>
DBT – DPA	-0.27 (0.08)	0.04 (<0.01)	0.10 (0.01)	-0.15 (0.02)	-0.33 (0.11)	<b>0.42 (0.18)</b>	-0.14 (0.02)
DBT – DPM	0.11 (0.01)	0.21 (0.04)	<b>0.46 (0.21)</b>	0.43 (0.19)	0.11 (0.01)	0.12 (0.01)	0.18 (0.03)
DBT – DTM	-0.14 (0.02)	-0.04 (<0.01)	0.30 (0.09)	<b>0.45 (0.20)</b>	-0.15 (0.02)	0.37 (0.14)	0.23 (0.05)
DBT – DCA	0.25 (0.06)	0.02 (<0.01)	0.15 (0.02)	0.25 (0.06)	0.16 (0.02)	-0.01 (<0.01)	0.28 (0.08)
DBT – DCF	-0.22 (0.05)	<b>-0.46 (0.21)</b>	-0.03 (<0.01)	0.10 (0.01)	0.10 (0.01)	<b>0.52 (0.27)</b>	0.25 (0.06)
DBT – DMF	<b>-0.46 (0.22)</b>	-0.16 (0.02)	-0.17 (0.03)	0.08 (<0.01)	-0.15 (0.02)	<b>0.45 (0.20)</b>	0.05 (<0.01)
DBT – DAF	0.06 (<0.01)	-0.27 (0.07)	-0.12 (0.01)	-0.23 (0.05)	0.26 (0.07)	0.25 (0.06)	-0.16 (0.03)
DMT – DPA	-0.21 (0.04)	0.10 (0.01)	0.06 (0.004)	-0.35 (0.12)	-0.28 (0.08)	0.24 (0.06)	-0.15 (0.02)
DMT – DTM	-0.14 (0.02)	-0.09 (<0.01)	0.31 (0.10)	-0.29 (0.08)	0.19 (0.04)	0.08 (0.01)	-0.06 (<0.01)
DMT – DPM	-0.30 (0.09)	-0.03 (<0.01)	0.21 (0.04)	-0.22 (0.05)	0.12 (0.01)	0.12 (0.01)	0.08 (0.01)
DMT – DCA	0.03 (<0.01)	0.005 (<<0.01)	<b>0.55 (0.30)</b>	-0.36 (0.13)	0.08 (<0.01)	0.13 (0.02)	-0.18 (0.03)
DMT – DCF	-0.20 (0.04)	0.002 (<<0.01)	0.27 (0.07)	0.15 (0.02)	0.08 (<0.01)	-0.07 (<0.01)	0.22 (0.05)
DMT – DMF	-0.42 (0.17)	0.04 (<0.01)	0.29 (0.08)	0.15 (0.02)	-0.24 (0.06)	-0.20 (0.04)	0.34 (0.12)
DMT – DAF	0.03 (<0.01)	0.10 (0.01)	0.19 (0.04)	-0.03 (<0.01)	-0.40 (0.16)	-0.16 (0.03)	0.20 (0.04)
CET – CPA	-0.10 (0.01)	0.08 (<0.01)	-0.14 (0.02)	0.07 (<0.01)	-0.40 (0.16)	0.21 (0.04)	-0.04 (<0.01)
CET – CTM	0.31 (0.09)	-0.14 (0.02)	0.21 (0.04)	-0.33 (0.11)	0.01 (<0.01)	0.19 (0.03)	-0.12 (0.01)
CET – CPM	0.07 (<0.01)	0.28 (0.08)	0.10 (0.01)	0.10 (0.01)	-0.15 (0.02)	0.33 (0.11)	-0.001 (<<0.01)
CET – CCA	<b>0.46 (0.21)</b>	0.31 (0.09)	<b>0.45 (0.20)</b>	-0.43 (0.19)	-0.09 (0.01)	0.30 (0.09)	0.17 (0.03)
CET – CCF	0.06 (<0.01)	-0.41 (0.17)	0.06 (0.004)	0.15 (0.02)	0.18 (0.03)	-0.26 (0.07)	<b>0.54 (0.30)</b>
CET – CMF	-0.07 (<0.01)	-0.04 (<0.01)	-0.07 (0.005)	0.21 (0.05)	-0.19 (0.03)	-0.31 (0.09)	0.36 (0.13)
CET – CAF	0.33 (0.11)	0.03 (<0.01)	0.14 (0.02)	0.14 (0.02)	-0.04 (<0.01)	-0.23 (0.05)	<b>0.45 (0.20)</b>
CBT – CPA	-0.28 (0.07)	0.03 (<0.01)	0.10 (0.01)	-0.35 (0.12)	-0.33 (0.11)	<b>0.42 (0.18) *</b>	-0.14 (0.02)
CBT – CTM	0.11(0.01)	0.21(0.04)	0.28 (0.08)	-0.30 (0.08)	0.11 (0.01)	0.12 (0.01)	0.18 (0.03)

Apéndice 1. Continuación.

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales						
	<i>M. marginatus</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>P. hollianus</i>	<i>P. weberi</i>	<i>Pi. chrysacanthus</i>	<i>S. pruinosis</i>	<i>S. stellatus</i>
CBT – CPM	-0.14(0.02)	-0.05 (<0.01)	0.32 (0.10)	-0.22 (0.05)	-0.15 (0.02)	0.37 (0.14)	0.23 (0.05)
CBT – CCA	0.25 (0.06)	0.02 (<0.01)	0.15 (0.02)	-0.36 (0.13)	0.16 (0.03)	-0.01 (<0.01)	0.28 (0.08)
CBT – CCF	-0.22 (0.05)	<b>-0.46 (0.21)</b>	-0.03 (<0.01)	-0.15 (0.02)	0.10 (0.01)	<b>0.52 (0.27)</b>	0.25 (0.06)
CBT – CMF	<b>-0.46 (0.21)</b>	-0.16 (0.03)	-0.18 (0.03)	0.15 (0.02)	-0.15 (0.02)	<b>0.45 (0.20)</b>	0.05 (<0.01)
CBT – CAF	0.06 (<0.01)	-0.27 (0.07)	-0.13 (0.02)	-0.03 (<0.01)	0.26 (0.07)	0.25 (0.06)	-0.16 (0.03)
CMT – CPA	-0.21 (0.04)	0.10 (0.01)	0.38 (0.14)	-0.15 (0.02)	-0.28 (0.08)	0.24 (0.06)	-0.15 (0.02)
CMT – CTM	-0.14 (0.01)	-0.09 (<0.01)	0.34 (0.12)	0.43 (0.19)	0.19 (0.04)	0.08 (<0.01)	-0.06 (<0.01)
CMT – CPM	-0.30 (0.02)	-0.03 (<0.01)	0.23 (0.05)	<b>0.45 (0.21)</b>	0.12 (0.01)	0.12 (0.01)	0.08 (0.01)
CMT – CCA	0.02 (0.06)	0.002 (<<0.01)	<b>0.55 (0.31)</b>	0.25 (0.06)	0.08 (0.01)	0.13 (0.02)	-0.18 (0.03)
CMT – CCF	-0.20 (0.05)	0.003 (<<0.01)	0.29 (0.08)	0.10 (0.01)	0.08 (0.01)	-0.07 (<0.01)	0.22 (0.05)
CMT – CMF	-0.42 (0.17)	0.04 (<0.01)	0.19 (0.04)	0.08 (0.01)	-0.24 (0.06)	-0.20 (0.04)	0.35 (0.12)
CMT – CAF	0.03 (<0.01)	0.10 (0.01)	<b>0.45 (0.21)</b>	-0.23 (0.05)	0.40 (0.16)	-0.16 (0.03)	0.20 (0.04)
AET – APA	-0.11 (0.01)	0.04 (<0.01)	<b>0.49 (0.24)</b>	0.11 (0.01)	-0.40 (0.17)	0.23 (0.05)	-0.003 (<<0.001)
AET – ATM	0.27 (0.07)	-0.15 (0.02)	-0.11 (0.01)	-0.31 (0.09)	-0.002 (<<0.01)	0.19 (0.04)	-0.09 (<0.01)
AET – APM	0.05 (<0.01)	-0.28 (0.08)	0.21 (0.04)	-0.07 (<0.01)	-0.14 (0.02)	0.35 (0.13)	0.01 (<0.01)
AET – ACA	0.41 (0.17)	-0.29 (0.09)	0.13 (0.02)	-0.40 (0.16)	-0.09 (<0.01)	0.27 (0.07)	0.19 (0.04)
AET – ACF	0.05 (<0.01)	-0.40 (0.16)	<b>0.46 (0.21)</b>	0.19 (0.04)	0.19 (0.04)	-0.25 (0.07)	<b>0.53 (0.28)</b>
AET – AMF	-0.09 (0.01)	-0.03 (<0.01)	0.06 (0.003)	0.28 (0.08)	-0.17 (0.03)	-0.30 (0.09)	0.36 (0.13)
AET – AAF	0.329 (0.11)	0.05 (<0.01)	-0.10 (0.01)	0.19 (0.03)	-0.05 (<0.01)	-0.23 (0.05)	<b>0.46 (0.21)</b>
ABT – APA	-0.28 (0.08)	-0.005 (<<0.01)	0.05 (0.002)	-0.16 (0.03)	-0.25 (0.18)	<b>0.42 (0.18)</b>	-0.13 (0.02)
ABT – ATM	0.10 (0.01)	0.16 (0.03)	0.20 (0.04)	0.42 (0.18)	0.05 (0.02)	0.16 (0.02)	0.16 (0.02)
ABT – APM	-0.11 (0.01)	-0.06 (<0.01)	0.26 (0.07)	0.42 (0.18)	-0.14 (0.15)	0.39 (0.15)	0.22 (0.05)
ABT – ACA	0.20 (0.04)	-0.05 (<0.01)	0.06 (0.004)	0.25 (0.06)	0.11 (<0.01)	0.06 (<0.01)	0.24 (0.06)
ABT – ACF	-0.22 (0.05)	<b>-0.46 (0.21)</b>	-0.08 (0.006)	0.10 (0.01)	0.10 (0.15)	<b>0.50 (0.25)</b>	0.28 (0.08)
ABT – AMF	<b>-0.47 (0.22)</b>	-0.14 (0.02)	-0.23 (0.05)	0.06 (<0.01)	-0.12 (0.18)	<b>0.43 (0.18)</b>	0.06 (<0.01)
ABT – ACF	0.05 (<0.01)	-0.27 (0.07)	0.15 (0.02)	-0.21 (0.04)	0.34 (0.05)	0.23 (0.05)	-0.15 (0.02)

Apéndice 11. Continuación.

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales						
	<i>M. marginatus</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>P. hollianus</i>	<i>P. weberi</i>	<i>Pi. chrysacanthus</i>	<i>S. pruinosis</i>	<i>S. stellatus</i>
AMT – APA	-0.24 (0.06)	0.09 (<0.01)	0.11 (0.01)	-0.33 (0.11)	-0.30 (0.09)	0.30 (0.09)	-0.14 (0.02)
AMT – ATM	-0.14 (0.02)	-0.10 (0.01)	<b>0.40 (0.16)</b>	-0.30 (0.09)	0.23 (0.05)	0.14 (0.02)	-0.10 (0.01)
AMT – APM	-0.30 (0.08)	-0.04 (<0.01)	0.30 (0.09)	-0.23 (0.05)	0.12 (0.01)	0.17 (0.03)	0.06 (<0.01)
AMT – ACA	-0.0005 (<<0.01)	-0.001 (<<0.01)	<b>0.61 (0.37)</b>	-0.35 (0.12)	0.15 (0.02)	0.24 (0.06)	-0.22 (0.05)
AMT – ACF	-0.23 (0.05)	-0.01 (<0.01)	0.28 (0.08)	0.14 (0.02)	0.10 (0.01)	-0.07 (<0.01)	0.25 (0.06)
AMT – AMF	-0.42 (0.18)	0.03 (<0.01)	0.26 (0.07)	0.12 (0.01)	-0.27 (0.07)	-0.18 (0.03)	0.36 (0.13)
AMT – AAF	0.03 (<0.01)	0.09 (0.01)	0.18 (0.03)	-0.04 (<0.01)	-0.39 (0.15)	-0.16 (0.02)	0.20 (0.04)
ATB – ATC	0.01 (<0.01)	-0.02 (<0.01)	0.13 (0.02)	-0.16 (0.02)	-0.16 (0.02)	0.40 (0.16)	-0.02 (<0.01)
ATB – ATR	0.14 (0.02)	-0.24 (0.06)	<b>0.64 (0.41)</b>	-0.23 (0.05)	-0.23 (0.05)	0.17 (<0.01)	0.09 (<0.01)

## 12. Apéndice 2.

Valores de determinación ( $r^2$ ) obtenidos a partir de las correlaciones de Pearson realizadas entre los caracteres florales de las cuatro especies de *Agave* y los caracteres craneales de *Choeronycteris mexicana*. En negritas se indican las correlaciones significativas ( $P < 0.05$ ). Descripción de los caracteres<sup>1</sup>

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales			
	<i>A. kerchovei</i>	<i>A. macroacantha</i>	<i>A. marmorata</i>	<i>A. potatorum</i>
LTF – LCR	-0.13 (0.02)	0.34 (0.12)	0.05 (<0.01)	-0.28 (0.08)
LTF – LMA	-0.23 (0.05)	-0.22 (0.05)	-0.24 (0.06)	0.22 (0.05)
LTF – LDE	-0.08 (0.01)	0.16 (0.02)	-0.04 (<0.01)	-0.04 (<0.01)
LES – LCR	-0.29 (0.08)	0.07 (<0.01)	-0.17 (0.03)	-0.31 (0.10)
LES – LMA	0.13 (0.02)	-0.008 (<0.01)	0.15 (0.02)	0.26 (0.07)
LES – LDE	-0.21 (0.04)	0.09 (<0.01)	-0.15 (0.02)	-0.14 (0.02)
LET – LCR	-0.12 (0.01)	0.20 (0.04)	-0.03 (<0.01)	0.13 (0.02)
LET – LMA	0.35 (0.12)	0.23 (0.05)	0.18 (0.03)	-0.19 (0.04)
LET – LDE	0.06 (<0.01)	0.24 (0.06)	-0.03 (<0.01)	0.02 (<0.01)
DET – DPA	0.41 (0.17)	0.30 (0.09)	-0.30 (0.09)	0.23 (0.05)
DET – DTM	-0.05 (<0.01)	0.30 (0.09)	-0.005 (<0.01)	-0.17 (0.03)
DET – DPM	0.087 (0.01)	<b>0.57 (0.32)</b>	0.06 (<0.01)	0.15 (0.02)
DET – DCA	-0.02 (<0.01)	0.09 (<0.01)	-0.29 (0.08)	-0.08 (0.01)
DET – DCF	0.30 (0.08)	0.25 (0.06)	-0.08 (0.01)	0.18 (0.03)
DET – DMF	0.38 (0.14)	0.26 (0.07)	0.17(0.03)	<b>0.61(0.38)</b>
DET – DAF	0.28 (0.08)	-0.06 (<0.01)	-0.27(0.08)	0.22(0.05)
DBT – DPA	<b>0.38 (0.19)</b>	0.07 (<0.01)	0.32(0.10)	-0.18(0.03)
DBT – DTM	<b>0.43 (0.18)</b>	<b>0.54 (0.30)</b>	-0.29(0.08)	0.31(0.10)
DBT – DPM	<b>0.44 (0.19)</b>	<b>0.52 (0.28)</b>	0.04(<0.01)	-0.02(<0.01)
DBT – DCA	0.30 (0.09)	<b>0.67 (0.44)</b>	-0.21 (0.04)	-0.29 (0.08)
DBT – DCF	0.14 (0.02)	0.31 (0.09)	0.19 (0.04)	-0.25 (0.07)
DBT – DMF	0.16 (0.03)	0.17 (0.03)	0.20 (0.04)	<b>0.59 (0.35)</b>
DBT – DAA	0.006 (<0.01)	0.06 (<0.01)	-0.07 (0.01)	0.46 (0.11)
DMT – DPA	-0.18 (0.04)	-0.23 (0.05)	0.19 (0.03)	0.12(0.01)
DMT – DTM	0.03 (<0.01)	-0.13 (0.02)	-0.06(<0.01)	0.38(0.15)
DMT – DPM	-0.02 (<0.01)	-0.07 (<0.01)	0.13 (0.02)	0.32 (0.10)

Apéndice 2. Continuación.

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales			
	<i>A. kerchovei</i>	<i>A. macroacantha</i>	<i>A. marmorata</i>	<i>A. potatozum</i>
DMT – DCA	-0.13 (0.06)	-0.06 (<0.01)	-0.30 (0.09)	0.25 (0.06)
DMT – DCF	0.24 (0.15)	0.40 (0.16)	-0.20 (0.04)	-0.19 (0.04)
DMT – DMF	0.38 (0.15)	0.22 (0.05)	-0.03 (<0.01)	0.23 (0.05)
DMT – DAF	0.02 (<0.01)	0.04 (<0.01)	<b>-0.55 (0.30) *</b>	-0.40 (0.11)
CET – CPA	0.41 (0.17)	0.29 (0.09)	-0.30 (0.09)	0.23 (0.05)
CET – CTM	-0.05 (<0.01)	0.30 (0.09)	-0.004 (<<0.01)	-0.17 (0.03)
CET – CPM	0.09 (0.008)	<b>0.57 (0.32)</b>	0.06 (<0.01)	0.15 (0.02)
CET – CCA	-0.02 (<0.01)	0.07 (<0.01)	-0.30 (0.09)	-0.08 (<0.01)
CET – CCF	0.29 (0.08)	0.25 (0.06)	0.09 (<0.01)	0.18 (0.03)
CET – CMF	0.38 (0.14)	0.25 (0.07)	0.17 (0.03)	<b>0.62 (0.38)</b>
CET – CAF	0.28 (0.08)	-0.06 (<0.01)	-0.28 (0.08)	0.22 (0.05)
CBT – CPA	<b>0.42 (0.18) *</b>	0.07 (0.005)	0.32 (0.10)	0.18 (0.05)
CBT – CTM	<b>0.42 (0.18)</b>	<b>0.55 (0.30)</b>	-0.29 (0.08)	-0.31 (0.03)
CBT – CPM	<b>0.44 (0.19)</b>	0.31 (0.11)	0.04 (<0.01)	-0.02 (0.02)
CBT – CCA	0.30 (0.09)	<b>0.67 (0.44)</b>	-0.21 (0.04)	-0.29 (<0.01)
CBT – CCF	0.14 (0.02)	0.30 (0.09)	0.19 (0.04)	0.26 (0.03)
CBT – CMF	0.16 (0.03)	0.17 (0.03)	0.20 (0.04)	<b>0.59 (0.38)</b>
CBT – CAF	0.01 (<0.01)	0.07 (<0.01)	-0.08 (<0.01)	0.45 (0.11)
CMT – CPA	-0.17 (0.03)	-0.23 (0.05)	0.19 (0.03)	0.12 (0.01)
CMT – CTM	0.017 (<0.01)	-0.13 (0.02)	-0.06 (<0.01)	0.38 (0.15)
CMT – CPM	-0.03 (<0.01)	-0.07 (<0.01)	0.12 (0.01)	0.32 (0.10)
CMT – CCA	-0.12 (0.01)	-0.07 (<0.01)	-0.30 (0.09)	0.25 (0.06)
CMT – CCF	0.23 (0.05)	0.42 (0.18)	0.19 (0.04)	0.19 (0.04)
CMT – CMF	0.37 (0.13)	0.22 (0.05)	-0.03 (<0.01)	0.23 (0.05)
CMT – CAF	-0.02 (<0.01)	0.04 (<0.01)	<b>-0.55 (0.30)</b>	-0.40 (0.16)
AET – APA	0.42 (0.07)	0.31 (0.10)	-0.30 (0.09)	0.24 (0.06)
AET – ATM	-0.03 (<0.01)	0.31 (0.09)	-0.009 (<<0.01)	-0.14 (0.02)
AET – APM	0.09 (0.01)	<b>0.57 (0.32)</b>	0.03 (<0.01)	0.14 (0.02)
AET – ACA	0.008 (<0.01)	0.10 (0.01)	-0.27 (0.07)	-0.05 (<0.01)
AET – ACF	0.27 (0.07)	0.27 (0.07)	0.09 (<0.01)	0.16 (0.02)

Apéndice 2 Continuación.

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales			
	<i>A. kerchovei</i>	<i>A. macroacantha</i>	<i>A. marmorata</i>	<i>A. potatorum</i>
AET – AMF	0.32 (0.10)	0.27 (0.07)	0.17 (0.03)	<b>0.60 (0.35)</b>
AET – AAF	0.25 (0.06)	-0.08 (<0.01)	-0.24 (0.06)	0.22 (0.05)
ABT – APA	<b>0.49 (0.24)</b>	0.09 (<0.01)	0.29 (0.09)	0.16 (0.03)
ABT – ATM	<b>0.48 (0.23)</b>	0.35 (0.12)	-0.29 (0.09)	-0.30 (0.09)
ABT – APM	<b>0.49 (0.25)</b>	0.26 (0.07)	0.02 (<0.01)	-0.05 (<0.01)
ABT – ACA	0.41 (0.16)	<b>0.68 (0.46)</b>	-0.21 (0.04)	-0.27 (0.07)
ABT – ACF	0.14 (0.02)	0.29 (0.08)	0.18 (0.03)	0.21 (0.05)
ABT – AMF	0.15 (0.02)	0.13 (0.02)	0.16 (0.03)	0.56 (0.11)
ABT – ACF	-0.009 (<<0.01)	0.05 (<0.01)	-0.07 (<0.01)	0.44 (0.19)
AMT – APA	0.17 (0.03)	-0.22 (0.05)	0.19 (0.04)	0.14 (0.02)
AMT – ATM	0.03 (<0.01)	-0.11 (0.01)	-0.07 (<0.01)	0.40 (0.15)
AMT – APM	0.005 (<0.01)	-0.06 (<0.01)	0.09 (0.01)	0.33 (0.11)
AMT – ACA	0.14 (0.02)	-0.04 (<0.01)	-0.29 (0.08)	0.26 (0.07)
AMT – ACF	0.25 (0.06)	0.42 (0.17)	-0.22 (0.05)	-0.21 (0.05)
AMT – AMF	0.36 (0.13)	0.22 (0.05)	-0.02 (<0.01)	0.22 (0.05)
AMT – AAF	0.003 (<0.01)	0.02 (<0.01)	<b>-0.52 (0.28) *</b>	-0.40 (0.16)
ATB – ATC	0.37 (0.13)	0.42 (0.18)	-0.10 (0.01)	0.07 (<0.01)
ATB – ATR	0.06 (<0.01)	<b>0.54 (0.29)</b>	-0.01 (<0.01)	-0.12(0.01)

### 13. Apéndice 3.

Valores de determinación ( $r^2$ ) obtenidos a partir de las correlaciones de Pearson realizadas entre los caracteres florales de las siete especies de cactáceas y los caracteres craneales de *Leptonycteris yerbabuena*. En negritas se indican las correlaciones significativas (P <0.05). Descripción de los caracteres<sup>1</sup>

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales						
	<i>M. marginatus</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>P. hollianus</i>	<i>P. weberi</i>	<i>Pi. chrysacanthus</i>	<i>S. pruinosus</i>	<i>S. stellatus</i>
LTF – LCR	0.19 (0.04)	<b>0.87 (0.76)</b>	0.06 (0.004)	0.02 (<<0.01)	0.04 (0.002)	<b>0.59 (0.35)</b>	0.17 (0.03)
LTF – LMA	0.07 (0.005)	-0.25 (0.06)	0.001 (<<0.01)	-0.09 (<0.01)	0.20 (0.04)	-0.16 (0.03)	-0.02 (<0.01)
LTF – LDE	0.26 (0.07)	0.17 (0.03)	0.09 (0.008)	0.26 (0.07)	0.24 (0.06)	0.009 (<<0.01)	0.05 (0.002)
LTN – LCR	0.28 (0.08)	<b>0.60 (0.36)</b>	0.17 (0.03)	0.38 (0.14)	-0.04 (0.002)	<b>0.46 (0.21)</b>	0.25 (0.06)
LTN – LMA	-0.11 (0.01)	-0.25 (0.06)	0.02 (0.0004)	-0.44 (0.20)	0.13 (0.02)	-0.13 (0.02)	-0.21 (0.04)
LTN – LDE	0.11 (0.01)	0.11 (0.01)	0.21 (0.04)	-0.19 (0.04)	0.05 (0.002)	-0.01 (<<0.01)	-0.04 (0.002)
LES – LCR	0.10 (0.01)	<b>0.65 (0.42)</b>	-0.38 (0.14)	-0.24 (0.06)	-0.12 (0.01)	<b>0.43 (0.18)</b>	0.21 (0.04)
LES – LMA	-0.15 (0.02)	0.05 (0.002)	0.35 (0.12)	-0.26 (0.07)	0.22 (0.05)	-0.18 (0.03)	-0.40 (0.16)
LES – LDE	-0.12 (0.01)	0.40 (0.16)	0.27 (0.07)	-0.01 (<<0.01)	0.10 (0.01)	-0.12 (0.01)	-0.17 (0.03)
LET – LCR	-0.26 (0.07)	<b>-0.46 (0.21)</b>	-0.24 (0.06)	-0.22 (0.05)	0.10 (0.01)	0.26 (0.07)	-0.12 (0.01)
LET – LMA	0.11 (0.01)	-0.34 (0.12)	0.38 (0.14)	-0.02 (<<0.01)	0.31 (0.10)	-0.19 (0.04)	0.009 (<<0.01)
LET – LDE	-0.05 (0.002)	-0.13 (0.02)	0.04 (0.002)	0.06 (<0.01)	0.34 (0.01)	-0.32 (0.10)	0.29 (0.08)
LCN – LCR	-0.08 (<0.01)	-0.28 (0.08)	-0.08 (0.006)	-0.27 (0.07)	0.27 (0.07)	0.32 (0.10)	-0.12 (0.01)
LCN – LMA	0.07 (<0.01)	0.05 (0.002)	-0.14 (0.02)	0.13 (0.02)	0.34 (0.12)	-0.06 (<0.01)	-0.29 (0.08)
LCN – LDE	0.07 (<0.01)	0.13 (0.02)	0.03 (0.001)	0.04 (0.002)	<b>0.52 (0.27)</b>	0.06 (<0.01)	-0.27 (0.07)
DET – DPA	-0.08 (<0.01)	0.15 (0.02)	0.29 (0.08)	-0.04 (0.002)	-0.02 (<<0.01)	-0.25 (0.06)	<b>-0.57 (0.32)</b>
DET – DTM	-0.39 (0.15)	0.19 (0.04)	0.06 (0.004)	-0.01 (<<0.01)	0.26 (0.07)	0.03 (0.001)	<b>-0.45 (0.20)</b>
DET – DPM	-0.18 (0.03)	0.20 (0.04)	0.08 (0.006)	0.05 (0.002)	-0.37 (0.14)	0.05 (0.002)	<b>-0.65 (0.42)</b>
DET – DCA	-0.18 (0.03)	-0.003 (<<0.01)	0.08 (0.006)	0.26 (0.07)	-0.02 (<0.01)	0.01 (<0.01)	<b>-0.57 (0.32)</b>
DET – DCF	0.25 (0.06)	0.25 (0.06)	0.35 (0.12)	-0.23 (0.05)	-0.08 (<0.01)	0.10 (0.01)	-0.17 (0.03)
DET – DMF	-0.01 (<<0.01)	0.16 (0.03)	0.17 (0.03)	-0.14 (0.02)	0.11 (0.01)	-0.03 (0.001)	-0.34 (0.12)

Apéndice 3. Continuación.

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales						
	<i>M. marginatus</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>P. hollianus</i>	<i>P. weberi</i>	<i>Pi. chrysacanthus</i>	<i>S. pruinosus</i>	<i>S. stellatus</i>
DET – DAF	-0.14 (0.02)	-0.20 (0.04)	0.31 (0.09)	-0.11 (0.01)	0.14 (0.02)	0.08 (<0.01)	0.12 (0.01)
DBT – DPA	0.19 (0.04)	0.30 (0.09)	0.38 (0.14)	-0.13 (0.02)	0.12 (0.01)	0.19 (0.04)	-0.10 (0.01)
DBT – DTM	-0.14 (0.02)	-0.01 (<<0.01)	0.21 (0.04)	-0.13 (0.02)	-0.19 (0.04)	0.35 (0.12)	-0.22 (0.05)
DBT – DPM	-0.17 (0.03)	0.22(0.05)	0.35 (0.12)	-0.04 (<0.01)	-0.30 (0.09)	0.38 (0.14)	-0.34 (0.12)
DBT – DCA	-0.08 (<0.01)	0.03 (0.001)	0.34 (0.11)	-0.08 (<0.01)	-0.23 (0.05)	<b>0.58 (0.34)</b>	-0.26 (0.07)
DBT – DCF	-0.22 (0.05)	-0.25 (0.06)	0.33 (0.11)	-0.18 (0.03)	0.09 (<0.01)	0.40 (0.16)	-0.41 (0.17)
DBT – DMF	-0.12 (0.01)	-0.13 (0.02)	0.07 (0.005)	-0.18 (0.03)	0.06 (<0.01)	0.24 (0.06)	-0.43 (0.18)
DBT – DAF	-0.12 (0.01)	<b>-0.48 (0.23)</b>	0.15 (0.02)	-0.24 (0.06)	0.43 (0.18)	0.34 (0.12)	-0.15 (0.02)
DMT – DPA	0.28 (0.08)	-0.16 (0.03)	-0.31 (0.10)	-0.06 (<0.01)	<b>-0.49 (0.24)</b>	-0.06 (<0.01)	0.05 (0.002)
DMT – DTM	0.08 (<0.01)	0.09 (<0.01)	-0.29 (0.08)	0.05 (0.002)	-0.07 (<0.01)	0.14 (0.02)	0.21 (0.04)
DMT – DPM	-0.02 (<<0.01)	-0.01 (<<0.01)	-0.32 (0.10)	-0.33 (0.11)	-0.33 (0.11)	0.02 (<<0.01)	-0.26 (0.07)
DMT – DCA	-0.11 (0.01)	0.12 (0.01)	-0.35 (0.12)	-0.22 (0.05)	-0.29 (0.08)	-0.02 (<<0.01)	-0.005 (<<0.01)
DMT – DCF	0.07 (<0.01)	-0.08 (<0.01)	-0.15 (0.02)	-0.25 (0.06)	-0.06 (<0.01)	0.27 (0.07)	<b>-0.45 (0.20)</b>
DMT – DMF	-0.27 (0.08)	-0.01 (<<0.01)	0.07 (0.005)	-0.32 (0.10)	0.07 (<0.01)	0.07 (<0.01)	<b>-0.51 (0.26)</b>
DMT – DAF	-0.09 (<0.01)	-0.27 (0.07)	0.11 (0.01)	-0.15 (0.02)	-0.04 (0.002)	-0.07 (<0.01)	-0.05 (0.002)
CET – CPA	-0.08 (<0.01)	0.15 (0.02)	0.29 (0.08)	-0.04 (0.002)	-0.02 (<<0.01)	-0.25 (0.06)	<b>-0.57 (0.32)</b>
CET – CTM	-0.39 (0.15)	0.19 (0.04)	0.06 (0.004)	-0.01 (<<0.01)	0.26 (0.07)	0.03 (0.001)	<b>-0.45 (0.20)</b>
CET – CPM	-0.18 (0.03)	-0.19 (0.04)	0.08 (0.006)	0.05 (0.002)	-0.37 (0.14)	0.05 (0.002)	<b>-0.65 (0.42)</b>
CET – CCA	-0.18 (0.03)	-0.004 (<<0.01)	0.09 (0.008)	0.26 (0.07)	-0.02 (<<0.01)	0.01 (<<0.01)	<b>-0.56 (0.31)</b>
CET – CCF	0.25 (0.06)	0.25 (0.06)	0.35 (0.12)	-0.23 (0.05)	-0.08 (<0.01)	0.09 (<0.01)	0.18 (0.03)
CET – CMF	-0.01 (<<0.01)	0.16 (0.03)	0.17 (0.03)	-0.14 (0.02)	0.11 (<<0.01)	-0.03 (0.001)	-0.34 (0.12)
CET – CAF	-0.15 (0.02)	-0.20 (0.04)	0.30 (0.09)	-0.11 (0.01)	0.14 (0.02)	0.08 (<0.01)	0.12 (0.01)
CBT – CPA	0.20 (0.04)	0.30 (0.09)	0.34 (0.11)	-0.06 (<0.01)	0.12 (0.02)	0.19 (0.04)	-0.10 (0.01)

Apéndice 3. Continuación.

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales						
	<i>M. marginatus</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>P. hollianus</i>	<i>P. weberi</i>	<i>Pi. chrysacanthus</i>	<i>S. pruinosis</i>	<i>S. stellatus</i>
CBT – CTM	-0.13 (0.02)	-0.001 (<<0.01)	0.21 (0.04)	0.05 (0.002)	-0.19 (0.04)	0.35 (0.12)	-0.22 (0.05)
CBT – CPM	-0.08 (<0.01)	0.22 (0.05)	0.35 (0.12)	-0.33 (0.11)	-0.31 (0.10)	0.38 (0.14)	-0.34 (0.12)
CBT – CCA	-0.17 (0.03)	0.03 (0.001)	0.34 (0.11)	-0.22 (0.05)	-0.23 (0.05)	<b>0.58 (0.34)</b>	-0.26 (0.07)
CBT – CCF	0.08 (<0.01)	-0.25 (0.06)	0.34 (0.11)	-0.25 (0.06)	0.09 (<0.01)	0.40 (0.16)	-0.41 (0.17)
CBT – CMF	-0.22 (0.05)	0.13 (0.02)	0.07 (0.005)	-0.32 (0.10)	0.06 (<0.01)	0.24 (0.06)	-0.43 (0.18)
CBT – CAF	-0.12 (0.01)	<b>-0.48 (0.23)</b>	0.16 (0.03)	-0.15 (0.02)	0.43 (0.18)	0.34 (0.12)	-0.15 (0.02)
CMT – CPA	0.28 (0.08)	-0.17 (0.03)	-0.31 (0.10)	-0.13 (0.02)	<b>-0.49 (0.24)</b>	-0.06 (<0.01)	0.05 (0.002)
CMT – CTM	0.08 (<0.01)	0.09 (<0.01)	-0.29 (0.08)	-0.13 (0.02)	-0.07 (<0.01)	0.14 (0.02)	0.21 (0.04)
CMT – CPM	-0.02 (<<0.01)	-0.02 (<<0.01)	-0.32 (0.10)	-0.04 (0.002)	-0.33 (0.11)	0.02 (<<0.01)	-0.26 (0.07)
CMT – CCA	-0.11 (0.01)	0.12 (0.01)	-0.25 (0.06)	-0.08 (<0.01)	-0.29 (0.08)	-0.03 (0.001)	-0.004 (<<0.01)
CMT – CCF	0.07 (<0.01)	-0.08 (<0.01)	-0.17 (0.03)	-0.18 (0.03)	-0.07 (<0.01)	0.27 (0.07)	<b>-0.45 (0.20)</b>
CMT – CMF	-0.27 (0.07)	-0.01 (<<0.01)	0.07 (0.005)	-0.18 (0.03)	0.07 (<0.01)	0.07 (<0.01)	<b>-0.51 (0.26)</b>
CMT – CAF	-0.09 (<<0.01)	-0.27 (0.07)	0.10 (0.01)	-0.24 (0.06)	-0.04 (0.002)	-0.08 (<0.01)	-0.05 (0.002)
AET – APA	-0.06 (<0.01)	0.11 (0.01)	0.26 (0.07)	-0.07 (<0.01)	-0.01 (<<0.01)	0.33 (0.11)	<b>-0.56 (0.31)</b>
AET – ATM	-0.39 (0.15)	0.15 (0.02)	0.05 (0.002)	-0.04 (0.002)	0.32 (0.10)	0.06 (<0.01)	<b>-0.45 (0.20)</b>
AET – APM	-0.18 (0.03)	0.15 (0.02)	0.06 (0.004)	0.02 (<<0.01)	-0.35 (0.12)	0.07 (<0.01)	<b>-0.64 (0.41)</b>
AET – ACA	-0.17 (0.03)	-0.04 (0.002)	0.09 (0.008)	0.24 (0.06)	-0.04 (0.002)	0.09 (<0.01)	<b>-0.57 (0.32)</b>
AET – ACF	0.25 (0.06)	0.21 (0.04)	0.33 (0.11)	-0.24 (0.06)	-0.09 (<0.01)	0.11 (0.01)	-0.14 (0.02)
AET – AMF	-0.01 (<<0.01)	0.12 (0.01)	0.30 (0.09)	-0.15 (0.02)	0.08 (<0.01)	-0.03 (0.001)	-0.31 (0.10)
AET – AAF	-0.14 (0.02)	-0.20 (0.04)	0.29 (0.08)	-0.13 (0.17)	0.17 (0.03)	0.07 (<0.01)	0.11 (0.01)
ABT – APA	0.22 (0.05)	0.31 (0.10)	0.29 (0.08)	-0.14 (0.02)	0.14 (0.02)	0.16 (0.03)	-0.11 (0.01)
ABT – ATM	-0.10 (0.01)	0.02 (<<0.01)	0.33 (0.11)	-0.17 (0.03)	-0.15 (0.02)	0.33 (0.11)	-0.20 (0.04)
ABT – APM	-0.05 (0.002)	0.24 (0.06)	0.36 (0.13)	-0.05 (0.002)	-0.26 (0.07)	0.35 (0.12)	-0.34 (0.16)

Apéndice 3. Continuación.

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales						
	<i>M. marginatus</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>P. hollianus</i>	<i>P. weberi</i>	<i>Pi. chrysacanthus</i>	<i>S. pruinosus</i>	<i>S. stellatus</i>
ABT – ACA	-0.09 (<0.01)	0.07 (<0.01)	0.06 (0.004)	-0.09 (<0.01)	-0.18 (0.03)	<b>0.56 (0.31)</b>	-0.27 (0.07)
ABT – ACF	0.10 (0.01)	-0.24 (0.06)	0.13 (0.02)	-0.14 (0.02)	0.08 (<0.01)	<b>0.42 (0.18)</b>	-0.41 (0.17)
ABT – AMF	-0.22 (0.05)	-0.14 (0.02)	-0.28 (0.08)	-0.17 (0.03)	0.02 (<<0.01)	0.28 (0.08)	-0.44 (0.19)
ABT – AAF	-0.09 (<0.01)	<b>0.44 (0.19)</b>	-0.27 (0.07)	-0.19 (0.03)	0.42 (0.18)	0.36 (0.13)	-0.15 (0.02)
AMT – APA	0.26 (0.07)	-0.17 (0.03)	-0.29 (0.08)	-0.09 (<0.01)	<b>-0.50 (0.25)</b>	-0.06 (<0.01)	0.07 (<0.01)
AMT – ATM	0.06 (<0.01)	0.05 (0.002)	-0.33 (0.11)	0.02 (<<0.01)	-0.10 (0.01)	0.10 (0.01)	0.26 (0.07)
AMT – APM	-0.04 (0.002)	-0.03 (0.001)	-0.11 (0.01)	-0.34 (0.12)	-0.37 (0.14)	0.004 (<<0.01)	-0.23 (0.05)
AMT – ACA	-0.11 (0.01)	0.12 (0.01)	0.09 (0.008)	-0.24 (0.06)	-0.32 (0.10)	-0.04 (0.002)	0.03 (0.001)
AMT – ACF	0.06 (<0.01)	-0.08 (<0.01)	0.13 (0.02)	-0.28 (0.08)	-0.02 (<<0.01)	0.28 (0.08)	<b>-0.45 (0.20)</b>
AMT – AMF	-0.30 (0.09)	-0.03 (0.001)	0.28 (0.08)	-0.34 (0.12)	0.12 (0.01)	0.10 (0.01)	<b>-0.51 (0.26)</b>
AMT – AAF	-0.10 (0.01)	-0.27 (0.07)	0.14 (0.02)	-0.15 (0.02)	0.04 (0.002)	-0.08 (<0.01)	-0.05 (0.002)
ATB – ATC	0.02 (<<0.01)	0.05 (0.002)	0.12 (0.01)	-0.02 (<<0.01)	-0.41 (0.17)	0.06 (<0.01)	-0.32 (0.10)
ATB – ATR	-0.07 (<0.01)	0.12 (0.01)	0.33 (0.11)	-0.07 (<0.01)	<b>-0.47 (0.22)</b>	0.07 (<0.01)	<b>-0.52 (0.27)</b>

#### 14. Apéndice 4.

Valores de determinación ( $r^2$ ) obtenidos a partir de las correlaciones de Pearson realizadas entre los caracteres florales de las cuatro especies de *Agave* y los caracteres craneales de *Leptonycteris yerbabuena*. En negritas se indican las correlaciones significativas ( $P < 0.05$ ). Descripción de los caracteres<sup>1</sup>

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales			
	<i>A. kerchovei</i>	<i>A. macroacantha</i>	<i>A. marmorata</i>	<i>A. potatorum</i>
LTF – LCR	0.19(0.04)	-0.11 (0.01)	-0.07 (<0.01)	0.28 (0.08)
LTF – LMA	0.05 (0.002)	-0.03 (0.001)	-0.15 (0.02)	-0.19 (0.04)
LTF – LDE	0.18 (0.03)	-0.19 (0.04)	-0.01 (<<0.01)	-0.29 (0.08)
LES – LCR	0.23 (0.05)	0.27 (0.07)	-0.01 (<<0.01)	-0.04 (0.002)
LES – LMA	-0.21 (0.04)	-0.12 (0.01)	-0.17 (0.03)	0.27 (0.07)
LES – LDE	0.02 (0.0004)	0.07 (<0.01)	-0.09 (<0.01)	0.15 (0.02)
LET – LCR	0.007 (<<0.01)	-0.28 (0.08)	-0.29 (0.08)	0.02 (<<0.01)
LET – LMA	0.13 (0.02)	-0.08 (<0.01)	0.30 (0.09)	0.40 (0.16)
LET – LDE	0.22 (0.05)	-0.07 (<0.01)	0.24 (0.06)	0.31 (0.10)
DET – DPA	0.21 (0.04)	-0.11 (0.01)	0.08 (<0.01)	0.10 (0.01)
DET – DPM	0.01 (<<0.01)	0.04 (0.002)	0.42 (0.18)	0.30 (0.09)
DET – DTM	0.01 (<<0.01)	0.12 (0.01)	-0.08 (<0.01)	0.19 (0.04)
DET – DCA	0.07 (<0.01)	0.15 (0.02)	0.02 (<<0.01)	0.23 (0.05)
DET – DCF	0.01 (0.0001)	-0.05 (0.002)	-0.37 (0.13)	-0.05 (0.002)
DET – DMF	-0.25 (0.06)	-0.04 (0.002)	-0.29 (0.08)	-0.0004 (<<0.01)
DET – DAF	-0.34 (0.12)	0.05 (0.002)	-0.03 (0.001)	0.07 (0.005)
DBT – DPA	0.04 (0.002)	-0.37 (0.14)	-0.19 (0.04)	0.33 (0.11)
DBT – DTM	0.04 (0.002)	-0.44 (0.19)	-0.10 (0.01)	<b>0.49 (0.24)</b>
DBT – DPM	0.11 (0.01)	-0.30 (0.09)	0.07 (<0.01)	0.19 (0.04)
DBT – DCA	0.10 (0.01)	-0.26 (0.07)	0.01 (<<0.01)	<b>0.47 (0.22)</b>
DBT – DCF	0.32 (0.10)	-0.08 (<0.01)	-0.36 (0.13)	-0.04 (0.002)
DBT – DMF	0.31 (0.10)	0.06 (<0.01)	-0.33 (0.11)	0.008 (<<0.01)
DBT – DAA	-0.14 (0.02)	0.40 (0.16)	-0.03 (0.001)	0.009 (<<0.01)
DMT – DPA	0.10 (0.01)	-0.36 (0.13)	0.22 (0.05)	0.09 (<0.01)
DMT – DTM	0.15 (0.02)	-0.18 (0.03)	0.32 (0.10)	0.002 (<<0.01)
DMT – DPM	0.003 (<<0.01)	-0.37 (0.13)	<b>0.54 (0.29)</b>	0.27 (0.07)

Apéndice 4. Continuación.

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales			
	<i>A. kerchovei</i>	<i>A. macroacantha</i>	<i>A. marmorata</i>	<i>A. potatorum</i>
DMT – DCA	-0.007 (<<0.01)	-0.17 (0.03)	0.31 (0.10)	-0.14 (0.02)
DMT – DCF	-0.15 (0.02)	-0.14 (0.02)	0.01 (<<0.01)	-0.13 (0.02)
DMT – DMF	-0.06 (<0.02)	0.03 (0.001)	0.16 (0.03)	0.06 (<0.01)
DMT – DAF	-0.17 (0.03)	-0.05 (0.002)	-0.04 (0.002)	-0.07 (<0.01)
CET – CPA	0.21 (0.04)	-0.11 (0.01)	0.08 (<0.01)	0.10 (0.01)
CET – CTM	0.01 (<<0.01)	0.04 (0.002)	0.42 (0.18)	0.30 (0.09)
CET – CPM	0.01 (<<0.01)	0.12 (0.01)	-0.08 (<0.01)	0.19 (0.04)
CET – CCA	0.07 (<0.01)	0.15 (0.02)	0.02 (<<0.01)	0.23 (0.05)
CET – CCF	0.01 (<<0.01)	-0.05 (0.002)	-0.37 (0.13)	-0.05 (0.002)
CET – CMF	-0.25 (0.06)	-0.04 (0.002)	-0.29 (0.08)	-0.0008 (<<0.01)
CET – CAF	-0.34 (0.12)	0.05 (0.002)	-0.03 (0.001)	0.07 (<0.01)
CBT – CPA	0.04 (0.002)	-0.37 (0.14)	-0.19 (0.04)	0.33 (0.11)
CBT – CTM	0.04 (0.002)	-0.44 (0.19)	-0.10 (0.01)	<b>0.49 (0.24)</b>
CBT – CPM	0.10 (0.01)	-0.30 (0.09)	0.06 (<0.01)	0.19 (0.04)
CBT – CCA	0.08 (<0.01)	-0.26 (0.07)	0.01 (<<0.01)	<b>0.47 (0.22)</b>
CBT – CCF	0.32 (0.10)	-0.08 (<0.01)	-0.36 (0.13)	-0.04 (0.002)
CBT – CMF	0.30 (0.09)	0.06 (0.04)	-0.33 (0.11)	0.006 (<<0.01)
CBT – CAF	-0.15 (0.02)	0.39 (0.15)	-0.03 (0.001)	0.01 (<<0.01)
CBT – CMF	0.30 (0.09)	0.06 (0.04)	-0.33 (0.11)	0.006 (<<0.01)
CBT – CAF	-0.15 (0.02)	0.39 (0.15)	-0.03 (0.001)	0.01 (<<0.01)
CMT – CPA	0.07 (<0.01)	-0.36 (0.13)	0.22 (0.05)	0.09 (0.008)
CMT – CTM	0.16 (0.03)	-0.18 (0.03)	0.32 (0.10)	0.001 (<<0.01)
CMT – CPM	0.03 (0.001)	-0.38 (0.14)	<b>0.54 (0.29)</b>	0.27 (0.07)
CMT – CCA	0.05 (0.002)	-0.17 (0.03)	0.31 (0.10)	-0.13 (0.02)
CMT – CCF	-0.14 (0.02)	-0.15 (0.02)	0.01 (<<0.01)	-0.13 (0.02)
CMT – CMF	0.02 (<<0.01)	0.03 (0.001)	0.16 (0.03)	0.06 (<0.01)
CMT – CAF	-0.08 (<0.01)	-0.05 (0.002)	-0.04 (0.002)	-0.07 (<0.01)
AET – APA	0.18 (0.03)	-0.09 (<0.01)	0.13 (0.02)	0.11 (0.01)
AET – ATM	-0.02 (<0.01)	0.05 (0.002)	<b>0.48 (0.23)</b>	0.28 (0.08)
AET – APM	0.003 (<<0.01)	0.15 (0.02)	-0.05 (0.002)	0.20 (0.04)

Apéndice 4. Continuación.

Correlaciones entre caracteres	Especies vegetales			
	<i>A. kerchovei</i>	<i>A. macroacantha</i>	<i>A. marmorata</i>	<i>A. potatorum</i>
AET – ACA	0.04 (0.002)	0.16 (0.03)	0.02 (<<0.01)	0.20 (0.04)
AET – ACF	0.02 (<<0.01)	-0.05 (0.002)	-0.24 (0.05)	-0.05 (0.002)
AET – AMF	-0.24 (0.06)	-0.04(0.002)	-0.28 (0.08)	0.004 (<<0.01)
AET – AAF	-0.35 (0.12)	0.06 (<0.01)	0.04 (0.002)	0.05 (0.002)
ABT – APA	0.03 (0.001)	-0.36 (0.13)	-0.16 (0.03)	0.32 (0.10)
ABT – ATM	0.03 (0.001)	-0.44 (0.19)	-0.09 (<0.01)	<b>0.47 (0.22)</b>
ABT – APM	0.11 (0.01)	-0.29 (0.08)	0.06 (<0.01)	0.19 (0.04)
ABT – ACA	0.07 (<0.01)	-0.26 (0.07)	0.02 (<<0.01)	0.44 (0.19)
ABT – ACF	0.33 (0.11)	-0.08 (<0.01)	-0.35 (0.12)	-0.05 (0.002)
AMT – APA	0.14 (0.02)	-0.37 (0.13)	0.30 (0.09)	0.11 (0.01)
AMT – ATM	0.20 (0.04)	-0.18 (0.03)	0.33 (0.11)	0.02 (<<0.01)
AMT – APM	0.06 (<0.01)	-0.38 (0.14)	<b>0.60 (0.36)</b>	0.31 (0.10)
AMT – ACA	0.02 (<<0.01)	-0.18 (0.03)	0.34 (0.12)	-0.13 (0.02)
AMT – ACF	-0.14 (0.02)	-0.14 (0.02)	0.05 (0.002)	-0.14 (0.02)
AMT – AMF	-0.07 (<0.01)	0.04 (0.002)	0.19 (0.04)	0.05 (0.002)
AMT – AAF	-0.17 (0.03)	-0.04 (0.002)	-0.001 (<<0.01)	-0.08 (<0.01)
ATB – ATC	0.24 (0.06)	0.24 (0.06)	0.04 (0.002)	0.20 (0.04)
ATB – ATR	0.14 (0.02)	0.14 (0.02)	-0.01 (<<0.01)	0.17 (0.03)

<sup>1</sup>Descripción de los caracteres morfológicos. Flores= LTF: Longitud del tubo floral, LTN: Longitud del tubo floral sin el nectario, DET: Diámetro del tubo floral en las zona apical, DMT: Diámetro en la zona media, DBT: Diámetro en la zona basal, LES: Longitud total del estilo, LET: Longitud del estambre, LCN: Longitud de la cámara nectarial, CET: circunferencia del tubo floral en las zonas apical, CMT: Circunferencia en la zona media, CBT: Circunferencia en la zona basal, AET: área del tubo floral en de la zona apical, AMT: área en la zona media, ABT: Área en la zona basal y ATB: Área lateral total del tubo floral. Cráneos= LCR: Longitud total del cráneo, LMA: Longitud de la hilera de dientes de la maxila, LDE: Longitud de la hilera de dientes del dentario, DPA: Diámetro del cráneo al nivel del proceso angular, DPM: Diámetro al nivel del primer

molar, DTM: Diámetro a nivel del tercer molar, DCA: Diámetro en el borde interior de los caninos, DCF: Ancho del cráneo en la zona más amplia de los arcos cigomáticos, DMF: Ancho del cráneo en el inicio de los arcos cigomáticos, DAF: Ancho entre el borde de los caninos. CPA: Circunferencia y APA: Área del cráneo al nivel del proceso angular, CPM: Circunferencia y Área (APM) en el primer molar, CTM: Circunferencia y ATM: Área en el tercer molar, CCA: Circunferencia y ACA: Área en los caninos. CAF: Circunferencia y AAF: Área entre el borde de los caninos. CMF: Circunferencia y AMF: Área a la altura de del inicio de los arcos cigomáticos, CCF: Circunferencia y ACF: Área en la zona más ancha de los arcos cigomáticos, ATC: Área total del cráneo y ATR: Área de la zona rostral y del dentario.

**Anexo 1. Información de los ejemplares de murciélagos obtenidos de colecciones científicas. CNMA: Colección nacional de mamíferos. CM: Colección mastozoológica.**

<i>Leptonycteris yerbabuena</i>		<i>Choeronycteris mexicana</i>	
No. de Ejemplar	Colección	No. de ejemplar	Colección
1289	CNMA-UNAM	3819	CNMA-UNAM
1290	CNMA-UNAM	8238	CNMA-UNAM
16132	CNMA-UNAM	8239	CNMA-UNAM
20456	CNMA-UNAM	15479	CNMA-UNAM
20457	CNMA-UNAM	15480	CNMA-UNAM
20458	CNMA-UNAM	15483	CNMA-UNAM
20459	CNMA-UNAM	15484	CNMA-UNAM
21953	CNMA-UNAM	18461	CNMA-UNAM
39746	CNMA-UNAM	18462	CNMA-UNAM
39747	CNMA-UNAM	18463	CNMA-UNAM
39748	CNMA-UNAM	18465	CNMA-UNAM
39749	CNMA-UNAM	18464	CNMA-UNAM
39750	CNMA-UNAM	20191	CNMA-UNAM
39751	CNMA-UNAM	20192	CNMA-UNAM
39752	CNMA-UNAM	20194	CNMA-UNAM
45170	CNMA-UNAM	20195	CNMA-UNAM
45171	CNMA-UNAM	20460	CNMA-UNAM
4327	CM- CIIDIR-OAX	20461	CNMA-UNAM
4511	CM- CIIDIR-OAX	20462	CNMA-UNAM
4147	CM- CIIDIR-OAX	21626	CNMA-UNAM
4509	CM- CIIDIR-OAX	21954	CNMA-UNAM
2220	CM- CIIDIR-OAX	30142	CNMA-UNAM
2274	CM- CIIDIR-OAX	30143	CNMA-UNAM
477	CM- CIIDIR-OAX	480	CM- CIIDIR-OAX
725	CM- CIIDIR-OAX	479	CM- CIIDIR-OAX
726	CM- CIIDIR-OAX	4672	CM- CIIDIR-OAX
4620	CM- CIIDIR-OAX	4670	CM- CIIDIR-OAX
1278	CM- CIIDIR-OAX	4671	CM- CIIDIR-OAX
1630	CM- CIIDIR-OAX	4516	CM- CIIDIR-OAX
478	CM- CIIDIR-OAX	4517	CM- CIIDIR-OAX

Anexo 2. Participación en congresos, publicaciones o actividades de divulgación



# Certificate of Attendance

## Xiumy Michelle Sánchez Collazo

Thank you for attending Botany 2021 - Virtual!  
and for your Paper presentation:

Floral morphology and pollinator-mediated interactions between  
two chiropterophilic cacti in Central Mexico (Abstract #177)

Co-authored by:  
Dulce Figueroa-Castro, J. Alberto Cruz,  
& María Concepción López Tellez

Virtually!  
July 18-23, 2021

*Johanne Stogran*  
Johanne Stogran  
Director of Conferences  
Botanical Society of America





Of. No. FCBDIR/439/2022

**Asunto: Constancia de participación**

**Biól. Xiumy Michelle Sánchez Collazo**  
**Presente**

Quien suscribe, Dr. Salvador Galicia Isasmendi, Director de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, otorga la presente **constancia** de participación por impartir el tema: **"Murciélagos: los grandes polinizadores nocturnos"**, el día 02 de marzo de 2022 con duración de 03 horas, como parte de las actividades del plan de trabajo del curso optativo de Biología de la Polinización (NRC 37916).

Sin más por el momento, se extiende la presente constancia en la Heroica Puebla de Zaragoza a los tres días del mes de marzo del dos mil veintidós.

**ATENTAMENTE**  
**"Pensar Bien, Para Vivir Mejor"**

**D. en C. Salvador Galicia Isasmendi**  
**Director de la Facultad de Ciencias Biológicas**  
Of. No. FCBDIR/439/2022  
Asunto: Constancia de participación

C.c.p.archivo

Facultad de  
Ciencias Biológicas

Edif. 1 BIO 1, Ciudad Universitaria,  
Puebla, Pue. C.P. 72570  
01 (222) 229 55 00  
Ext. 7097, 7085, 7084 y 7086



LA SOCIEDAD CIENTÍFICA MEXICANA DE ECOLOGÍA A.C.

OTORGA LA PRESENTE

# CONSTANCIA

A:

**Xiumy Michelle Sánchez Collazo, Dulce María Figueroa Castro, Cirene Gutiérrez Blando, María Concepción López Téllez**

Por su valiosa participación con la contribución en **cartel** titulada “**Relación morfológica entre agaves quiropterofílicos y *Choeronycteris mexicana* (Chiroptera: Phyllostomidae): inferencias sobre su polinización**”, presentada como parte de la sección temática “Interacciones Bióticas: Polinización” durante el **VIII Congreso Mexicano de Ecología**, llevado a cabo del 22 al 27 de mayo de 2022 en la ciudad de Oaxaca de Juárez, Oaxaca, México.

**DRA. IRERI SUAZO ORTUÑO**  
PRESIDENTA DE LA SCME

**M. EN C. MARCO ANTONIO VÁSQUEZ DÁVILA**  
PRESIDENTE DEL VIII CMEC

R-133  
323





Ayuntamiento  
de Tepoztlán

2022 - 2024



## Ayudantía Municipal, Comunidad Indígena de Amatlán de Quetzalcóatl

Otorgan la presente

### Constancia

A: Biol. Xiumy Michelle Sánchez Collazo

Por impartir la plática “¿Son tan peligrosos los murciélagos como nos han hecho creer?, conoce toda su verdad” con duración de 40 minutos, dentro del Foro de “**EDUCACIÓN AMBIENTAL Y BIODIVERSIDAD**”, realizado de manera presencial el día 30 de Julio de 2022

Atentamente

Sufragio Efectivo No Relección

**Ayudantía Municipal**

C. Tomas Cazares Ramirez

**Secretario**

C. Roberto Olivares Flores

**Ayudante**

C. Fernando Cazares Villegas

**Suplente**

C. Bernardita Cazares Torres

**Tesorera**



Amatlán de Quetzalcóatl, Tepoztlán, Morelos a 30 de Julio de 2022

Plants at the Extreme!  
**Botany**  
Anchorage  
Alaska  
July 24 - 27  
2022

# Certificate of Attendance

Xíumy Michelle Sanchez Collazo

Thank you for attending Botany 2022 - Plants at the Extreme  
and for your oral presentation:

Relationships between the bat *Choeronycteris mexicana* and  
cacti: what can morphology tell us about specialization in  
pollination systems?( Abstract #163)

Co-Authored by:  
Dulce Figueroa-Castro, Cirene Gutiérrez-Blando,  
and María Concepción López-Tellez

A Hybrid Conference in  
Anchorage, Alaska  
July 24 - 27, 2022



Johanne Stogran  
Director of Conferences  
Botanical Society of America



American  
Botanical and  
Lichenological  
Society





**BUAP**



Los retos de la Botánica  
en el Antropoceno

La Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y  
La Sociedad Botánica de México A.C.

otorgan la presente

## CONSTANCIA

A: **Xiumy M. Sánchez Collazo**

Por su participación como ponente en la modalidad de Presentación Oral  
con el trabajo titulado: **Mutualismo secuencial en especies quiropterofílicas: ¿Qué nos  
puede decir la morfología floral de las interacciones mediadas por polinizadores?**

y en coautoría con: **Dulce M. Figueroa Castro, Cirene Gutiérrez Blando, Ma. Concepción  
López Téllez**

Atentamente

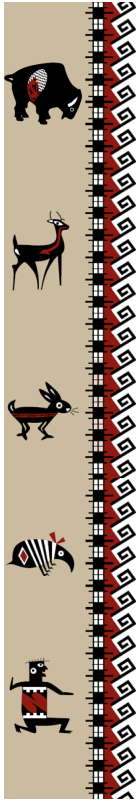
H. Puebla de Zaragoza, a 30 de septiembre de 2022

**Dra. Heike Vibrans**

Presidenta de la Sociedad Botánica de México

**Dra. Etelvina Gándara**

Presidenta del XXII Congreso Mexicano de Botánica



La Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. y la  
Universidad Autónoma de Chihuahua

Otorga la presente

## CONSTANCIA

a **Xiumy Michelle Sánchez Collazo, Dulce María Figueroa Castro,  
Cirene Gutiérrez Blando y María Concepción López Téllez**

Por su **PARTICIPACIÓN** con el cartel "*Caracterización craneal de dos especies de murciélagos nectarívoros: relación entre morfología y polinización especializada*" dentro del XV Congreso Nacional de Mastozoología, celebrado del 17 al 21 de Octubre de 2022.

Dr. Enrique Martínez Meyer  
Presidente

Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C.

Dra. Cristina Mac Swiney González  
Vicepresidenta

Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C.

Dr. Jesús A. Fernández Fernández  
Presidente del Comité Local  
XV CNM



Incluida en el Índice de Revistas  
Mexicanas de Divulgación Científica  
y Tecnológica del CONACYT

**Xiumy M. Sánchez Collazo, Dulce M. Figueroa Castro**  
**figgery@gmail.com**

Estimadas colegas,

Por medio de la presente tengo el gusto de informarles que su trabajo **Amos de la noche: la polinización por murciélagos** ha sido aceptado para publicación en la revista Elementos (incluida en el Índice de Revistas Mexicanas de Divulgación Científica y Tecnológica del CONACYT).

En el futuro el equipo editorial de Elementos se estará contactando con ustedes para la revisión de pruebas de páginas.

La aceptación del trabajo en Elementos implica que ninguna parte de dicho trabajo puede ser publicada en otra fuente sin hacer referencia a la publicación en Elementos. Así mismo, el o los autores retienen los derechos de su trabajo y refiriendo la fuente pueden distribuirlo y reproducirlo libremente.

Agradezco su colaboración con el proyecto editorial de la revista Elementos.

Agradeciendo su atención,

ATENTAMENTE  
Puebla, 20 de septiembre de 2022

Dr. Enrique Soto E  
Director  
email: esoto24@gmail.com

**Elementos**  
**(Ciencia y Cultura)**

14 Sur 6301 San Manuel, CU.  
Puebla, Pue. 72000 México.  
Tel: (52-222) 2295500 ext 7316