



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Eficiencia de polinización de los murciélagos que visitan  
las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae) en  
Zapotitlán Salinas, Puebla

Tesis que para obtener el título de  
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:  
XIUMY MICHELLE SÁNCHEZ COLLAZO

DIRECTORA:  
DRA. DULCE MARÍA FIGUEROA CASTRO

CO-DIRECTOR:  
DR. JOSÉ ALBERTO CRUZ SILVA

AGOSTO 2020

## **Dedicatoria**

*A la estrella más brillante de todo mi firmamento.*

*Alicia; Abuela, Mamá More; esto es para ti.*

## **Agradecimientos**

En primer lugar, quiero agradecer a la mujer más importante de mi vida: Ivonne. Mamá, mi compañera de vida y mi mejor amiga; muchas gracias por todo, por tu amor, tu esfuerzo y dedicación, por las desveladas conmigo, por las porras y las palabras de aliento, por escuchar todo lo bonito que tenía que decir acerca de los murciélagos y en general, por siempre creer en mí y ayudarme a cumplir todos mis sueños sin importar que fuera necesario para lograrlo. Te amo mucho mamá.

A mis abuelos, mis segundos padres, Alicia y Jesús, Mamá More y Papá Chuy gracias por enseñarme que la dedicación, el esfuerzo y trabajar duro siempre será la clave para cumplir todo lo que te propongas. Gracias por cuidar todos mis pasos, aceptarme y amarme como el pilón que no sabían que necesitaban pero, que la vida les regalo.

Agradezco a mis tíos, tías, primos y primas por siempre estar para mí cuando los necesite, porque gracias a ustedes siempre viví rodeada de amor y mucho apoyo. Los amo mucho familia.

A la Dra. Dulce María Figueroa Castro por haberme recibido en su laboratorio desde que inicie las prácticas profesionales, pasando por el servicio social y brindarme todo su apoyo y paciencia para la realización de este trabajo. Gracias por las enseñanzas y todos los buenos momentos dentro y fuera del laboratorio. Por enseñarme lo maravilloso de las plantas y sus interacciones y por permitirme trabajar con la excelente persona que es usted. Gracias por seguirme en esta locura de trabajar con estas creaturas tan oscuras y enigmáticas.

Al Dr. Alberto Cruz por brindarme todo su apoyo en campo, por abrirme el camino en el mundo de la morfometría geométrica, por no rendirse cuando teníamos problemas en el trabajo y sobretodo y mucho más importante ¡Gracias por su amistad!. Muchas gracias por aceptarme como su co-alumna.

A cada una de mis compañeras y amigas del Laboratorio de Interacciones Ecológicas por las enseñanzas y lecciones aprendidas, por siempre brindar una mano cuando se

necesitaba, los comentarios y seminarios destructivos siempre para mejorar nuestros trabajos, y sobre todo por las risas, las vivencias, las bromas y su amistad incondicional. Gracias por ser mi familia dentro de la Universidad.

A mis dos compañeras de aventuras, Alicia y Nut, sin ustedes este viaje llamado universidad no hubiera sido el mismo. Gracias por su amor y amistad mis pequeñas células.

Quiero agradecer a todas las personas que me acompañaron en campo, su trabajo y desveladas valieron completamente la pena y sobre todo a Efrén Pérez por todo su apoyo y conocimiento. Al Jardín botánico "Helia Bravo Hollis" por permitirnos realizar este trabajo dentro del mismo.

Al Dr. Fernando A. Cervantes y la M. en C. Julieta Vargas Cuenca de la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la UNAM, así como al Dr. Jesús Martínez de la colección de Mamíferos de la Facultad de Ciencias Biológicas de la BUAP por las facilidades brindadas para la revisión de los ejemplares utilizados en este trabajo. Al Dr. Joaquin Arroyo Cabrales por el material proporcionado para el trabajo en campo.

Agradezco infinitamente a cada uno de los amigos que me han acompañado todos estos años, desde el kínder hasta este momento, culminando la licenciatura. Gracias por siempre estar, tal vez algunos no físicamente, pero siempre los llevo conmigo.

Finalmente, quiero agradecer a todas las personas que están presentes en mi vida y también a las que, por diferentes situaciones ya no están, gracias por todos los aprendizajes y las experiencias juntos.

## Índice

Resumen	1
1. Introducción	2
2. Antecedentes	3
2.1. Polinización en cactáceas columnares	3
2.2. Análisis morfométricos y eficiencia de la polinización	25
2.3. Cargas polínicas como medida de la eficiencia de la polinización	30
3. Justificación	34
4. Objetivos	35
5. Hipótesis	36
6. Material y métodos	36
6.1. Sitio de estudio	36
6.2. Sistema de estudio	37
6.3. Correspondencia morfológica entre los murciélagos y las flores como inferencia de la eficiencia de polinización	38
6.4. Análisis de cargas polínicas como medida de la eficiencia de la polinización	45
7. Resultados	47
7.1. Correspondencia morfológica entre los murciélagos y las flores como inferencia de la eficiencia de polinización	47
7.2. Análisis de cargas polínicas como medida de la eficiencia de la polinización	57
8. Discusión	60
8.1. Correspondencia morfológica entre los murciélagos y las flores como inferencia de la eficiencia de polinización	60
8.1.1. Caracteres florales y craneales	60
8.1.2. Análisis morfométricos y eficiencia de la polinización	62
8.2. Cargas polínicas como medida de la eficiencia de la polinización	67
8.3. Polinizador efectivo de <i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	69
9. Conclusiones	72
10. Referencias	72
11. Anexos	91

## Resumen

*Neobuxbaumia tetetzo* es una cactácea columnar polinizada por los murciélagos *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuenae*; aunque se desconoce la eficiencia de polinización de cada especie de quiróptero. El objetivo de este estudio es determinar la eficiencia de polinización de los murciélagos que visitan las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* en Zapotitlán Salinas, Puebla a través de análisis morfométricos, así como de análisis de las cargas polínicas que portan.

Se colectaron flores de *N. tetetzo* y se estimó la longitud interna con y sin el nectario, el diámetro de la corola y el diámetro del tubo floral. Además, de cada especie de murciélago se midió la longitud total de la cabeza, la longitud del hocico y el alto y ancho del rostro y se colectó el polen adherido al rostro. De manera adicional, se fotografiaron cráneos de cada especie de murciélago. Con los datos obtenidos se hicieron análisis de asociaciones morfométricas lineales y geométricas entre los caracteres morfométricos de los murciélagos *L. yerbabuenae* y *C. mexicana* y los caracteres florales de *N. tetetzo*. A partir del análisis de las cargas polínicas se estimó el porcentaje de ocurrencia (PO) que indica el recurso floral más importante para el polinizador, y el Índice de probabilidad de polinización (PPI), que indica su eficiencia de polinización.

No se encontró una relación significativa entre la forma floral y craneal de ambos murciélagos ni entre las medidas lineales del cráneo de *C. mexicana* y las de las flores de *N. tetetzo*. Este murciélago tuvo un PO de  $41.87 \pm 9.53\%$  y un PPI de 0.29 y transportó 6 morfo-tipos polínicos. En contraste, se encontraron relaciones significativas entre la longitud de la cabeza de *L. yerbabuenae* y la longitud del tubo floral con y sin la cámara nectarial. Este murciélago tuvo un PO de  $78.29 \pm 13.67\%$  y un PPI de 0.67 y en sus cargas polínicas se distinguieron tres morfo-tipos polínicos.

Los resultados sugieren que *C. mexicana* es un polinizador generalista, mientras que *L. yerbabuenae* es un polinizador efectivo de *N. tetetzo*. Esta especie de murciélago ha sido considerado como un mutualista clave para la reproducción y el mantenimiento de las poblaciones de *N. tetetzo* en Zapotitlán Salinas, por lo que es imprescindible su conservación.

## 1. Introducción

Las cactáceas columnares son un grupo de plantas tropicales y extra-tropicales del Nuevo Mundo (Munguía-Rosas *et al.*, 2009), conformado por alrededor de 116 especies, de las cuales 70 se distribuyen en México (Bravo-Hollis, 1991; Valiente-Banuet, 2002). Los cactus columnares son componentes estructurales de gran importancia en los bosques caducifolios y en los matorrales xerófilos que cubren aproximadamente dos tercios del territorio nacional (Casas, 2002). Además, este grupo de cactáceas también representa una fuente alimenticia para diversos organismos, pues los frutos de estas especies son comestibles. Adicionalmente, las cactáceas columnares se han usado como forraje, en la construcción, la medicina, como leña, en la producción de adhesivos y como ornamentales (Casas, 2002).

El 60% de las especies de cactáceas columnares en México presentan anthesis nocturna, por lo que son polinizadas por murciélagos nectarívoros (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Tanto las flores de las cactáceas columnares como el aparato bucal de los murciélagos presentan características complementarias que favorecen el éxito de la polinización. Por un lado, las flores de estas especies vegetales presentan características florales que las hacen atractivas para los murciélagos, como flores grandes, de colores claros (*i.e.* crema, verdosos) y la producción de olores desagradables o fermentados (Faegri y van der Pijl, 1979; Willmer, 2011). Además de producir grandes cantidades de néctar (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Todas estas características en conjunto conforman lo que se conoce como el síndrome de polinización por quiropterofilia (Faegri y van der Pijl, 1979).

Los murciélagos nectarívoros de la Subfamilia Glossophaginae (Phyllostomidae) presentan características especializadas para la obtención de néctar, entre ellas se encuentran los hocicos alargados y delgados, y lenguas largas equivalentes al 60 - 70% de la longitud corporal del murciélago, que terminan en forma de cepillo y presentan pequeñas cerdas o escamas que favorecen la succión eficiente del néctar por capilaridad (Willmer, 2011). Además, éstos murciélagos presentan un mayor tamaño en comparación con los polinizadores invertebrados, por lo que pueden transportar una gran cantidad de granos de polen adherido a su cuerpo, son endotérmicos, lo que les permite establecerse en hábitats donde los insectos no podrían sobrevivir, y pueden

recorrer grandes distancias (hasta 90 km; Eguiarte *et al.*, 1987; Medellín *et al.*, 2018), lo que favorece la reproducción por entrecruzamiento de las especies vegetales visitadas (Cruden, 1972). En conjunto, todas estas características convierten a los murciélagos de la Subfamilia Glossophaginae en excelentes polinizadores de las cactáceas columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

*Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) es una especie endémica de México, perteneciente a la Tribu Pachycereeae (Bravo-Hollis, 1991). Es una cactácea columnar, ramificada, de menos de 12 m de altura, que florece de abril a junio, justo antes de que inicie la temporada de lluvias en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Bravo-Hollis, 1991; Valiente y Ezcurra, 1991). Sus flores presentan características relacionadas con el síndrome de polinización por murciélagos o quiropterofilia. A través de la estimación de la proporción de flores que maduran en frutos (*fruit-set*) y de la frecuencia de visita de los murciélagos a las flores de *Neobuxbaumia tetetzo*, se ha reportado que sus polinizadores efectivos son los murciélagos nectarívoros *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuenae* (Glossophaginae; Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Sin embargo, dicha estimación es indirecta, pues no se ha evaluado la eficiencia de polinización de manera individual para cada especie de murciélago, ni se ha analizado la asociación morfométrica entre el aparato bucal de los murciélagos y las flores de esta cactácea columnar. Por lo tanto, el presente estudio evalúa la eficiencia de polinización de cada una de las especies de murciélagos nectarívoros reportadas como polinizadores de *Neobuxbaumia tetetzo* a través del análisis de las asociaciones morfométricas entre el aparato bucal de los visitantes (*Leptonycteris yerbabuenae* y *Choeronycteris mexicana*) y las flores de *N. tetetzo* y el análisis de las cargas polínicas portadas en sus cuerpos.

## **2. Antecedentes**

### *2.1. Polinización en cactáceas columnares*

La polinización es el proceso por el cual el polen es transferido exitosamente de las anteras de una flor hasta el estigma de la misma o de otra flor (Willmer, 2011). Este proceso puede ser llevado a cabo por agentes abióticos como el agua y el viento, pero

más frecuentemente lo realizan agentes bióticos o animales, entre los que se incluyen varias especies de insectos y vertebrados (Chalcoff *et al.*, 2014). La polinización por animales es muy importante, ya que cerca del 90% de las angiospermas requieren de ella para su reproducción (Kearns e Inouye, 1997). Los polinizadores bióticos permiten el movimiento del polen entre plantas de forma más frecuente y controlada que los vectores abióticos (Willmer, 2011). Además, la polinización biótica favorece la reproducción entre individuos más alejados, asegurando el entrecruzamiento y, por lo tanto, la producción de frutos y semillas de mejor calidad (Willmer, 2011).

La importancia de los polinizadores bióticos en la reproducción de las plantas se ve reflejada en la gran diversidad de angiospermas que existen en la actualidad (Willmer, 2011). En este sentido, las plantas han desarrollado características florales que favorecen la visita de polinizadores con morfología, características visuales y olfativas, requerimientos energéticos, comportamiento y formas de forrajeo específicas (Schiestl y Johnson, 2013). Ejemplo de ello lo constituyen los llamados “síndromes de polinización” (*i.e.* el conjunto de caracteres florales asociados a un grupo de polinizadores en específico), mismos que reflejan la adaptación de las flores hacia grupos de polinizadores particulares (van der Pijl, 1961).

Las plantas de la Familia Cactaceae tienen síndromes de polinización muy bien definidos, (Melitofilia, Falenofilia, Ornitofilia y Quiropterofilia; Plasencia-López, 2003) y varían dependiendo de las especies de cactáceas y de los animales que las visitan (Valiente-Banuet, 2002). Entre los grupos de animales que han sido reportados como polinizadores de especies de esta familia vegetal se encuentran abejas, colibríes, esfíngidos y murciélagos (Grant y Grant, 1979). Por ejemplo, dentro de la Tribu Cactaeae, la mayoría de las cactáceas de forma globular como especies de los géneros *Ferocactus* Britton & Rose y *Mammillaria* Haw. son polinizadas exitosamente por distintas especies de abejas, e incluso se ha llegado a considerar al género *Diadasia* (Hymenoptera) como un polinizador exclusivo de esta tribu (Janeba, 2009; del Carmen-Mandujano *et al.*, 2010). De manera similar, en la Tribu Opuntieae, la polinización efectiva es realizada casi en su totalidad por abejas sobretodo en el género *Opuntia* Engelm. (Reyes-Agüero *et al.*, 2006; del Carmen-Mandujano *et al.*, 2010).

La Tribu Pachycereae comprende alrededor de 116 especies; la mayoría de ellas (70) se distribuyen en México y el resto en Sudamérica y Norteamérica (Bravo-Hollis, 1991; Anderson, 2001). Aproximadamente el 60% de las especies dentro de la Tribu presenta el síndrome de polinización por murciélagos o quiropterofilia (Valiente-Banuet, 2002; Valiente-Banuet et al., 1997). Este síndrome se caracteriza porque las flores son de gran tamaño, pudiendo llegar a medir hasta 12 cm de longitud y ancho, con forma de campana o cuenco, simetría actinomorfa; con las paredes de la flor engrosadas, lo que les proporciona mucha resistencia; anthesis y dehiscencia nocturna o crepuscular; corola de colores inconspicuos como blanco, amarillento, verde o colores pálidos, con gran producción de granos de polen, sin guías de néctar visibles, y la producción de aromas muy fragantes a fruta fermentada y compuestos sulfúricos (Faegri y van der Pijl, 1979; Wyatt, 1983; Nabhan y Buchmann, 1996; Proctor *et al.*, 1996; Willmer, 2011). En cuanto a las recompensas florales producidas, las especies de esta tribu presentan una alta producción de néctar, el cual tiene una alta concentración (altos contenidos de hexosas) de azúcares (Faegri y van der Pijl, 1979; Willmer, 2011; Rodríguez-Peña *et al.*, 2016).

En una revisión bibliográfica sobre estudios de biología reproductiva de cactáceas columnares publicados entre 1961 y 2018, se encontraron 25 estudios realizados con 29 especies en distintos países de América (Tabla 1). En 24 de estos estudios, se reportan los grupos de animales que fungen como visitantes (*i.e.* aquellos que llegan a las flores, obtienen las recompensas, pero que no necesariamente realizan la polinización; Lara y Ornelas, 2008), y aquellos que son polinizadores (*i.e.* aquellos organismos que transfieren exitosamente el polen al estigma de una flor; Barrios *et al.*, 2016) de las cactáceas columnares estudiadas.

De manera general, en dichos trabajos se reporta que las flores de las 29 especies de cactáceas columnares son visitadas por abejas, abejorros, avispa, hormigas, escarabajos, moscas, polillas, esfíngidos, carpinteros, colibríes, otras aves y murciélagos (Tabla 1), no obstante el 28% de esas especies ( $N= 9$ ), aunque reciben visitas de otros organismos, son polinizadas exclusivamente por murciélagos nectarívoros (Tabla 1; Petit, 1995; Locatelli *et al.*, 1997; Nassar *et al.*, 1997; Barrios, 2011; Martins *et al.*, 2016). Los colibríes son polinizadores efectivos de 10% de las

especies estudiadas (3 especies; Aona *et al.*, 2006; Larrea-Alcázar y López, 2011), las polillas y los esfíngidos del 14% (4 especies; Silva y Sazima, 1995; Holland y Fleming, 1999; Ortega-Baes *et al.*, 2011; Egli y Giorgetta, 2015), y las abejas del 21% restante (6 especies; Tabla 1; Rivera-Marchand y Ackerman, 2006; Jaramillo *et al.*, 2010; Arzabe *et al.*, 2018). Asimismo, en siete especies de cactáceas columnares se reportó que la polinización es llevada a cabo por dos o más grupos de organismos (Tabla 1; Alcorn *et al.*, 1961; McGregor *et al.*, 1962; Sahley, 1996; Locatelli y Machado, 1999; Schlumpberger y Badano, 2005; Aona *et al.*, 2006). Por ejemplo, *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrich & G.D. Rowley es polinizada exitosamente por esfíngidos y abejas (Walter, 2009; Ossa y Medel, 2011).

Tabla 1. Estudios sobre biología reproductiva de cactáceas columnares en distintas localidades alrededor del mundo, donde se indica sus visitantes florales y sus polinizadores eficientes

Especie	País	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de la eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Carnegiea gigantea</i> (Engelm.) Britton & Rose	Estados Unidos		<i>Leptonycteris nivalis</i> (Chiroptera) <i>Zenaida asiatica</i> (Columbiformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	Exclusión de polinizadores, tasa de visitas, <i>fruit-set</i> porcentaje de semillas por fruto y de germinación	Alcorn <i>et al.</i> , 1961
		<i>Taxostoma</i> sp., <i>Campylorhynchus brunneicapillus</i> (Passeriformes), <i>Colaptes chrysoides</i> , <i>Centurus uropygialis</i> (Piciformes), abejas (Hymenoptera), polillas (Lepidoptera), <i>Choeronycteris mexicana</i> (Chiroptera)	<i>Leptonycteris nivalis</i> (Chiroptera), <i>Zenaida asiatica</i> (Columbiformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i> porcentaje de semillas por fruto y de germinación	McGregor <i>et al.</i> , 1962
<i>Cereus aethiops</i> Haw	Argentina	<i>Rachiplusa un</i> (Lepidoptera), abejas (Hymenoptera)	<i>Manduca sexta</i> , <i>Erinnyis lassauxii</i> (Lepidoptera)	Frecuencia de visitas	Eggl y Giorgetta, 2015
<i>Cereus fernambucensis</i> Lem.	Brasil		<i>Cocytius antaeus</i> (Lepidoptera), <i>Apis mellifera</i> , <i>Trigona sipinipes</i> (Hymenoptera)	Frecuencia, duración y tiempo de visitas	Locatelli y Machado, 1999
<i>Cereus peruvianus</i> (L.) Mill.	Brasil	<i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera), <i>Cyclocephala melanocephala</i> (Coleoptera)	<i>Agrilus cingulata</i> , <i>Manduca rustica</i> (Lepidoptera)	Frecuencia de visitas	Silva y Sazima, 1995

Tabla 1. Continuación

Especie	País	Visitantes florales	Polinizadores eficiente	Método de estimación de la eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Cipocereus minensis</i> (Werderm.) F. Ritter	Brasil	<i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Eupetomena macroura</i> (Apodiformes), <i>Apis mellifera</i> , <i>Trigona</i> sp. (Hymenoptera), nitidulidos (Coleoptera)	<i>Anoura</i> sp. (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Martins <i>et al.</i> , 2016
<i>Echinopsis atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i> (F.A.C. Weber ex Rümpel) G. Navarro	Argentina	<i>Arhysosage ochracea</i> , <i>Augochloropsis</i> sp., <i>Apis</i> <i>mellifera</i> , <i>Bombus opifex</i> , <i>Polybia ruficeps</i> , hormigas (Hymenoptera), escarabajos (Coleoptera)	<i>Xilocopa ordinaria</i> , <i>Ptilothrix tricolor</i> (Hymenoptera), <i>Patagonia gigas</i> (Apodiformes), <i>Manduca</i> <i>diffissa</i> (Lepidoptera)	Proporción de visitadores que contactan el estigma; cargas polínicas	Schlumpberger y Badano, 2005
		<i>Apis mellifera</i> , <i>Colletes</i> sp. (Hymenoptera), <i>Patagona</i> <i>gigas</i> (Apodiformes)	<i>Agrius cingulatus</i> , <i>Hyles</i> <i>annei</i> , <i>H. lineata</i> , <i>H.</i> <i>euphorbiana</i> , <i>Manduca</i> <i>sexta</i> (Lepidoptera)	Exclusión de polinizadores, frecuencia de visitas <i>fruit-set</i> ; germinación de semillas	Walter, 2009
<i>Echinopsis chiloensis</i>	Chile	<i>Apis mellifera</i> , <i>Centris</i> <i>nigerrima</i> , <i>Lasioglossum</i> sp., <i>Trichoturgus</i> sp. (Hymenoptera), <i>Copestylum</i> <i>concinna</i> (Diptera), <i>Arctodidium</i> <i>vulpinus</i> , <i>Lichnia gallardoii</i> (Coleoptera), esfingidos (Lepidoptera)	<i>Caenohalictus</i> sp., <i>Megachile saulcyi</i> , (Hymenoptera)	Frecuencia de visitas	Ossa y Medel, 2011

Tabla 1. Continuación

Especie	País	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de la eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Echinopsis terscheckii</i> K. Friedrich & G.D. Rowley	Argentina	<i>Apis mellifera</i> , <i>Xylocopa ordinaria</i> , <i>Bombus atratus</i> , <i>B. morio</i> (Hymenoptera), <i>Chlorostilbon aureoventris</i> , <i>Amazilia chionogaster</i> (Apodiformes)	<i>Condica sutor</i> , <i>Antachara diminuta</i> , <i>Achaea ablunaris</i> , <i>Ophisma tropicalis</i> , <i>Zale viridans</i> , <i>Acanthodica xylinoides</i> , <i>Melipotis ochrodes</i> , <i>Erinnys ello</i> , <i>Xylophanes tersa</i> , <i>Manduca sexta</i> y <i>Citheronia vogleri</i> (Lepidoptera)	Frecuencia de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i> , <i>seed-set</i> ,	Ortega-Baes <i>et al.</i> , 2011
<i>Echinopsis schickendantzii</i> F.A.C. Weber	Argentina		<i>Hyles euphorbiarum</i> , <i>Sphinx maura</i> , <i>Manduca stuarti</i> (Lepidoptera), <i>Apis mellifera</i> , <i>Bombus atratus</i> , <i>Brachyglossula communis</i> , <i>Megachile mitcheli</i> (Hymenoptera)	Proporción de visitantes que contactan el estigma, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i> , <i>seed-set</i>	Alonso-Pedano y Ortega-Baes, 2012
<i>Harrisia portoricensis</i> Britton	Puerto Rico	<i>Pseudosphinx tetrio</i> (Lepidoptera)	No hay polinizadores efectivos	Frecuencia y tiempo de visitas, abundancia de visitantes	Rojas-Sandoval y Meléndez-Ackerman, 2009
<i>Harrisia tetraantha</i> (Labour.) D.R. Hunt	Bolivia	<i>Bombus</i> sp, Vespidae (Hymenoptera)	<i>Apis</i> sp. (Hymenoptera)	Frecuencia de visitas	Arzabe <i>et al.</i> , 2018
<i>Jasminocereus thouarsii</i> (F.A.C. Weber) Backeb.	Ecuador	<i>Acrosticta apicalis</i> (Diptera), <i>Camponotus planus</i> (Hymenoptera)	<i>Xylocopa darwini</i> (Hymenoptera)	Frecuencia de visitas	Jaramillo <i>et al.</i> , 2010

Tabla 1. Continuación

Especie	País	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de la eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Leptocereus scopulophilus</i> Areces	Cuba	<i>Apis mellifera</i> , <i>Xylocopa cubaecola</i> , <i>Atta insularis</i> , <i>Camponotus planatus</i> , <i>Wasmannia auropunctata</i> (Hymenoptera), <i>Cariblatta</i> sp., <i>Eurycotis opaca</i> , (Blattodea), <i>Tafalisca lurida</i> (Orthoptera), <i>Phegethontius sextus jamaicensis</i> , <i>Pholus vitis vitis</i> (Lepidoptera), <i>Chlorostilbon ricordii</i> , <i>Mellisuga helenae</i> (Apodiformes), <i>Anolis lucius</i> (Squamata)	<i>Monophyllus redmanii</i> (Chiroptera)	Frecuencia de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Barrios, 2011
<i>Lophocereus schottii</i> (Engelm.) Britton & Rose	Estados Unidos	<i>Apis mellifera</i> , <i>Augochlorella</i> sp., <i>Agapostemon</i> sp., <i>Dialictus</i> sp. (Hymenoptera)	<i>Upiga virescens</i> (Lepidoptera)	Frecuencia de visitas; exclusión de polinizadores, <i>seed-set</i> , frecuencia de visitas	Holland y Fleming, 1999
<i>Micranthocereus flaviflorus</i> Buining & Brederoo	Brasil	<i>Phoebis philea</i> (Lepidoptera), <i>Trigona spinipes</i> (Hymenoptera), <i>Phaethornis squalidus</i> (Trochiliformes)	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> (Apodiformes)	Frecuencia de visitas	Aona <i>et al.</i> , 2006
<i>Micranthocereus purpureus</i> (Gürke) F. Ritter	Brasil	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> , <i>Augastes lumachellus</i> (Apodiformes), <i>Apis mellifera</i> , <i>Trigona spinipes</i> (Hymenoptera), escarabajos (Coleoptera)	<i>Agrilus cingulata</i> , <i>Erynnis alope</i> (Lepidoptera), <i>Lonchophylla mordax</i> (Chiroptera)	Frecuencia de visitas	Aona <i>et al.</i> , 2006

Tabla 1. Continuación

Especie	País	Visitantes florales	Polinizadores eficiente	Método de estimación de la eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Micranthocereus streckeri</i> Van Heek & Van Criel.	Brasil	<i>Vettius</i> sp. (Lepidoptera), <i>Apis mellifera</i> , <i>Trigona spinipes</i> (Hymenoptera)	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> , <i>Phaethornis squalidus</i> (Apodiformes)	Frecuencia de visitas	Aona <i>et al.</i> , 2006
<i>Neoraimondia herzogiana</i> (Backeb.) Buxb. & Krainz	Bolivia	<i>Apis</i> sp, <i>Bombus</i> sp, Formicidae (Hymenoptera), Tenebrionidae y Scarabidae (Coleoptera)	Apidae y Vespidae (Hymenoptera)	Frecuencia de visitas	Arzabe <i>et al.</i> , 2018
<i>Oreocereus celsianus</i> (Lem. ex Salm-Dyck) Riccob.	Perú, Argentina y Bolivia	<i>Apis mellifera</i> , <i>Augochlora</i> sp., <i>Polistes buyssoni</i> , <i>Acromyrmex hispidus</i> (Hymenoptera)	<i>Patagonia gigas</i> , <i>Oreotrochilus adela</i> , <i>Colibri coruscans</i> (Apodiformes)	Frecuencia de visitas, exclusión de polinizadores	Larrea-Alcázar y López, 2011
<i>Pilosocereus catingicola</i> (Gürke) Byles & G.D. Rowley	Brasil	Esfíngidos (Lepidoptera), escarabajos (Coleoptera), avispas (Hymenoptera)	<i>Glossophaga soricina</i> (Chiroptera)	Frecuencia y duración de visitas; exclusión de polinizadores	Locatelli <i>et al.</i> , 1997
<i>Pilosocereus moritzianus</i> (Otto) Byles & G.D. Rowley	Venezuela	<i>Megalopta</i> sp. (Hymenoptera), <i>Leucippus fallax</i> , <i>Chalibura buffoni</i> (Apodiformes)	<i>Leptonycteris yerbabuena</i> , <i>Glossophaga longirostris</i> (Chiroptera)	Frecuencia y duración de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Nassar <i>et al.</i> , 1997
<i>Pilosocereus lanuginosus</i> (L.) Byles & G.D. Rowley	Venezuela	Esfíngidos (Lepidoptera), abejas (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris yerbabuena</i> , <i>Glossophaga longirostris</i> (Chiroptera)	Frecuencia y duración de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Nassar <i>et al.</i> , 1997

Tabla 1. Continuación

Especie	País	Visitantes florales	Polinizadores eficiente	Método de estimación de la eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Pilosocereus royenii</i> (L.) Byles & G.D. Rowley	Puerto Rico	<i>Monophylus redmani</i> (Chiroptera), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera), <i>Pseudosphinx tetrio</i> , <i>Manduca</i> sp. (Lepidoptera), <i>Anthracothonax dominicus</i> (Apodiformes), <i>Cocereva flaveola</i> , <i>Icterus icterus</i> (Passeriformes)	<i>Xylocopa mordax</i> (Hymenoptera)	Frecuencia de visitas, exclusión de polinizadores, <i>seed-set</i>	Rivera-Marchand y Ackerman, 2006
<i>Pilosocereus tuberculatus</i> (Werderm.) Byles & G.D. Rowley	Brasil	<i>Trigona</i> sp., <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera), <i>Heliomaster squamosus</i> (Apodiformes)	<i>Glossophaga soricina</i> , <i>Lonchophylla mordax</i> (Chiroptera), <i>Xylocopa grisescens</i> (Hymenoptera)	Frecuencia y tiempo de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i> , <i>seed-set</i>	Rocha <i>et al.</i> , 2007
<i>Stenocereus griseus</i> (Haw.) Buxb.	Curazao	<i>Icterus icterus ridgwayi</i> , <i>Mimus gilvus rostratus</i> , <i>Coereba flaveola uropygialis</i> (Passeriformes), <i>Chlorostilbon mellisugus</i> (Apodiformes)	<i>Leptonycteris curasoae</i> , <i>Glossophaga longirostris</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Petit, 1995
	Venezuela	<i>Leucippus fallax</i> , <i>Chalibura buffoni</i> (Apodiformes)	<i>Leptonycteris yerbabuena</i> , <i>Glossophaga longirostris</i> (Chiroptera)	Frecuencia y duración de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Nassar <i>et al.</i> , 1997
<i>Subpilocereus horrispinus</i> (Backeb.) Backeb	Venezuela	<i>Megalopta</i> sp. (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris yerbabuena</i> , <i>Glossophaga longirostris</i> (Chiroptera)	Frecuencia y duración de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Nassar <i>et al.</i> , 1997

Tabla 1. Continuación

Especie	País	Visitantes florales	Polinizadores eficiente	Método de estimación de la eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Subpilocereus repandus</i> (L.) Backeb.	Curazao	<i>Chlorostilbon mellisugus</i> (Apodiformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris curasoeae</i> , <i>Glossophaga longirostris</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Petit, 1995
	Venezuela	Esfíngidos (Lepidoptera), abejas (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris yerbabuena</i> , <i>Glossophaga longirostris</i> (Chiroptera)	Frecuencia y duración de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Nassar <i>et al.</i> , 1997
<i>Trichocereus pasacana</i> (F.A.C. Weber) Friedrich & G.D. Rowley	Argentina	<i>Osmia</i> sp. (Hymenoptera)	<i>Xylocopa</i> sp. (Hymenoptera)	Frecuencia de visitas	de Viana <i>et al.</i> , 2001
<i>Weberbauerocereus weberbaueri</i> (K. Schum. ex Vaupel) Backeb.	Perú	<i>Platylina genovensium</i> (Chiroptera), polillas, mariposas (Lepidoptera), moscas (Diptera)	<i>Patagona gigas</i> , <i>Rhodopis vesper</i> (Apodiformes), abejas (Hymenoptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Sahley, 1996

México es el país en el que más trabajos acerca de la polinización en cactáceas columnares se han realizado. Entre 1996 y 2019 se publicaron 22 estudios sobre la biología reproductiva de 23 especies de cactáceas columnares en distintas localidades del país. Este elevado número de estudios se puede atribuir al hecho de que México es el principal centro de diversificación de cactáceas columnares en el mundo, seguido por Venezuela y Brasil y a la alta riqueza de especies de la Tribu Pachycereeae registradas en el país (70 especies; Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Además, dado que son un grupo muy diverso, este tipo de cactáceas son el componente dominante de la vegetación en las zonas áridas y semiáridas del territorio nacional (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Méndez *et al.*, 2005).

Existen dos zonas dentro del país en las que se han realizado la mayor cantidad de estudios sobre biología reproductiva de cactáceas columnares. La primera es el desierto Sonorense (región compartida por los estados de Arizona y California en Estados Unidos y de Baja California, Sinaloa y Sonora en México), y la segunda es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (región compartida por Puebla y Oaxaca; Méndez *et al.*, 2004), Además de estas dos zonas, en los Estados de Hidalgo, Querétaro, Yucatán, Jalisco y Veracruz también se han realizado estudios de biología reproductiva de cactáceas columnares, aunque en menor medida. De los 22 estudios publicados en los últimos 23 años, cinco se realizaron en el desierto Sonorense, comprendiendo a ocho especies de cactáceas columnares (Tabla 2). Los 17 estudios restantes, en los que se contemplan 15 especies de cactáceas fueron realizados en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y los Estados de Yucatán, Jalisco y Veracruz (Tabla 2).

De manera general, en dichos estudios se encontró que el 47% de las especies (11) fueron polinizadas exclusivamente por murciélagos nectarívoros (Citas en Tabla 2), 13% de las especies (3) fueron polinizadas por distintas especies de abejas (Citas en Tabla 2; Raguso *et al.*, 2003; Munguía-Rosas *et al.*, 2009; Ortiz *et al.*, 2010) y 9% (2 especies) por polillas (Fleming *et al.*, 2001; Raguso *et al.*, 2003). Por último, el 31% restante (7 especies) fueron polinizadas exitosamente por más de dos grupos de organismos en conjunto, entre los que se reportan colibríes y distintos grupos de aves, abejas, polillas y murciélagos (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Sahley, 2001; Cruz y Casas, 2002; Molina-Freaner *et al.*, 2004; Dar *et al.*, 2006; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006; Munguía-

Rosas *et al.*, 2009; Miranda-Jácome *et al.*, 2019) (Tabla 2). Dentro de las especies de cactáceas con más de dos polinizadores efectivos, cabe mencionar el caso de *Pachycereus pecten-aboriginum* que mientras en Sonora es polinizado exitosamente por tres grupos de aves y abejas (Molina-Freaner *et al.*, 2004), en Jalisco, su polinización está a cargo de tres especies de murciélagos nectarívoros (Valiente-Banuet *et al.*, 2004). Otra especie de cactácea columnar, *Stenocereus thurberi* K. Brandegees) Bravo fue reportada como polinizada por abejas, colibríes y murciélagos en la misma zona de estudio (Sonora, México) en diferentes años (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Sahley, 2001).

Tabla 2. Estudios sobre biología reproductiva de cactáceas columnares en distintas localidades de México, donde se indica sus visitantes florales y sus polinizadores eficientes

Especie	Localidad	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Carnegiea gigantea</i>	Bahia Kino, Sonora	<i>Hyles lineata</i> (Lepidoptera), <i>Antrozous pallidus</i> , <i>Leptonycteris yerbabuenae</i> (Chiroptera), <i>Zenaida macroura</i> (Columbiformes), <i>Melanerpes uropygialis</i> , <i>Colaptes auratus</i> (Piciformes), <i>Toxostoma curvirostre</i> , <i>Auriparus flaviceps</i> , <i>Psaltriparus minimus</i> , <i>Carpodacus mexicanus</i> (Passeriformes)	<i>Calypte costae</i> (Apodiformes), <i>Zenaida asiatica</i> (Columbiformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	Frecuencia de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Fleming et al., 1996
	Sonora, México	<i>Leptonycteris</i> sp. (Chiroptera)	<i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera), <i>Calypte costae</i> (Apodiformes), <i>Zenaida asiatica</i> , <i>Z. macroura</i> (Columbiformes), <i>Hyles lineata</i> (Lepidoptera) <i>Antrozous pallidus</i> (Chiroptera), <i>Melanerpes uropygialis</i> , <i>Colaptes auratus</i> (Piciformes), <i>Toxostoma curvirostre</i> , <i>Auriparus flaviceps</i> , <i>Psaltriparus minimus</i> , <i>Carpodacus mexicanus</i> (Passeriformes)	Abundancia de polinizadores, <i>fruit-set</i> , <i>seed-set</i>	Fleming et al., 2001

Tabla 2. Continuación.

Especie	Localidad	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Escontria chiotilla</i> (F.A.C. Weber) Rose	Coxcatlán, Puebla	<i>Brachygastra mellifica</i> , <i>Atta mexicana</i> (Hymenoptera), <i>Carpophyllus</i> sp. (Coleoptera), mosquitos (Diptera), mariposas (Lepidoptera), grillos (Orthoptera)	<i>Apis mellifera</i> , <i>Bombus pensylvanicus</i> , <i>Xylocopa mexicanorum</i> , <i>Plebeia mexicana</i> (Hymenoptera), <i>Cynanthus sordidus</i> , <i>C. latirostris</i> , <i>Amazilia violiceps</i> (Apodiformes)	Frecuencia de visitas	Oaxaca-Villa <i>et al.</i> , 2006
<i>Lophocereus schottii</i> (Engelm.) Britton & Rose	Sonora, México y Arizona, Estados Unidos	<i>Dialictis</i> sp., <i>Augochlorella</i> sp., <i>Agapostemon</i> sp. (Hymenoptera)	<i>Upiga virescens</i> (Lepidoptera)	Abundancia de polinizadores, <i>fruit set</i> , <i>seed set</i>	Fleming <i>et al.</i> , 2001
<i>Marginatocereus marginatus</i> (DC.) Backeb.	Zapotitlán Salinas, Puebla		<i>Amazilia violiceps</i> , <i>Cynanthus sordidus</i> , <i>C. latirostris</i> (Apodiformes), <i>Choeronycteris mexicana</i> , <i>Leptonycteris curasoae</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i> , cargas polínicas	Dar <i>et al.</i> , 2006
<i>Myrtillocactus schenckii</i> (J.A. Purpus) Britton & Rose	Caltepec, Puebla	<i>Tabanus</i> sp. (Diptera), <i>Amazilia violiceps</i> (Apodiformes), esfíngidos (Lepidoptera)	<i>Xylocopa mexicanorum</i> , <i>Apis mellifera</i> , <i>Plebeia mexicana</i> (Hymenoptera)	Frecuencia y duración de visitas	Ortiz <i>et al.</i> , 2010
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson	Zapotitlán Salinas, Puebla	<i>Eumorpha</i> sp. (Lepidoptera), <i>Cynanthus sordidus</i> (Apodiformes), <i>Apis mellifera</i> , <i>Trigona</i> sp. (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris curasoae yerbabuena</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997a

Tabla 2. Continuación.

Especie	Localidad	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> (E.Y. Dawson) Backeb.	Zapotitlán Salinas, Puebla	<i>Eumorpha</i> sp. (Lepidoptera), <i>Cynanthus sordidus</i> (Apodiformes), <i>Apis mellifera</i> , <i>Trigona</i> sp. (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris curasoae yerbabuena</i> e, <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Valiente-Banuet et al., 1997a
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	Zapotitlán - Salinas, Puebla	<i>Amazilia violiceps</i> , <i>Cynanthus sordidus</i> (Apodiformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera), <i>Melanerpes hypopolius</i> (Piciformes), <i>Artibeus jamaicensis</i> (Chiroptera)	<i>Leptonycteris curasoae yerbabuena</i> e, <i>Choeronycteris mexicana</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Valiente-Banuet et al., 1996
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (T. MacDoug. & Bravo) P.V. Heath	Rancho San Francisco, Hermosillo y Aduana, Álamos, Sonora	<i>Leptonycteris curasoae yerbabuena</i> e (Chiroptera), <i>Amazilia violiceps</i> (Apodiformes)	<i>Hylocharis leucotis</i> , <i>Calypte costae</i> , <i>Cynanthus latirostris</i> (Apodiformes), <i>Melanerpes uropygialis</i> , <i>Colaptes auratus</i> (Piciformes), <i>Carpodacus mexicanus</i> , <i>Zonotrichia atricapilla</i> , <i>Polioptila caerulea</i> , <i>Pipilo fuscus</i> , <i>Vireo solitarius</i> , <i>Auriparus flaviceps</i> , <i>Campylorhynchus brunneicapillus</i> (Passeriformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Molina-Freaner et al., 2004
	Chamela, Jalisco	<i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris curasoae</i> , <i>Glossophaga soricina</i> , <i>Choeroniscus godmani</i> (Chiroptera)	Abundancia de polinizadores, cargas polínicas, <i>seed-set</i>	Valiente-Banuet et al., 2004

Tabla 2. Continuación.

Especie	Localidad	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Pachycereus pringlei</i> (Engelm. ex J.M. Coult.) P.V. Heath	Bahia Kino, Sonora	<i>Hyles lineata</i> (Lepidoptera), <i>Antrozous pallidus</i> (Chiroptera), <i>Zenaida macroura</i> , <i>Z. asiatica</i> (Columbiformes), <i>Melanerpes uropygialis</i> , <i>Colaptes auratus</i> (Piciformes), <i>Toxostoma curvirostre</i> , <i>Auriparus flaviceps</i> , <i>Psaltriparus minimus</i> , <i>Carpodacus mexicanus</i> (Passeriformes), <i>Calypte costae</i> (Apodiformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris yerbabuena</i> (Chiroptera)	Frecuencia de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Fleming <i>et al.</i> , 1996
	Sonora, México y Arizona, Estados Unidos	<i>Calypte costae</i> , <i>Archilochus alexandri</i> , <i>Cyananthus latirostris</i> (Apodiformes), <i>Icterus</i> sp., <i>Auriparus flaviceps</i> , <i>Haemorhous mexicanus</i> (Passeriformes), <i>Melanerpes uropygialis</i> , <i>Colaptes chrysoides</i> (Piciformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris</i> spp. (Chiroptera)	Abundancia de polinizadores, <i>fruit-set</i> , <i>seed-set</i>	Fleming <i>et al.</i> , 2001
<i>Pachycereus weberi</i> (Backeb.) P.V. Heath	Cocoxtlán y Zapotitlán- Salinas, Puebla	<i>Artibeus jamaicensis yucatanicus</i> , <i>A. intermedius</i> , <i>Sturnira lilium parvidens</i> , <i>Chiroderma salvini scopaeum</i> (Chiroptera), <i>Cyananthus latirostris</i> (Apodiformes), <i>Apis mellifera</i> , <i>Trigona</i> sp. (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris nivalis</i> , <i>L. curasoae</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i> , <i>Glossophaga soricina</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997b
<i>Peniocereus greggii</i> (Engelm.) Britton & Rose	Arizona, Estados Unidos y Sonora, México	Esfíngidos (Lepidoptera)	<i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	Frecuencia de visitas	Raguso <i>et al.</i> , 2003

Tabla 2. Continuación.

Especie	Localidad	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Peniocereus striatus</i> (Brandege) Buxb.	Arizona, Estados Unidos y Sonora, México	<i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera), escarabajos (Coleoptera)	<i>Hyles lineata</i> , <i>Manduca quinquemaculata</i> (Lepidoptera)	Frecuencia de visitas	Raguso <i>et al.</i> , 2003
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i> (F.A.C. Weber ex Schum.) Byles & G.D. Rowley	Cocoxtlán y Zapotitlán-Salinas, Puebla	<i>Sturnira lilum</i> (Chiroptera), <i>Cynanthus latirostris</i> (Apodiformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris curasoae</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997b
<i>Pilosocereus leucocephalus</i> (Poselg.) Byles & G.D. Rowley	San Ignacio, Tenampa y Xalapa, Veracruz	<i>Amazilia tzacatl</i> , <i>A. yucatanensis</i> , (Apodiformes), <i>Empidonax</i> sp., <i>Campylorhynchus rufinucha</i> , <i>Vireo belli</i> , <i>Columbina passerina</i> , <i>Icterus gularis</i> (Passeriformes)	<i>Choeroniscus godmani</i> , <i>Glossophaga soricina</i> , <i>Leptonycteris</i> sp. (Chiroptera), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	Frecuencia de visitas, exclusión de polinizadores	Munguía-Rosas <i>et al.</i> , 2009
	Xalapa, Veracruz		<i>Choeroniscus godmani</i> , <i>Glossophaga soricina</i> y <i>Leptonycteris nivalis</i> (Chiroptera) como polinizadores primarios y <i>Agrius cingulata</i> , <i>Isognathus rimosa inclitus</i> y <i>Pseudosphinx tetrio</i> (Lepidoptera) como secundarios	Frecuencia de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i> y <i>seed-set</i>	Miranda-Jácome <i>et al.</i> , 2019

Tabla 2. Continuación.

Especie	Localidad	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Polaskia chende</i> (Rol.-Goss.) A.C. Gibson & K.E. Horak	Tehuacán y San Luis Atolotitlán, Puebla	<i>Antrax</i> sp., <i>Exoprosopa</i> sp. (Diptera), <i>Polistes mexicanus</i> , <i>Brachygastra mellifica</i> , <i>Atta cephalota</i> (Hymenoptera), escarabajos (Coleoptera)	<i>Apis mellifera</i> , <i>Xylocopa mexicanorum</i> , <i>Plebeia mexicana</i> , <i>Augochlora smaragdina</i> , <i>Bombus pensylvanicus</i> (Hymenoptera), <i>Cynanthus sordidus</i> , <i>Amazilia violiceps</i> (Apodiformes)	Frecuencia de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Cruz y Casas, 2002
<i>Polaskia chichipe</i> (Rol.-Goss.) Backeb	Caltepec, Puebla	<i>Amazilia violiceps</i> , <i>Cynanthus sordidus</i> , <i>C. latirostris</i> (Apodiformes), esfíngidos, polillas (Lepidoptera), hormigas, <i>Atta mexicana</i> (Hymenoptera), escarabajos (Coleoptera), <i>Antrax</i> sp., <i>Exoprosopa</i> sp. (Diptera)	<i>Xylocopa mexicanorum</i> , <i>Apis mellifera</i> , <i>Plebeia mexicana</i> , <i>Bombus pensylvanicus</i> (Hymenoptera)	Tiempo y frecuencia de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Otero-Arnaiz <i>et al.</i> , 2003
<i>Pterocereus gaumeri</i> (Britton & Rose) T. MacDoug. & Miranda	Chumhabin y San Antonio, Yucatán	<i>Artibeus jamaicensis</i> , <i>Stumira lilum</i> (Chiroptera), <i>Melipona</i> sp. (Hymenoptera)	<i>Glossophaga soricina</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i> , <i>seed-set</i>	Méndez <i>et al.</i> , 2004
<i>Stenocereus queretaroensis</i> (F.A.C. Weber) Buxb.	Autlán, Jalisco	Esfíngidos (Lepidoptera), <i>Amazilia beryllina</i> , <i>Cynanthus latirostris</i> (Trochiliformes), <i>Melanerpes chrysogenis</i> (Piciformes), <i>Icterus pustulatus</i> (Passeriformes), <i>Apis mellifera</i> , <i>Epicharis</i> sp., <i>Xylocopa</i> sp., <i>Agoposternon</i> sp. (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris curasoae</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i> , <i>seed-set</i> , duración de las visitas, abundancia de visitantes	Ibarra-Cerdeña <i>et al.</i> , 2005
		<i>Choeronycteris mexicana</i> , <i>Glossophaga soricina</i> , <i>Mussonycteris harrisoni</i> (Chiroptera), <i>Tlacuatzin canescens</i> (Didelphimorphia), esfíngidos (Lepidoptera)	<i>Leptonycteris curasoae</i> (Chiroptera)	Abundancia de visitantes, frecuencia de visitas	Ibarra-Cerdeña <i>et al.</i> , 2007

Tabla 2. Continuación.

Especie	Localidad	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Stenocereus pruinosus</i> (Otto ex Pfeiff.) Buxb.	Zapotitlán Salinas, Puebla	<i>Apis mellifera</i> , <i>Trigona</i> sp (Hymenoptera), <i>Cynanthus latirostris</i> , <i>Cynanthus sordidus</i> (Apodiformes) y Esfingidos (Lepidoptera)	<i>Choeronycteris mexicana</i> , <i>Leptonycteris yerbabuena</i> y <i>Leptonycteris nivalis</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i> y <i>seed set</i>	Cortés-Díaz, 1997
<i>Stenocereus stellatus</i> (Pfeiff.) Riccob.	Zapotitlán, San Juan Raya, Metzontla y Cocoxtlán, Puebla y Chinango y San Lorenzo, Oaxaca	<i>Amazilia violiceps</i> , <i>Cynanthus latirostris</i> , <i>C. sordidus</i> (Apodiformes), <i>Melanerpes hypopolius</i> (Piciformes), <i>Apis mellifera</i> , <i>Melipona</i> sp., <i>Trigona</i> sp., <i>Bombus</i> sp. (Hymenoptera), <i>Musca domestica</i> (Diptera), <i>Eumorpha</i> sp. (Lepidoptera), <i>Carpophylus</i> sp. (Coleoptera)	<i>Leptonycteris curasoae yerbabuena</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i> , <i>Artibeus jamaicensis</i> (Chiroptera)	Exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i> , <i>seed-set</i>	Casas <i>et al.</i> , 1999
	Chinango, Oaxaca	<i>Leptonycteris</i> sp., <i>Choreonycteris mexicana</i> (Chiroptera)	<i>Leptonycteris</i> sp., <i>Choreonycteris mexicana</i> (Chiroptera)	Frecuencia y hora de visitas, patrón de forrajeo, deposición de polen en el estigma	Arias-Cóyotl <i>et al.</i> , 2006

Tabla 2. Continuación.

Especie	Localidad	Visitantes florales	Polinizadores eficientes	Método de estimación de eficiencia de la polinización	Referencia
<i>Stenocereus thurberi</i>	Bahia Kano, Sonora	<i>Hyles lineata</i> (Lepidoptera) <i>Antrozous pallidus</i> , <i>Leptonycteris yerbabuenae</i> (Chiroptera), <i>Zenaida macroura</i> (Columbiformes), <i>Melanerpes uropygialis</i> , <i>Colaptes auratus</i> (Piciformes), <i>Toxostoma curvirostre</i> , <i>Auriparus flaviceps</i> , <i>Psaltriparus minimus</i> , <i>Carpodacus mexicanus</i> (Passeriformes)	<i>Calypte costae</i> (Apodiformes), <i>Zenaida asiatica</i> (Columbiformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	Tasa de visitas, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Fleming <i>et al.</i> , 1996
	Sonora, México y Arizona, Estados Unidos	<i>Calypte costae</i> , <i>Archilochus alexandri</i> , <i>Cynanthus latirostris</i> (Apodiformes), <i>Icterus</i> sp., <i>Auriparus flaviceps</i> , <i>Haemorhous mexicanus</i> (Passeriformes), <i>Melanerpes uropygialis</i> , <i>Colaptes chrysoides</i> (Piciformes), <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera)	<i>Leptonycteris</i> spp. (Chiroptera)	Abundancia de polinizadores, <i>fruit-set</i> , <i>seed-set</i>	Fleming <i>et al.</i> , 2001
	Bahia Kano, Sonora	Polillas (Lepidoptera), <i>Calipte costae</i> (Apodiformes)	<i>Leptonycteris curasoae</i> (Chiroptera), <i>Cynanthis latirostri</i> (Apodiformes)	Cantidad de polen transferido por visita, exclusión de polinizadores, <i>fruit-set</i>	Sahley, 2001

Por último, es importante mencionar que existen diversos métodos para determinar la efectividad de los visitantes florales como polinizadores. En estudios realizados con cactáceas columnares, la aplicación de tratamientos de exclusión de polinizadores (polinizadores diurnos y nocturnos; Tablas 1, 2) es el método más utilizado. A través de este tipo de estudios se obtienen medidas del éxito reproductivo de las especies, como la proporción de flores que maduran en frutos (*i.e. fruit set*) y la proporción de óvulos que maduran en semillas (*i.e. seed set*). En el 70% de los estudios revisados (N= 32), el *fruit-set* y el *seed-set* fueron empleados como estimadores de la eficiencia de polinización (Tablas 1, 2). Desafortunadamente, este tipo de estimaciones solo evalúan la eficiencia de polinización en cuanto a la función femenina (Ivey *et al.*, 2003; Ne'eman *et al.*, 2010).

La determinación de las frecuencias de visitas también se encuentra entre los métodos más utilizados para estimar la eficiencia de polinización, registrándose en el 61% de los estudios (27; Tablas 1, 2). Esta medida, junto con la duración de las visitas son considerados como los métodos más sencillos para determinar la eficiencia de polinización, ya que de manera general, sólo implican la observación directa de los organismos (Ne'eman *et al.*, 2010). Sin embargo, estos métodos no son muy precisos para evaluar la efectividad de los visitantes florales como polinizadores, ya que con ellos no se puede asegurar que haya ocurrido la polinización.

Por otro lado, existen otros métodos menos utilizados para estimar la eficiencia de polinización de distintos grupos de visitantes florales. Entre ellos figuran la abundancia de visitantes, la cantidad de polen depositado en el estigma en una sola visita o en un tiempo determinado, el porcentaje de flores polinizadas y la evaluación de las cargas polínicas (Tablas 1, 2; Ne'eman *et al.*, 2010; Ortega-Olivencia *et al.*, 2012; Johnson, 2013). La abundancia de visitantes es un método poco preciso, ya que al igual que la frecuencia de visitas, no se puede asegurar que haya ocurrido la polinización. Por su parte, la estimación de la cantidad de polen depositado en el estigma y la evaluación de las cargas polínicas son métodos poco utilizados para determinar la eficiencia de la polinización, probablemente por lo complicado de cuantificar y observar los granos de polen (Ivey *et al.*, 2003). Sin embargo, se considera

que este tipo de métodos son más precisos para evaluar la eficiencia de la polinización (Jennersten, 1984).

Además de los métodos mencionados, existen otras formas para evaluar la efectividad de los polinizadores. Por ejemplo, el análisis de las correspondencias morfológicas entre los polinizadores y las flores que visitan (*i.e.* análisis morfométricos). Particularmente, el tamaño y la forma de la corola son características florales importantes en el contexto de los síndromes de polinización (Wilson *et al.*, 2017). Desafortunadamente, los análisis morfométricos han sido empleados con mucho menor frecuencia que los métodos tradicionales (Ortega-Olivencia *et al.*, 2012; Johnson, 2013) en la estimación de la eficiencia de los polinizadores.

## 2.2. Análisis morfométricos y eficiencia de la polinización

El término morfometría se refiere al “análisis cuantitativo de la forma” (Bookstein, 1996). Existen dos tipos de análisis morfométricos reconocidos actualmente, la morfometría tradicional y la geométrica. Cada uno de estos tipos de análisis brinda información diferente, por lo que los resultados generados empleando cada uno de ellos deben considerarse de manera independiente (Aso-Vizán, 2017).

La morfometría tradicional se basa en la medida de distancias, ángulos, conteos y mediciones de áreas, conocidas como medidas euclidianas (Bookstein, 1996). Este tipo de análisis tiene como ventaja el empleo de métodos sencillos basados en la obtención de medidas fáciles de obtener de forma instantánea (Aso-Vizán, 2017). Por el contrario, la desventaja de los análisis de morfometría tradicional radica en el supuesto de que las estructuras o variables de interés son constantes, lo que no siempre se cumple (McIntyre y Mossey, 2003).

El otro tipo de análisis morfométrico es el geométrico. Este análisis permite delimitar la silueta de los individuos o los contornos de distintas partes del cuerpo y caracterizar su variación geométrica mediante el uso de coordenadas cartesianas (Cano-Otalvaro, 2011). La morfometría geométrica tiene la ventaja de que permite controlar la variación en la forma del organismo o estructura de interés generada por su tamaño, posición u orientación (Zelditch *et al.*, 2004). La desventaja de este tipo de análisis radica en que es mucho más complicada que la de la morfometría tradicional,

ya que se requiere de una metodología específica para la toma de fotografías. Además, la información generada por este tipo de análisis morfométrico sólo se puede evaluar con una estrecha gama de pruebas estadísticas (Zelditch *et al.*, 2004).

En las disciplinas biológicas, los análisis morfométricos representan una herramienta de gran utilidad, ya que permiten describir, analizar e interpretar cuantitativamente la forma, el tamaño y la variación de distintos caracteres de importancia biológica (Rohlf, 1990). Este tipo de análisis han sido utilizados para establecer las relaciones filogenéticas y la identificación de especies de vertebrados e invertebrados (García y Sánchez-González, 2013), así como en estudios biogeográficos (Gutiérrez, 2015). Además, los análisis morfométricos se han empleado no sólo como una herramienta para evaluar y comparar los patrones de variación morfológica de los organismos, sino también para evaluar dichos cambios en un contexto ecológico, de desarrollo y filogenético (Claude *et al.*, 2004).

En este sentido, las interacciones ecológicas, particularmente los sistemas planta-polinizador, representan un excelente modelo que se puede analizar morfométricamente. En esta interacción, tanto las plantas como los polinizadores tienen un grado de especialización variable, mismo que puede establecerse a través del análisis de los rasgos morfológicos de cada uno de los interactuantes (Ings *et al.*, 2009). De manera particular, la asociación entre rasgos morfológicos como la longitud del aparato bucal de los polinizadores con el tamaño y morfología de las flores pueden proveer información importante sobre la efectividad de distintos organismos como polinizadores (Barrios *et al.*, 2016). Una buena correspondencia morfométrica entre la morfología de las flores y las partes bucales de los polinizadores puede disminuir la competencia entre especies vegetales por los polinizadores y asegura una polinización exitosa; al mismo tiempo que evita la competencia entre polinizadores por la adquisición de las recompensas florales (Alexandersson y Johnson, 2002; Rodríguez-Flores y Stiles, 2005; Muchhala, 2007). De esta forma, un alto grado de correspondencia entre los rasgos morfológicos de las flores y sus polinizadores indica que éstos últimos llevan a cabo la polinización y la obtención de recursos de manera eficiente, brindando beneficios tanto a las plantas como a los polinizadores (Dohzono *et al.*, 2011). Desafortunadamente, existen muy pocos trabajos en los que se analiza la relación entre

el tamaño de las flores y el aparato bucal de los polinizadores (Inouye, 1980; Miller, 1981; Nilsson, 1985, 1988; Nilsson *et al.*, 1987; Galen y Stanton, 1989; Patt *et al.*, 1989; Suzuki, 1992; Herrera, 1993; Singer y Coccuci, 1997; Wasserthal, 1997; Büchert-Lindberg y Mogens-Olsen, 2001; 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; Miller-Struttman *et al.*, 2015).

Entre los estudios que han tratado de establecer la correspondencia morfométrica entre polinizadores y flores, figuran los realizados con insectos (abejorros, moscas y polillas). De manera general, estos estudios han demostrado que una mayor correspondencia morfológica entre el aparato bucal y la morfología floral, refleja una mayor eficiencia de forrajeo (Miller-Struttman *et al.*, 2015). Estudios realizados con abejorros y moscas han demostrado la existencia de una correspondencia entre la longitud y ancho de la probóscide con la longitud y diámetro de la corola y la longitud del tubo floral (Inouye, 1980; Galen y Stanton, 1989; Suzuki, 1992; Pauw *et al.*, 2008). Además, en dichos estudios se documenta que esta correspondencia morfológica tiene un impacto positivo en aspectos reproductivos de la planta, como el *seed-set*, la competencia por polinizadores y la cantidad de polen depositado en el estigma (Inouye, 1980; Galen y Stanton, 1989; Suzuki, 1992; Pauw *et al.*, 2008).

Entre los estudios morfométricos realizados con insectos, el grupo que más atención ha recibido es el de los lepidópteros, particularmente los de hábitos nocturnos. En estudios con diversas especies de las familias Orchidaceae, Apocynaceae y Ranunculaceae, se ha encontrado una relación positiva entre el largo de la probóscide de esfíngidos y las tasas de remoción y deposición del polen, así como con la longitud del espolón de las flores (Miller, 1981; Nilsson, 1985, 1988; Nilsson *et al.*, 1987, Patt *et al.*, 1989; Singer y Coccuci, 1997; Wasserthal, 1997; Moré *et al.*, 2007, 2012; Boberg *et al.*, 2013). Además, se ha reportado que estas relaciones tienen un efecto positivo en el *seed-set* y el *fruit-set* de especies de las familias Orchidaceae, Liliaceae e Iridaceae (Patt *et al.*, 1989; Alexandersson y Johnson, 2002; Moré *et al.*, 2007, 2012; Chang-Qiu y Hang, 2018). De manera similar, Chang-Qiu y Hang (2018) encontraron que cuando la correspondencia morfológica entre el largo de la corola o del espolón con la longitud de la probóscide de los esfíngidos es muy estrecha, los sistemas de polinización suelen

ser más especializados, excluyendo a los grupos de visitantes que no realizan efectivamente la polinización. Kaczorowski *et al.* (2012) encontraron que especies de *Nicotiana* L. (Solanaceae) con diámetro de la corola más grande tenían mayor frecuencia de visitas y su néctar era consumido con mayor regularidad que aquellas con diámetro de la corola más estrecho; ya que las flores más grandes son mucho más atractivas para los polinizadores. Finalmente, se ha encontrado que tanto la forma como el tamaño de la corola de *Viola cazorlensis* Gand. (Violaceae) presentan una correspondencia estrecha con la longitud y el ancho de la probóscide de *Macroglossum stellatarum* (Lepidoptera), lo que influye positivamente en su éxito reproductivo (Herrera, 1993).

En vertebrados, la mayoría de los estudios de morfometría tradicional se ha realizado con colibríes, ya que son un grupo altamente especializado en el forrajeo de néctar (Rodríguez-Flores y Stiles, 2005). Algunos de esos estudios han encontrado asociaciones positivas y casi perfectas entre el largo y la curvatura del pico con la profundidad y el tamaño de la corola (Büchert-Lindberg y Mogens-Olsen, 2001; Hernández-Hernández, 2011; Maglianesi *et al.*, 2014). Además, en las especies *Nicotiana glauca* Comes. (Solanaceae) y *Fouquieria formosa* Kunth (Fouquieriaceae) se encontró que cuando la longitud del tubo floral se relaciona positivamente con la longitud del pico de su polinizador, aumenta su éxito reproductivo y la tasa de visitas de los colibríes (Schueller, 2007; Hernández-Hernández, 2011). En relaciones morfológicas tan estrechas como las de los picos de los colibríes con las dimensiones de las corolas de las flores que visitan, se sugiere que la apertura de la corola puede funcionar como guías de néctar para los polinizadores (Smith *et al.*, 1996). De esta forma, la morfología particular del pico (*i.e.* longitud y curvatura) puede determinar si una especie de colibrí es un polinizador efectivo de una especie vegetal dada, dependiendo del ajuste del pico del colibrí con la longitud, forma y tamaño de las flores (Borgella *et al.*, 2001).

En contraste, el empleo de la morfometría para analizar el papel de los quirópteros como polinizadores ha sido escaso. Muchhala y Thomson (2009), basándose en la correspondencia morfológica entre el largo de la corola de *Centropogon nigricans* (Gleason) E. Wimm. (Campanulaceae) y el largo de la lengua

del murciélago *Anoura fistulata*, reportan la existencia de una relación muy especializada. En otro estudio, se reportó que no existe ninguna relación entre la longitud del hocico de *Musonycteris harrisoni* (Chiroptera) y alguna de las flores presentes en el sitio de estudio; sin embargo, la forma alargada de su hocico le confiere una alta eficiencia en la extracción de néctar (González-Terrazas *et al.*, 2012). El alargamiento del hocico de *Musonycteris harrisoni* parece no haber ocurrido como respuesta a la asociación estrecha con un solo tipo floral, sino como una estrategia que le permite el acceso eficiente a una amplia gama de recursos florales (González-Terrazas *et al.*, 2012). Finalmente, existe un trabajo en el que se utilizó la morfometría tradicional para evaluar la eficiencia de polinización de murciélagos y colibríes en conjunto (Muchhala, 2007). En este trabajo, se reporta que la longitud y el ancho de la corola de las especies *Burmeistera rubrosepala* (E. Wimm.) E. Wimm. y *B. sodiroana* Zahlbr (Campanulaceae) tiene una relación positiva con la longitud y el ancho del aparato bucal del grupo que la poliniza (*i.e.* murciélagos para *B. rubrosepala* y colibríes en *B. sodiroana*), permitiendo la correcta exportación y deposición del polen (Muchhala, 2007).

Por último, sólo se conoce un trabajo en el que se ha empleado la morfometría geométrica para evaluar la eficiencia de las interacciones planta – polinizador a través de la correspondencia entre la forma del aparato bucal de los polinizadores y las flores que visitan (Sánchez-Villegas, 2016). Dicha autora encontró que existía una correspondencia entre los componentes de la forma y aspectos reproductivos como la producción de semillas y el tiempo que permanece abierta la flor; además de que los componentes de la forma facilitaron la manipulación de la flor por parte del polinizador (Sánchez-Villegas, 2016). Aún cuando la forma de la corola es un rasgo muy variable 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 especies.

### 2.3. Cargas polínicas como medida de la eficiencia de la polinización

Diversos animales visitan las flores de las plantas; sin embargo, no todos los visitantes llevan a cabo la polinización de manera efectiva, pudiendo limitar el éxito reproductivo de las plantas (Willmer, 2011). Por lo tanto, es importante identificar los grupos de polinizadores efectivos de entre toda la gama de visitantes florales que recibe una especie vegetal dada. Un método útil para la estimación de la eficiencia de polinización de los visitantes florales es el análisis de las cargas polínicas que portan. Este método consiste en identificar y cuantificar la cantidad de granos de polen de la especie vegetal de interés transportada por el polinizador; así como determinar el lugar del cuerpo en el que los granos de polen se encuentran adheridos (Kendall y Solomon, 1973; Wiklund *et al.*, 1979; Yeboah-Gyan y Woodell, 1987). La evaluación de las cargas polínicas permite establecer la importancia que cada especie vegetal dentro de una comunidad tiene para el polinizador como recurso alimenticio (Barth *et al.*, 2009; Howlett *et al.*, 2011). Además, permite evaluar cuál de todos los visitantes florales presenta constancia floral hacia una especie vegetal en particular, convirtiéndolo en el polinizador eficiente de esa especie (Gegeer y Laverty, 2005).

Diversos estudios han realizado el análisis de las cargas polínicas de distintos grupos de visitantes florales. Estudios de este tipo con himenópteros han encontrado que el principal recurso alimenticio de *Apis mellifera* son las plantas de la Familia Cistaceae (Hidalgo *et al.*, 1990); mientras que para *Ceratina falvipes*, dos especies de la Familia Rosaceae representan su principal recurso alimenticio, aún cuando otras 12 especies vegetales florecían simultáneamente en la localidad de estudio (Kobayashi-Kidokoro y Higashi, 2010). De manera similar, se han analizado las cargas polínicas de vertebrados como los colibríes. En el caso de *Enisfera enisfera* (Apodiformes), sólo se encontró un recurso polínico (Büchert-Lindberg y Mogens-Olensen, 2001); mientras que *Eriocnemis mirabilis* (Apodiformes), especie endémica y fuertemente amenazada en Colombia, visitó gran parte de las especies vegetales con síndrome ornitófilo presentes en el sitio de estudio (Ramírez-Burbano *et al.*, 2018). Del mismo modo, el análisis de las cargas polínicas en los cuerpos de seis especies de murciélagos nectarívoros ha demostrado que la mayor cantidad de polen que portaban pertenecía a

tres especies del género *Inga* Mill. (Fabaceae), a pesar de que en la zona de estudio existían otros recursos florales disponibles (Mora-Beltrán y López-Arévalo, 2018).

El análisis de las cargas polínicas también permite determinar si un organismo visitó las flores de una especie vegetal en particular; el grupo de organismos que funge como el polinizador más importante de entre todos los visitantes florales (Thomson *et al.*, 1982; Howlett *et al.*, 2011); así como la constancia floral (*i.e.* comportamiento de los polinizadores caracterizado por restringir las visitas a un solo tipo floral, aún cuando se encuentren más especies en floración disponibles; Waser, 1986) de un organismo dado, lo que a su vez permite inferir su eficiencia como polinizador (Jennersten, 1984). La constancia floral tiene un efecto positivo para la planta, ya que reduce la cantidad de polen heteroespecífico depositado en los estigmas, disminuyendo las posibilidades de que el estigma se bloquee con granos de polen de otras especies vegetales (Gegeer y Laverty, 2005). Además, los animales que presentan constancia floral son más eficientes forrajeando, ya que invierten menos energía en la búsqueda de recursos (Kobayashi-Kidokoro y Higashi, 2010).

Entre los himenópteros, las abejas de la Superfamilia Apoidea constituyen el grupo de polinizadores más importante en las comunidades vegetales naturales (Alarcón, 2010). Esto ha sido corroborado a través del análisis de las cargas polínicas de diversas especies de abejas y abejorros, en los que se ha detectado la existencia de constancia floral, ya que más del 70% de sus cargas polínicas está constituido por polen de una sola especie vegetal (Yeboah-Gyan y Woodell, 1987; Ramalho *et al.*, 1994; Aguilar-Sierra y Smith-Pardo, 2009; Moisan-Deserres *et al.*, 2014; Wiesenborn, 2015; Delmas *et al.*, 2016). De manera similar, se ha documentado que las cargas polínicas de un elevado número de individuos de *Ceratina flavipes* (Hymenoptera) están conformadas por sólo dos especies de plantas y, en el 62% de los casos, las cargas polínicas estuvieron dominadas por un solo morfo-tipo polínico (Kobayashi-Kidokoro y Higashi, 2010). A pesar de que en la localidad donde se llevó a cabo el estudio había 14 especies de plantas en floración y de que este himenóptero se considera como un visitante generalista, presentó una alta constancia floral (Kobayashi-Kidokoro y Higashi, 2010). Por su parte, Aguilar-Sierra y Smith-Pardo (2009) encontraron que 18 especies de himenópteros presentaron en sus cargas polínicas alrededor del 77% de granos de

polen de *Aspilia tenella* (Kunth) S.F. Blake (Asteraceae) a pesar de que se encontraban 30 recursos polínicos en el momento del estudio.

Por otro lado, el análisis de las cargas polínicas también puede emplearse para determinar la existencia de variación en la constancia floral en el tiempo. Por ejemplo, Fisogni *et al.* (2018) hicieron un análisis de la eficiencia de polinización de 13 especies de abejas a lo largo de cuatro años. Estos autores encontraron que la eficiencia de la polinización medida a través del porcentaje de granos de polen de la especie *Dictamnus albus* N.A. Winter (Rutaceae) en sus cargas polínicas, variaba entre 59.8% y 79.1%. Dichos autores argumentan que esta variación puede deberse a la existencia de otras especies floreciendo simultáneamente, por lo que representan una fuente alterna de alimento para las abejas.

Asimismo, a partir del número de granos de polen que los polinizadores llevan en sus cuerpos es posible predecir la cantidad de granos de polen que depositan en el estigma, lo que puede ser empleado como otra medida indirecta de la eficiencia de la polinización (Howlett *et al.*, 2011). Pierre y Hofs (2019) encontraron que *Astylus atromaculatus* (Coleoptera) junto con *Apis mellifera* (Hymenoptera) eran los polinizadores efectivos de especies de algodón (*Gossypium* L. spp.), pues ambas especies de insectos portaban un número similar de granos de polen (>400) en sus cuerpos. De manera similar, se encontró que el díptero *Eulonchus tristis* es un polinizador efectivo de *Brodiaea elegans* (Jeps.) Hoover (Asparagaceae), ya que el 91.1% de los granos de polen que portaba correspondían a esa especie vegetal (Borkent y Schlinger, 2008).

El estudio de las cargas polínicas ha permitido comparar la eficiencia de polinización de abejas nativas e introducidas en diversas especies vegetales. Por ejemplo, en Hawái, 90% de los individuos de las abejas nativas llevaban en sus cuerpos polen de nueve especies de plantas nativas. En contraste, solo el 60% de los individuos de la abeja introducida *Apis mellifera* portaban polen de las mismas especies nativas, pero en menor abundancia; además, más del 60% de los granos de polen de sus cargas polínicas correspondía a especies vegetales introducidas (Miller *et al.*, 2015). Por el contrario, Watts *et al.* (2012) encontraron que abejorros nativos y *Apis mellifera* no diferían en la cantidad de polen removido de la especie nativa *Duranta mandonii*

Dinter. (Verbenaceae) y que ambos eran mejores polinizadores que el colibrí nativo *Metallura tyrianthina* (Apodiformes) ya que, a pesar de ser un visitador muy abundante, presenta una tasa de remoción de polen deficiente.

En el caso de los colibríes, los análisis de sus cargas polínicas han permitido determinar su importancia como polinizadores efectivos dentro de las comunidades vegetales en las que habitan (Rámirez-Burbano *et al.*, 2018). En Colombia, se encontró que *Eriocnemis mirabilis* (Apodiformes) era el polinizador clave de la comunidad vegetal de la localidad de estudio, ya que transporta una gran cantidad de polen de diversos tipos, por lo que establece un gran número de interacciones con las especies vegetales presentes en la zona de estudio (Ramírez-Burbano *et al.*, 2018). También, el análisis cuantitativo de las cargas polínicas de *Phaethornis guy* (Apodiformes) en Panamá, permitió detectar que, durante la época de secas, éste colibrí visitaba más de 13 especies vegetales dentro del sitio de estudio (Borgella *et al.*, 2001).

Del mismo modo, la evaluación de las cargas polínicas portadas en los cuerpos de murciélagos nectarívoros ha permitido establecer qué especies de murciélagos son polinizadores efectivos de ciertas especies vegetales, así como aquéllos que son más generalistas (Mora-Beltrán y López-Arévalo, 2018). Por ejemplo, se encontró que los polinizadores efectivos de *Pseudobombax ellipticum* A. Robyns (Malvaceae) eran tres especies de murciélagos nectarívoros (*Leptonycteris sanborni*, *Choeronycteris mexicana* y *Glossophaga leachii*), ya que además de remover grandes cantidades de polen de dicha especie vegetal, también presentaban una alta tasa de visitas a sus flores (Eguiarte *et al.*, 1987). En Veracruz, México se encontró que la eficiencia de polinización de dos especies de murciélagos para la especie vegetal *Pseudalcantarea viridiflora* (Beer) Pinzón & Barfuss (Bromeliaceae) era distinta (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019). Mientras en *Anoura geoffroyi* (Chiroptera) el 75% de las cargas polínicas estaba conformado por polen de *P. viridiflora*. En *Glossophaga soricina* (Chiroptera) el polen de *P. viridiflora* solo representaba el 30.77% de sus cargas polínicas (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019).

Las flores de diversas especies de cactáceas columnares son visitadas por murciélagos (Valiente-Banuet, 2002). De hecho, el contacto de los murciélagos con las estructuras reproductivas y la presencia de granos de polen de las especies

*Pachycereus weberi*, *P. pecten-aboriginum*, *Pilosocereus chrysacanthus*, *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo* en sus cuerpos se han empleado como indicadores de la existencia de polinización efectiva por parte de los murciélagos a esas especies vegetales (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, b, 2004). De manera similar, a partir de estimaciones de la proporción de flores que maduran en frutos (*i.e. fruit-set*) y de la proporción de óvulos que maduran en semillas (*i.e. seed-set*), así como de la abundancia de cada especie de visitador floral con polen de *Marginatocereus marginatus* (Cactaceae) se ha establecido que los murciélagos *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera) junto con tres especies de colibríes, son sus polinizadores efectivos (Dar *et al.*, 2006). Usando métodos similares, Sahley (2001) determinó que los polinizadores efectivos de *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) fueron los murciélagos *Leptonycteris curasoae* y *Choeronycteris mexicana* (Chiroptera). Sin embargo, para ninguna especie de cactácea columnar con síndrome quiropterofílico se ha realizado un análisis cuantitativo de las cargas polínicas portadas por los murciélagos.

### 3. Justificación

*Neobuxbaumia tetetzo* es una cactácea columnar endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y de México (Bravo-Hollis, 1991). Es una especie que tiene importancia económica y alimenticia, ya que sus flores y frutos son comestibles; además de que es usada como combustible (Casas, 2002; Paredes-Flores *et al.*, 2007). Dentro de los ecosistemas en los que se desarrolla, es fuente importante de alimento, refugio, sitio de percha y sitio de reproducción de distintos grupos de animales (Contreras-González, 2015). A pesar de la importancia que esta cactácea tiene dentro del ecosistema, sólo existe un trabajo sobre su biología reproductiva (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). En ese estudio, se evaluó la eficiencia de la polinización en conjunto por parte de dos especies de murciélagos nectarívoros *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuena* (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Sin embargo, no se ha determinado la eficiencia de polinización de cada especie por separado. Información que podría ser de gran utilidad para el mejor aprovechamiento y la conservación de esta cactácea.

Además, la crisis global de polinización causada por diversas actividades antrópicas ha ocasionado la disminución de las poblaciones de polinizadores de diversos grupos de angiospermas, no sólo de insectos, sino también de vertebrados, como los murciélagos (Steffan-Dewenter *et al.*, 2005; Arizmendi, 2009). Por lo anterior, es probable que los sistemas cactus columnar-polinizador podrían estar fuertemente afectados por este fenómeno debido a la estrecha relación que presentan con los murciélagos como polinizadores (Valiente-Banuet, 2002). Por lo tanto, conocer las especies de polinizadores efectivos de *N. tetetzo* así como el indagar sobre el nivel de asociación morfológica entre el cráneo de los murciélagos que visitan sus flores y sus rasgos florales, podría ser de utilidad para proponer estrategias de conservación que eviten o disminuyan la pérdida de refugios así como el sacrificio de murciélagos nectarívoros en la zona.

#### **4. Objetivos**

El objetivo del presente estudio es determinar la eficiencia de polinización de los murciélagos que visitan las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Los objetivos particulares:

- 1.- Identificar si existe una relación morfológica entre los caracteres florales de *Neobuxbaumia tetetzo* con la forma y el tamaño del rostro de los murciélagos que la visitan.
- 2.- Determinar el recurso alimenticio más importante de las especies de murciélagos que visitan las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* a partir de las cargas polínicas que portan en sus cuerpos.
- 3.- Determinar la eficiencia de polinización de las especies de murciélagos *L. yerbabuena* y *C. mexicana* que visitan las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* a partir de sus cargas polínicas.

## 5. Hipótesis

1. Se ha demostrado que cuando los murciélagos visitan las flores de las cactáceas columnares, la cabeza del murciélago alcanza a entrar completamente en la flor (Molina-Freaner *et al.*, 2004). Dentro del Valle de Zapotitlán Salinas, los murciélagos *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuena* son considerados los polinizadores efectivos de la especie *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Por lo tanto, se espera que si ambas especies de murciélagos son polinizadores efectivos de *N. tetetzo*, el tamaño y forma de su cabeza estarán asociados con el tamaño y la forma de las flores de la especie vegetal.

2. *Neobuxbaumia tetetzo* es una cactácea columnar que es polinizada efectivamente por dos especies de murciélagos nectarívoros (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Dentro de la región de Zapotitlán Salinas esta es la cactácea más abundante, con cerca de 1200 individuos/ha (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), por lo que podría considerarse el recurso floral más importante dentro de la zona. Por lo tanto, se espera que en el análisis de las cargas polínicas portadas por los murciélagos *C. mexicana* y *L. yerbabuena* se encuentre que el recurso polínico más frecuente sea de *N. tetetzo*. Además, se espera encontrar polen de *N. tetetzo* en todos los individuos colectados de ambas especies de murciélagos y que el mayor porcentaje de granos de polen encontrados sea de esta especie de cactácea.

## 6. Material 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). El Valle de Zapotitlán Salinas tiene una superficie aproximada de 86.76 km<sup>2</sup> y se ubica en los 18° 20' de latitud norte y 97° 28' de latitud oeste (Arias *et al.*, 2000), a una altitud que va de los 1280 a los 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, mientras que la temperatura anual oscila entre los 11 y

los 34°C. La aridez extrema característica de la localidad se debe al efecto de sombra de lluvia orográfica provocado por la sierra Madre Oriental, que intercepta la humedad de los vientos húmedos provenientes del Golfo de México (Zavala-Hurtado, 1982). Los tipos de suelo que se encuentran en el Valle de Zapotitlán son: litosol, rendzina, regosol y vertisol (Arias *et al.*, 2000). La vegetación ha sido clasificada como un matorral xerófilo, en el que los cactus columnares son el elemento dominante (Rzedowski, 1978). 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 y Ezcurra, 1991).

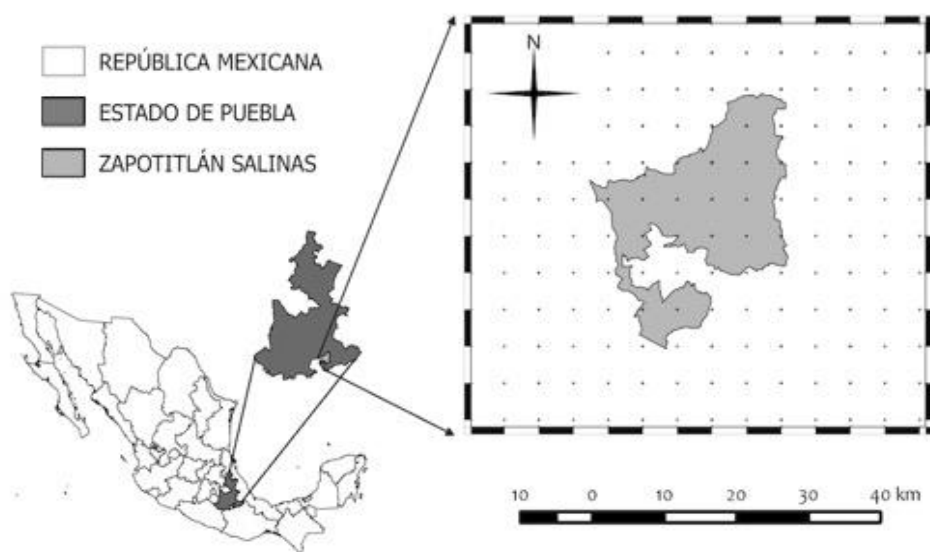


Figura 1. Mapa de la región de Zapotitlán Salinas ubicado en el Estado de Puebla (Elaborado por J. Alonso Perez).

## 6.2. Sistema de estudio

*Neobuxbaumia tetetzo* es una cactácea columnar ramificada que puede alcanzar hasta 12 m de altura (Fig. 2). Nombrada comúnmente como “tetecho”. Florece de mayo a junio, justo antes de la temporada de lluvias. El primer evento reproductivo ocurre cuando los individuos alcanzan los 2 m de altura (Valiente y Ezcurra, 1991). Sus tallos son cilíndricos y presentan de 13 a 17 costillas. El eje principal tiene aproximadamente de 30 a 60 cm de diámetro. Las ramas son de color verde grisáceo claro. Las espinas

tienen una longitud de 5 - 20 mm y se dirigen hacia abajo. Se observan entre 7 y 12 espinas radiales, a veces sólo 2 o ninguna; las espinas radiales miden de 5 a 20 mm de largo. Se distinguen de 1 a 3 espinas centrales, la mayor mide entre 3 y 4 cm. Las flores presentan antesis nocturna, se producen en el ápice de las ramas, son de color blanco verdoso, con numerosos estambres de filamentos blancos y anteras color crema; el estilo es de color blanco. Abren de 2 a 3 flores por rama cada noche (Bravo-Hollis, 1991).

*Neobuxbaumia tetetzo* se distribuye dentro de la Reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán y las especies de murciélagos *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuena* han sido reportadas como sus visitantes florales (Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

### *6.3. Correspondencia morfológica entre los murciélagos y las flores como inferencia de la eficiencia de polinización*

Tamaño. El tamaño es una medida que se basa en distancias longitudinales. Para estimar las medidas morfométricas del tamaño de las flores y de los murciélagos, se realizaron dos salidas a campo durante el periodo de floración de *Neobuxbaumia tetetzo* (mayo-junio 2019; Valiente *et al.*, 1996). De 15 individuos distintos se colectaron 2 flores en antesis (2 flores x 15 individuos= 30 flores) y se realizaron las siguientes mediciones (Fig. 3): longitud interna con y sin el nectario, diámetro de la corola y diámetro del tubo floral.



Figura 2. *Neobuxbaumia tetetzo*, cactácea columnar dominante encontrada en Zapotitlán Salinas, Puebla.

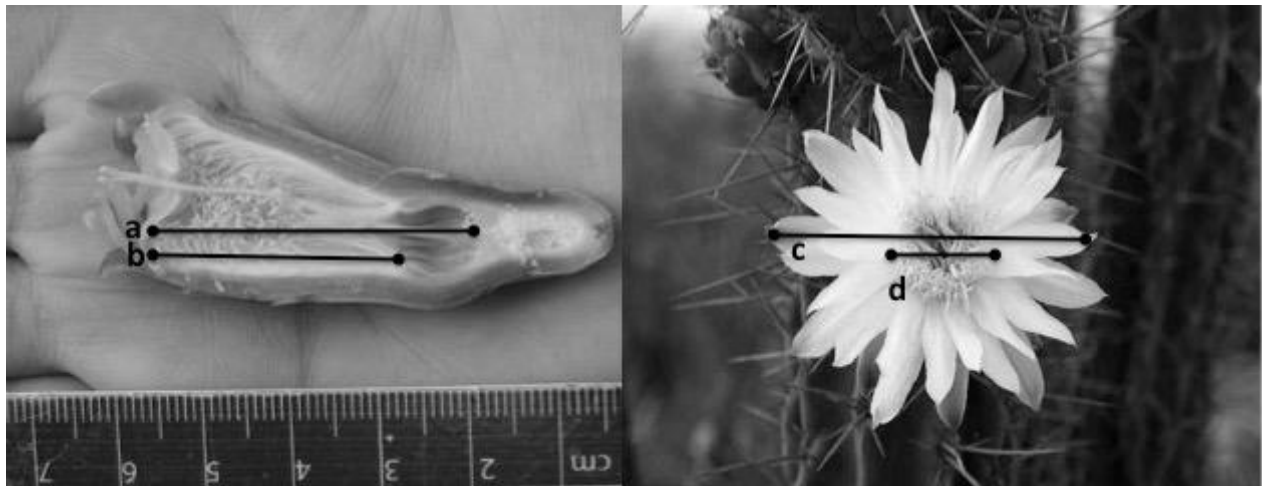


Figura 3. Parámetros morfológicos tomados en las flores de *Neobuxbaumia tetetzo*. a) longitud interna de la flor, b) longitud interna sin el nectario, c) diámetro de la corola y, d) diámetro o apertura del tubo floral.

En el caso de los murciélagos, se colocaron tres redes de niebla durante tres días seguidos en cada muestreo. Las redes fueron colocadas a una distancia máxima

de un metro de individuos de *N. tetetzo* en floración y de la entrada de cuevas de descanso, tal y como fue sugerido por Trejo *et al.* (2015). Las redes fueron revisadas cada 30 min entre las 19 y las 3 h, periodo de tiempo que corresponde al pico de actividad de las especies de murciélagos *Leptonycteris yerbabuena* y *Choeronycteris mexicana* (Phyllostomidae; Loayza *et al.*, 2006) quienes han sido reportadas como los polinizadores de *N. tetetzo* (Valiente *et al.*, 1996). Los murciélagos capturados se identificaron *in situ* empleando las claves de Medellín *et al.* (2007) y Álvarez *et al.* (1994). De cada organismo capturado se tomaron los siguientes parámetros morfológicos (Fig. 4): longitud total de la cabeza, longitud del hocico, y alto y ancho del rostro. Se midieron en total 29 individuos de la especie *C. mexicana* y 8 individuos de *L. yerbabuena*.

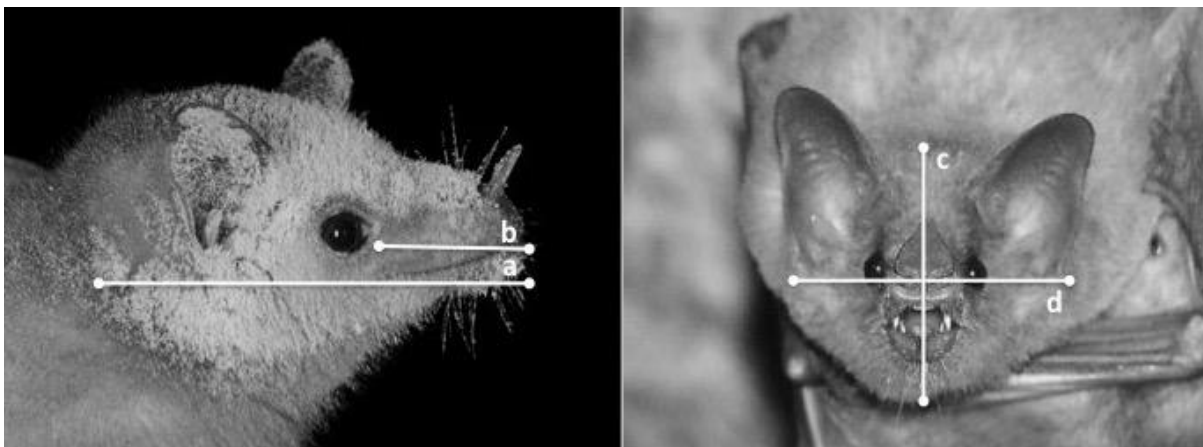


Figura 4. Medidas morfométricas del rostro obtenidas en cada uno de los murciélagos capturados. a) longitud total de la cabeza, b) Longitud del hocico, c) alto del rostro y, d) ancho del rostro.

Con los datos obtenidos se realizaron pruebas de *t* para muestras independientes para comparar las medidas lineales entre las dos especies de murciélagos y así determinar si existen diferencias entre las mismas. Por otro lado, se realizaron correlaciones de Pearson entre las variables de tamaño de los murciélagos y de las flores de los tetechos. De esta manera se determinó cuál de las especies de murciélagos que visitan las flores de *N. tetetzo*, es potencialmente su polinizador más

efectivo. Todos los análisis se realizaron en el programa PAST 3.14 (Hammer *et al.*, 2001).

Forma. La forma es una medida independiente del tamaño. Para definirla se utiliza la morfometría geométrica. En ésta se utilizan dos tipos de puntos de referencia: las marcas y las semi-marcas. Las marcas son puntos específicos localizados sobre una estructura biológica o una imagen de ella que presentan una fácil ubicación (Jaramillo, 2011). Por su parte, las semi-marcas son aquellos puntos localizados en una curva de acuerdo con la posición de otras marcas o estructuras (Bookstein, 1996).

Para determinar si existe relación entre la forma de las flores de *N. tetetzo* y la forma del hocico de los murciélagos que las visitan, se realizó un análisis de correspondencia entre los dos conjuntos de variables. Para ello, se tomaron fotografías de 2 flores de 15 individuos distintos de *N. tetetzo* dando un total de 30 flores. Las flores fueron cortadas por la mitad longitudinalmente para asegurar una buena imagen de la estructura interna de la flor (*i.e.* vista lateral de la flor). Para determinar la forma de la corola, se establecieron 2 marcas y 11 semi-marcas (*i.e.* puntos de referencia; Tabla 3; Fig. 5) y se realizó la evaluación de su morfometría geométrica.

Tabla 3. Marcas (M) y semi-marcas (SM) definidas en las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* para analizar la correspondencia morfológica con el hocico de los murciélagos que las visitan.

<b>Tipo de Marca</b>	<b>Ubicación</b>
M1	Inicio del eje floral
SM2-SM12	Contorno superior de la flor
M13	Inicio de la cámara nectaria



Figura 5. Marcas (1, 13) y semi-marcas (2-12) empleadas para definir la forma de las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* a partir de fotografías de cortes longitudinales de las mismas.

En el caso de los murciélagos, este tipo de análisis requeriría el sacrificio de los ejemplares. Para evitarlo, se fotografiaron cráneos de las dos especies, que son las especies que han sido reportadas como visitantes florales de *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Los cráneos fueron obtenidos de la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la UNAM y de la Colección de Mamíferos del Laboratorio de Mastozoología de la BUAP que hayan sido colectados en localidades dentro de los Estados de Puebla y Oaxaca (Anexo 4). Los cráneos se fotografiaron en vista lateral con el objetivo de digitalizar marcas y semi-marcas para luego determinar la forma del cráneo de los murciélagos (Tabla 4, Fig. 6). En total, se fotografiaron 37 cráneos de la especie *Choeronycteris mexicana* y 29 de la especie *Leptonycteris yerbabuena*. En cada cráneo se colocaron 2 marcas y 11 semi-marcas (Tabla 4).

Tabla 4. Marcas (M) y semi-marcas (SM) empleadas para determinar la forma de los cráneos de los murciélagos que visitan las flores de *Neobuxbaumia tetetzo*.

Tipo de Marca	Ubicación
M1	Inicio de la cúpula craneal
SM2-SM12	Contorno superior del cráneo
M13	Inicio del pre-maxilar

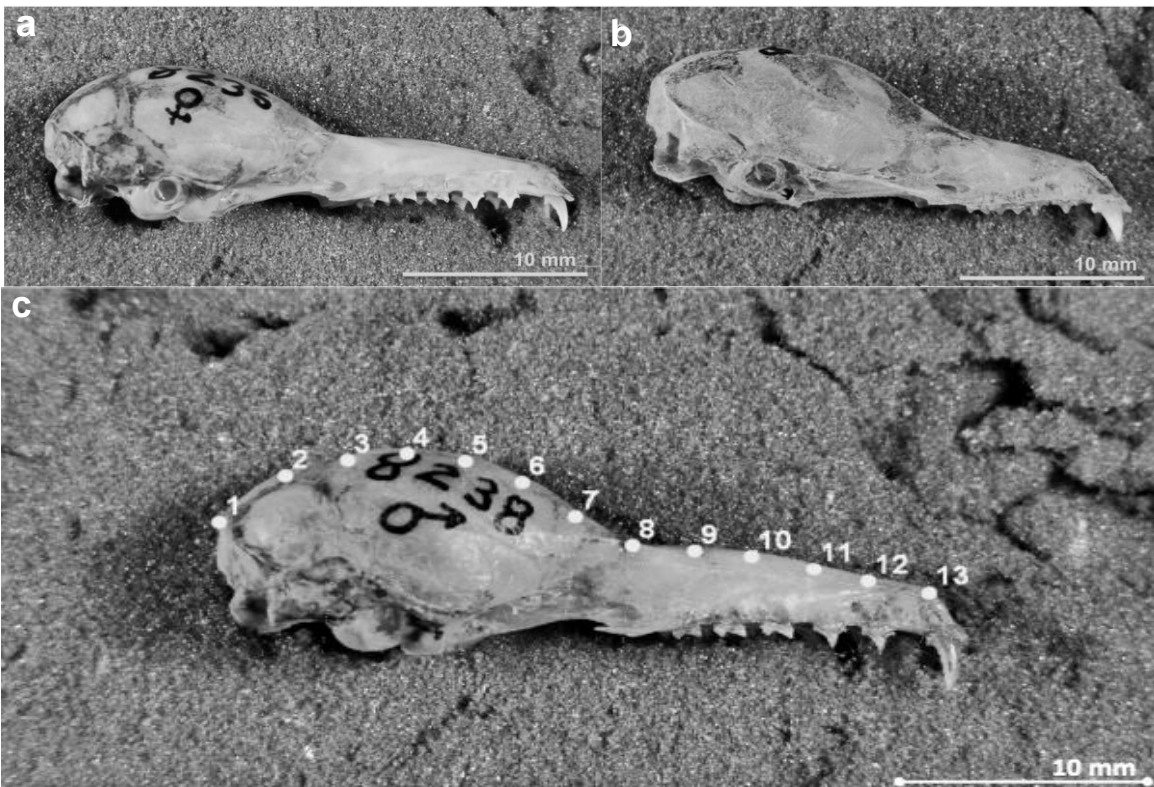


Figura 6. a) Cráneo de *C. mexicana* b) Cráneo de *L. yerbabuena* c) Marcas (1, 13) y semi-marcas (2-12) empleadas para determinar la forma del cráneo de los murciélagos que visitan las flores de *Neobuxbaumia tetetzo*.

Análisis de la morfometría geométrica de las muestras florales y craneales. Las marcas que se utilizan en la morfometría geométrica son puntos de referencia que reflejan caracteres homólogos (*i.e.* puntos que son fácilmente reconocibles en cada una de las estructuras biológicas analizadas; Jaramillo, 2011), que son de fácil ubicación y que son

reconocibles en cada uno de los organismos analizados. Por su parte, las semi-marcas son puntos que se ubican en secciones o estructuras que no son planas, como es el caso de los contornos y bordes (Jaramillo, 2011). Las semi-marcas se generaron a partir del anclaje de un caracter homólogo hacia el borde o el contorno; de esta forma, cada semi-marca se colocó homogéneamente y se volvió reconocible en cada ejemplar, tanto de flores como de cráneos de murciélagos. Las semi-marcas fueron creadas utilizando el programa Makefan8 versión 1 (Sheets, 2010). Para asegurar una colocación consistente de las semi-marcas en los contornos de las estructuras estudiadas, se usaron como límites dos marcas. A todo este proceso se le conoce como digitalización de la forma (Gutiérrez, 2015).

Una vez que las marcas y semi-marcas fueron digitalizadas, se transformaron en coordenadas en el programa tpsDig2 2.26 (Rohlf, 2008; 2013). Para ello, se eliminaron los efectos de la localización, la orientación y el tamaño, mediante un análisis generalizado Procrustes (Gutiérrez, 2015). Para obtener la información geométrica correspondiente a la forma (Morgan, 2009; García y Sánchez-González, 2013), se realizó el siguiente análisis que consta de tres pasos: 1) cada configuración (*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 superponen, 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. Los datos obtenidos se transformaron en coordenadas numéricas.

Finalmente, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para determinar la variación en la forma de los cráneos de las dos especies de murciélagos nectarívoros y las flores. Dado que este análisis sólo es descriptivo se realizó un análisis de correlación entre los valores del eje 1 de cada especie de murciélagos con los valores de ese mismo eje para las flores de *N. tetetzo*, tal y como lo sugiere Sánchez-Villegas (2016). Esta correlación permitió determinar de manera cuantitativa si existe una relación entre la forma del cráneo de cada especie de murciélago y la forma de la corola de las flores de *N. tetetzo*. Para este análisis se empleó el Componente

Principal 1 puesto que éste es el que explica el mayor porcentaje de variación. Por último, se realizó un Análisis de Variación Canónica (VCA) para determinar cuál forma craneal de las dos especies de murciélagos se asemeja más a la forma floral de *N. tetetzo* (Acosta-Vázquez, 2019). Los análisis se realizaron en el programa R-studio versión 1.1.463.

#### *6.4. Análisis de cargas polínicas como medida de la eficiencia de la polinización*

Durante el periodo de floración de *Neobuxbaumia tetetzo*, se colectó un botón floral de tres individuos distintos (3 individuos x 1 botón = 3 botones florales). Los botones colectados fueron empleados para generar una colección de referencia de los granos de polen de la especie y luego compararla con las muestras de polen obtenidas de los murciélagos (Muñoz *et al.*, 2005).

Los botones colectados se almacenaron en una solución de formaldehído -ácido acético glacial - alcohol etílico (FAA; Aguilar-García *et al.*, 2012). Posteriormente, con ayuda de un microscopio estereoscópico se retiraron seis anteras (2 por botón floral) y se colocaron en microtubos para someterlos al proceso de acetólisis propuesto por Erdtman (1943) modificado por Aguilar-García *et al.* (2012), en donde a cada tubo se le agregó 1 ml de ácido acético glacial y se maceraron las anteras con ayuda de agujas de disección para romperlas y liberar el polen. Posteriormente, se centrifugaron los tubos a 2500 rpm por 10 min. Después se decantó el contenido y se agregó 1 ml de la solución de acetólisis (ácido sulfúrico : anhídrido acético puro 1:9). El contenido del tubo se mezcló en un vórtex durante 1 minuto, para después ser centrifugado por 10 minutos a 2500 rpm y ser decantado. Este proceso se repitió dos veces, tras las cuales se colocó 1 ml de ácido acético glacial y se centrifugó a 2500 rpm durante 10 minutos, para luego decantar el ácido acético glacial y enjuagar con 1 ml de agua destilada. Los tubos se centrifugaron a 2500 rpm por 2 min y se decantó el agua destilada.

Con los granos de polen limpios se elaboraron preparaciones semi-permanentes. Para ello, sobre un portaobjetos limpio se colocaron 50µl de los granos de polen acetolizados y se calentaron en una plancha junto con celulosa hidroxietilica (HEC). Tras la evaporación del HEC, que permite una mejor fijación de los granos de polen; se agregó una gota de resina sintética a los granos de polen y se cubrieron con un

cubreobjetos. La preparación elaborada se dejó secar por cuatro días (de los Santos, 2020).

Para determinar la carga polínica de cada especie de murciélago y con ello estimar su eficiencia de polinización se colectaron los granos de polen adheridos al rostro de cada murciélago capturado. Para ello, se empleó un hisopo humedecido con agua destilada y se almacenó individualmente en FAA. Los granos de polen obtenidos se colocaron en microtubos y fueron limpiados siguiendo la técnica de acetólisis antes descrita. Finalmente, se elaboraron tres preparaciones semi-permanentes de la carga polínica obtenida de cada uno de los murciélagos atrapados por especie (de los Santos, 2020).

Todas las preparaciones fueron observadas a 40x bajo un microscopio óptico marca Nikon y se cuantificó el número de granos de polen correspondientes a *N. tetetzo*, así como el número total de granos de polen en la muestra (Vergeron, 1964). Con estos datos se estimó el porcentaje de ocurrencia:  $PO = F/N (100)$ ; donde F = número de granos de polen de *N. tetetzo* en la muestra y N = número total de granos de polen en la muestra (Riechers-Pérez *et al.*, 2003). Se consideró como polinizador eficiente a la especie de murciélago cuya carga polínica tuviera un porcentaje de ocurrencia mayor al 45% de granos de polen de *N. tetetzo*, sugiriendo que esta cactácea sería el recurso alimenticio más importante para el murciélago (Louveaux *et al.*, 1978). Para comparar el porcentaje de granos de polen de *N. tetetzo* en las cargas polínicas de cada especie de murciélago, se aplicó una prueba de U de Mann-Whitney para muestras independientes.

Así mismo, también se estimó la eficiencia de polinización de cada especie de murciélago a través de la estimación del índice de Probabilidad de Polinización (PPI)= PCP x PBP, en donde PCP es la proporción de granos de polen de *Neobuxbaumia tetetzo* encontrados en las cargas polínicas de cada especie y PBP es la proporción de murciélagos de cada especie que portaban polen de la especie de interés (Ne'eman *et al.*, 1999). Se consideró que un polinizador es efectivo cuando el valor de PPI es mayor a 0.5 (de los Santos, 2020).

Aunque ambos índices son muy similares, existen diferencias substanciales en la información biológica que cada uno de ellos provee. El Porcentaje de Ocurrencia (PO)

indica cuál es el recurso más importante para el polinizador (Riechers-Pérez *et al.*, 2003), es decir, indica la constancia floral por parte del mismo. Por su parte, el Índice de Probabilidad de Polinización (PPI) indica cuál de los dos murciélagos evaluados es el polinizador más efectivo para esta especie de cactácea columnar (Ne'eman *et al.*, 1999).

## 7. Resultados

### 7.1. Correspondencia morfológica entre los murciélagos y las flores como inferencia de la eficiencia de polinización

Medidas lineales de las especies interactuantes. Las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* tuvieron en promedio un diámetro de la corola de  $26.85 \pm 0.24$  mm, un diámetro del tubo floral de  $16.94 \pm 0.19$  mm; una longitud interna del tubo floral completo de  $33 \pm 0.52$  mm y una longitud interna del tubo floral sin el nectario de  $23.81 \pm 0.35$  mm (Anexo 1).

*Choeronycteris mexicana* tuvo en promedio  $28.99 \pm 0.17$  mm de longitud de la cabeza,  $17.41 \pm 0.22$  mm de longitud del hocico,  $16.13 \pm 0.27$  mm de alto del rostro y  $20.82 \pm 0.39$  mm de ancho del rostro (Anexo 2).

*Leptonycteris yerbabuenae* tuvo en promedio una longitud de la cabeza de  $26.08 \pm 0.14$  mm, una longitud del hocico de  $14.51 \pm 0.23$  mm, el alto del rostro de  $14.13 \pm 0.41$  mm y un ancho del rostro de  $22.78 \pm 0.35$  mm (Anexo 3). Se encontraron diferencias significativas para todas las medidas del rostro entre especies de murciélagos (Fig. 7). La longitud de la cabeza ( $t_{36} = 8.48$ ,  $P = 0.0001$ ) y del hocico ( $t_{36} = 6.7$ ,  $P = 0.0001$ ), así como el alto del rostro ( $t_{36} = 3.61$ ,  $P = 0.0008$ ), fueron significativamente mayores en *C. mexicana* que en *L. yerbabuenae* (Fig. 7). Por el contrario, el ancho del rostro fue significativamente mayor en *L. yerbabuenae* ( $t_{36} = 2.54$ ,  $P = 0.002$ ; Fig. 7). De esta forma, *C. mexicana* tiene una cabeza y rostro más alargado y delgado que *L. yerbabuenae*, el cual tiene una cabeza más achatada y ancha.

Tamaño. No se encontraron correlaciones significativas entre ninguna de las medidas morfométricas de *C. mexicana* y las variables del tamaño de las flores de *N. tetetzo*

(Tabla 5). En contraste, se encontró una correlación significativa y positiva entre la longitud total de la cabeza de *L. yerbabuena* y la longitud interna del tubo floral de *N. tetetzo* ( $r^2 = 0.737$ ,  $N = 8$ ,  $P = 0.03$ ), así como entre ese mismo carácter del rostro del murciélago y la longitud interna del tubo floral de *N. tetetzo* sin el nectario ( $r^2 = 0.746$ ,  $N = 8$ ,  $P = 0.03$ ; Tabla 5; Figs. 8, 9).

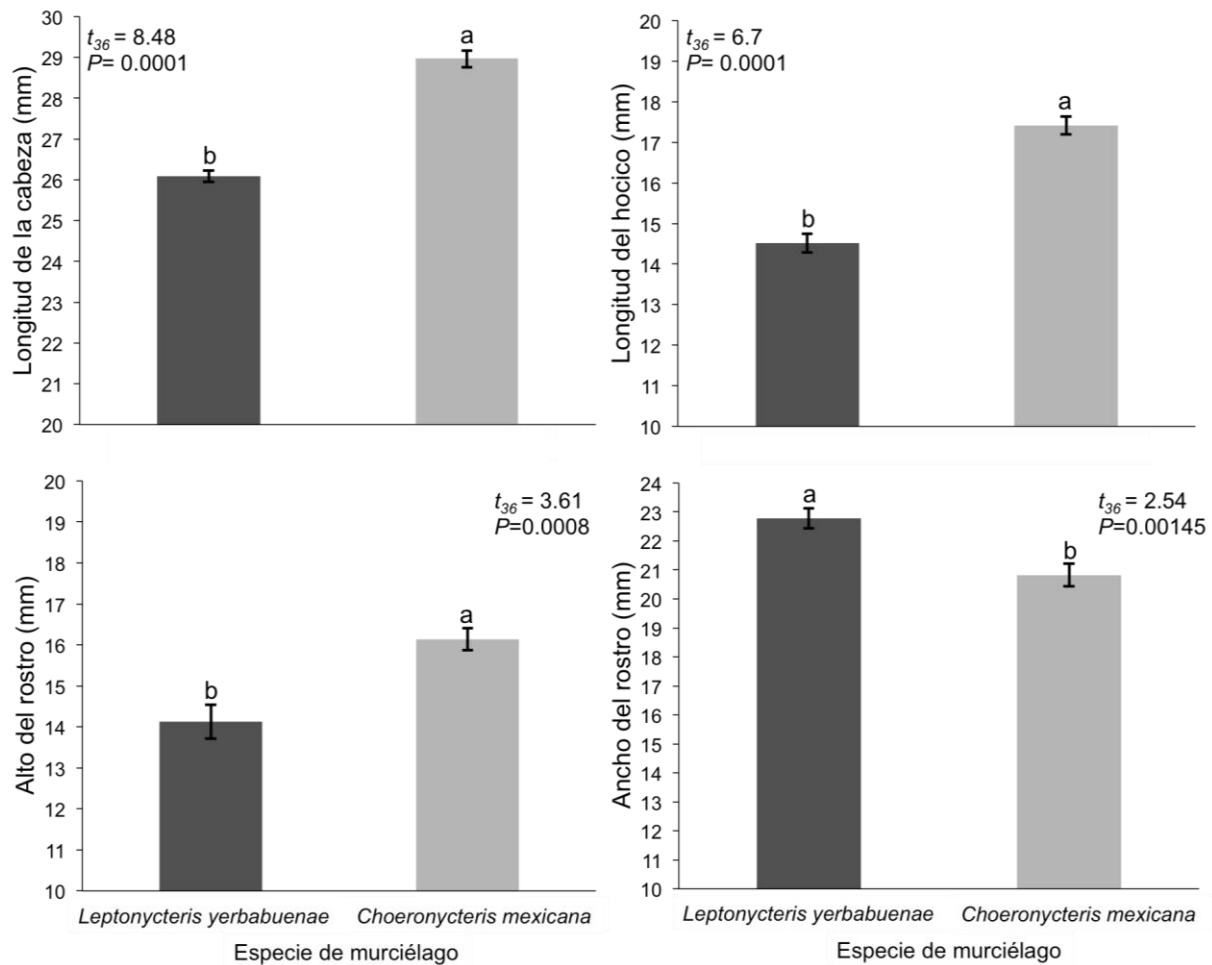


Figura 7. Medidas lineales promedio ( $\pm$  e.e.) de las dos especies de murciélagos nectarívoros *Leptonycteris yerbabuena* y *Choeronycteris mexicana* que visitan las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Tabla 5. Coeficientes de correlación y valores de significancia entre las variables morfométricas de las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* (columnas) y los caracteres del rostro de los murciélagos (renglones). Las correlaciones significativas se muestran en negrita (N = 30 y N = 8 para *C. mexicana* y *L. yerbabuena* respectivamente).

Caracteres del rostro de los murciélagos	Caracteres florales			
	Diámetro		Longitud interna	
	Corola (mm)	Tubo floral (mm)	Tubo floral (mm)	Tubo floral sin nectario (mm)
<i>Choeronycteris mexicana</i>				
Longitud de la cabeza (mm)	$r^2= 0.144$ $P= 0.457$	$r^2= -0.155$ $P= 0.421$	$r^2= 0.172$ $P= 0.371$	$r^2= 0.208$ $P= 0.280$
Longitud del hocico (mm)	$r^2= 0.106$ $P= 0.583$	$r^2= -0.142$ $P= 0.462$	$r^2= 0.025$ $P= 0.896$	$r^2= 0.002$ $P= 0.990$
Alto del rostro (mm)	$r^2= 0.267$ $P= 0.162$	$r^2= -0.064$ $P= 0.742$	$r^2= 0.289$ $P= 0.129$	$r^2= 0.256$ $P= 0.180$
Ancho del rostro (mm)	$r^2= -0.104$ $P= 0.592$	$r^2= -0.164$ $P= 0.395$	$r^2= -0.118$ $P= 0.543$	$r^2= 0.050$ $P= 0.796$
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>				
Longitud de la cabeza (mm)	$r^2= -0.246$ $P= 0.556$	$r^2= 0.278$ $P= 0.505$	<b><math>r^2= 0.737</math></b> <b><math>P= 0.03</math></b>	<b><math>r^2= 0.746</math></b> <b><math>P= 0.03</math></b>
Longitud del hocico (mm)	$r^2= 0.234$ $P= 0.576$	$r^2= -0.200$ $P= 0.635$	$r^2= -0.355$ $P= 0.807$	$r^2= -0.404$ $P= 0.320$
Alto del rostro (mm)	$r^2= 0.231$ $P= 0.583$	$r^2= 0.104$ $P= 0.807$	$r^2= -0.006$ $P= 0.989$	$r^2= -0.142$ $P= 0.737$
Ancho del rostro (mm)	$r^2= -0.121$ $P= 0.775$	$r^2= 0.025$ $P= 0.953$	$r^2= 0.120$ $P= 0.777$	$r^2= 0.167$ $P= 0.694$

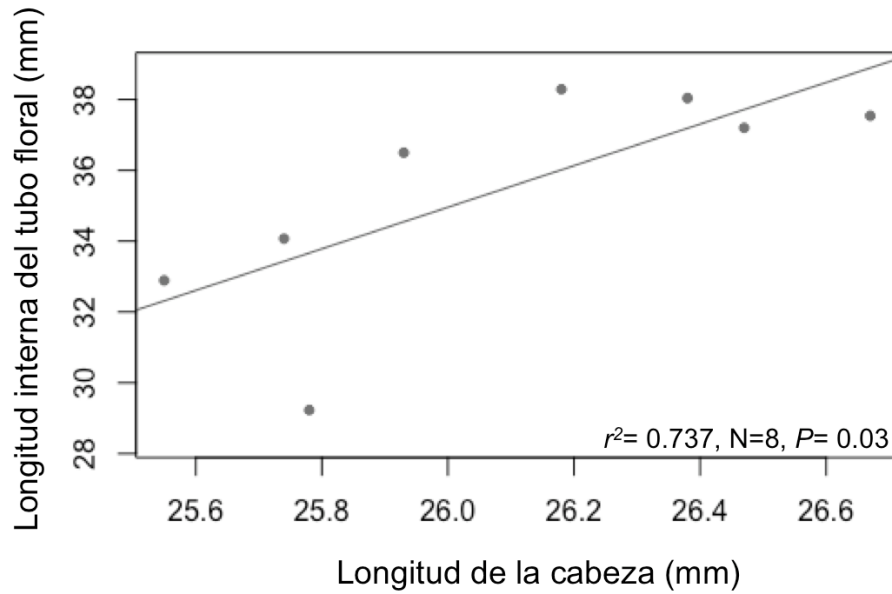


Figura 8. Análisis de correlación entre la longitud total de la cabeza de *Leptonycteris yerbabuena* (Chiroptera) y la longitud del tubo floral de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae).

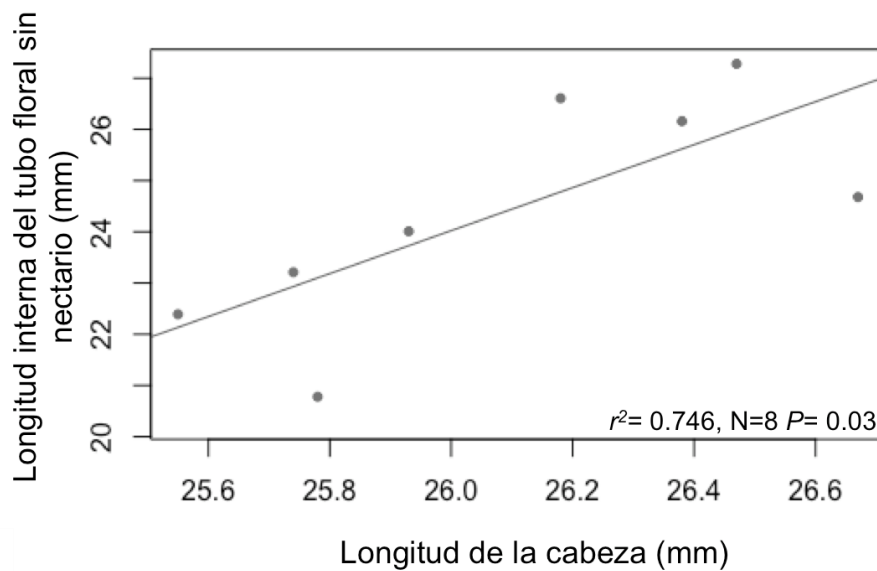


Figura 9. Análisis de correlación entre la longitud total de la cabeza de *Leptonycteris yerbabuena* (Chiroptera) y la longitud del tubo floral sin el nectario de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae).

Forma. El análisis de componentes principales entre los caracteres de la forma de los cráneos de los murciélagos y las flores mostró que el primer eje (PC1) explica el 63.9% de la varianza, mientras que el segundo (PC2) explicó el 23.5% de la variación. La representación gráfica de este análisis (Fig. 10) muestra que no hay un traslape entre las dos especies de murciélagos y las flores, ya que en el espacio bidimensional se observan tres grupos de puntos completamente separados. Asimismo, se observa que ambas especies de murciélagos presentan relativamente poca variación intra-específica (Fig. 10). En contraste, las flores de *N. tetetzo* presentaron relativamente mayor variación en la forma en comparación con los murciélagos (Fig. 10). El análisis gráfico de la forma infiere que el primer componente (PC1) expresa la longitud de los cráneos y la mandíbula superior así como la longitud del tubo floral. Por lo tanto, las flores de *N. tetetzo* presentan tubos florales mucho más alargados que el hocico de ambas especies de murciélagos ya que se encuentran ubicados en la zona positiva de la grafica (Fig. 10). Por su parte, el segundo componente (PC2) indica la variación asociada a la curvatura y el ancho de la cúpula craneal de los murciélagos, así como la curvatura y anchura de la entrada del tubo floral en las flores de *N. tetetzo*. El análisis gráfico muestra que *Leptonycteris yerbabuena* presenta una cúpula craneal mucho más ensanchada y redondeada que *C. mexicana*, la cual presentó cráneos más bien aplanados y delgados. El tubo floral de las flores de *N. tetetzo* presentó una gran variación, mucho mayor a la de los cráneos de ambas especies de murciélagos (Fig. 10).

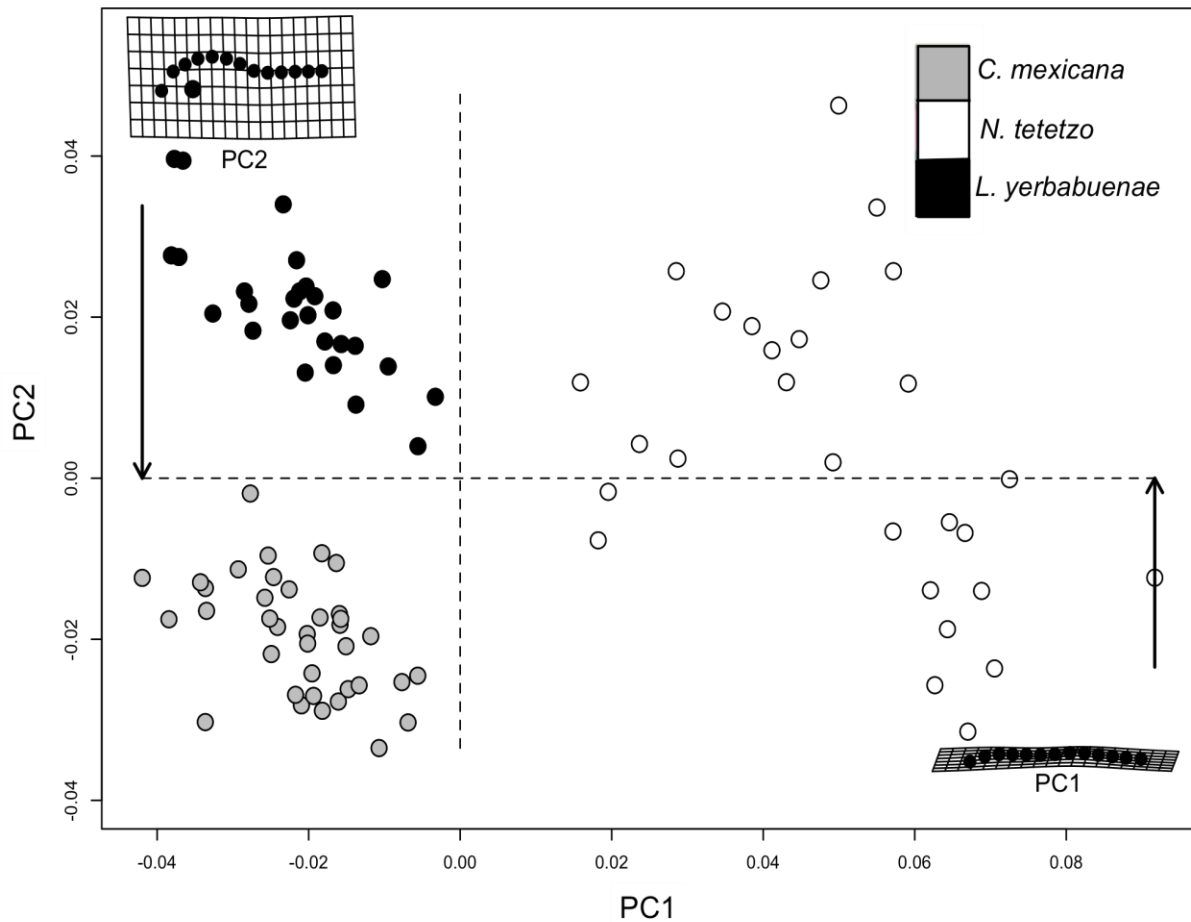


Figura 10. Análisis de componentes principales (PCA) de la forma de las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* y la forma del cráneo de sus visitantes florales *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuena* (Chiroptera). La gradilla superior indica la información que esta aportando el segundo eje y la gradilla inferior corresponde a la del primero.

El análisis de correlación “*a posteriori*” entre los valores del eje 1 de cada especie de murciélago con los valores de ese mismo eje para las flores de *N. tetetzo* no fue significativo para ninguna de las dos especies de murciélagos (*L. yerbabuena*:  $r^2=0.103$ ,  $N=29$ ,  $P=0.602$ ; *C. mexicana*:  $r^2=0.262$ ,  $N=30$ ,  $P=0.18$ ; Fig. 11). Estos análisis confirman que no existe una relación entre la forma lateral del cráneo de las dos especies de murciélagos y las flores de *N. tetetzo*.

El análisis de variación canónica (CVA) mostró que la forma del cráneo de *C. mexicana* no se asemeja a la de los cráneos de *L. yerbabuena*, ni a la forma de las flores de *N. tetetzo* ( $F_{44, 1980} = 114.44$ ,  $P < 0.0001$ ; Fig. 12). En este análisis, la variable canónica 1 (CV1) explicó el 78.56% de la variación. La gradilla de deformación de esta variable mostró que las marcas 1, 4, 5 y 6, correspondientes a la zona superior de la cúpula craneal de los murciélagos y la zona más ancha del tubo floral de las flores, son las que brindan la mayor información acerca de la diferenciación de la forma entre las dos especies de murciélagos y las flores (Fig. 13). Por su parte, la variable canónica 2 (CV2) explicó el 21.44% de la variación. Las marcas 1, 5, 6, 7, 8 y 10, correspondientes a la parte final de la cúpula craneal y la unión de la cúpula con la mandíbula superior de los murciélagos, así como a la zona en que el ancho del tubo floral disminuye (justo por encima de la cámara nectarial), proporcionaron la mayor información acerca de la variación en la forma en ese eje (Fig. 13). Este análisis corroboró los resultados del PCA en cuanto a la forma craneal de las dos especies de murciélagos estudiadas. Esto es, *Leptonycteris yerbabuena* presenta una cúpula craneal más ancha y redondeada que *C. mexicana*, mientras que esta última especie presenta una cúpula craneal más aplanada (Figs. 12, 13).

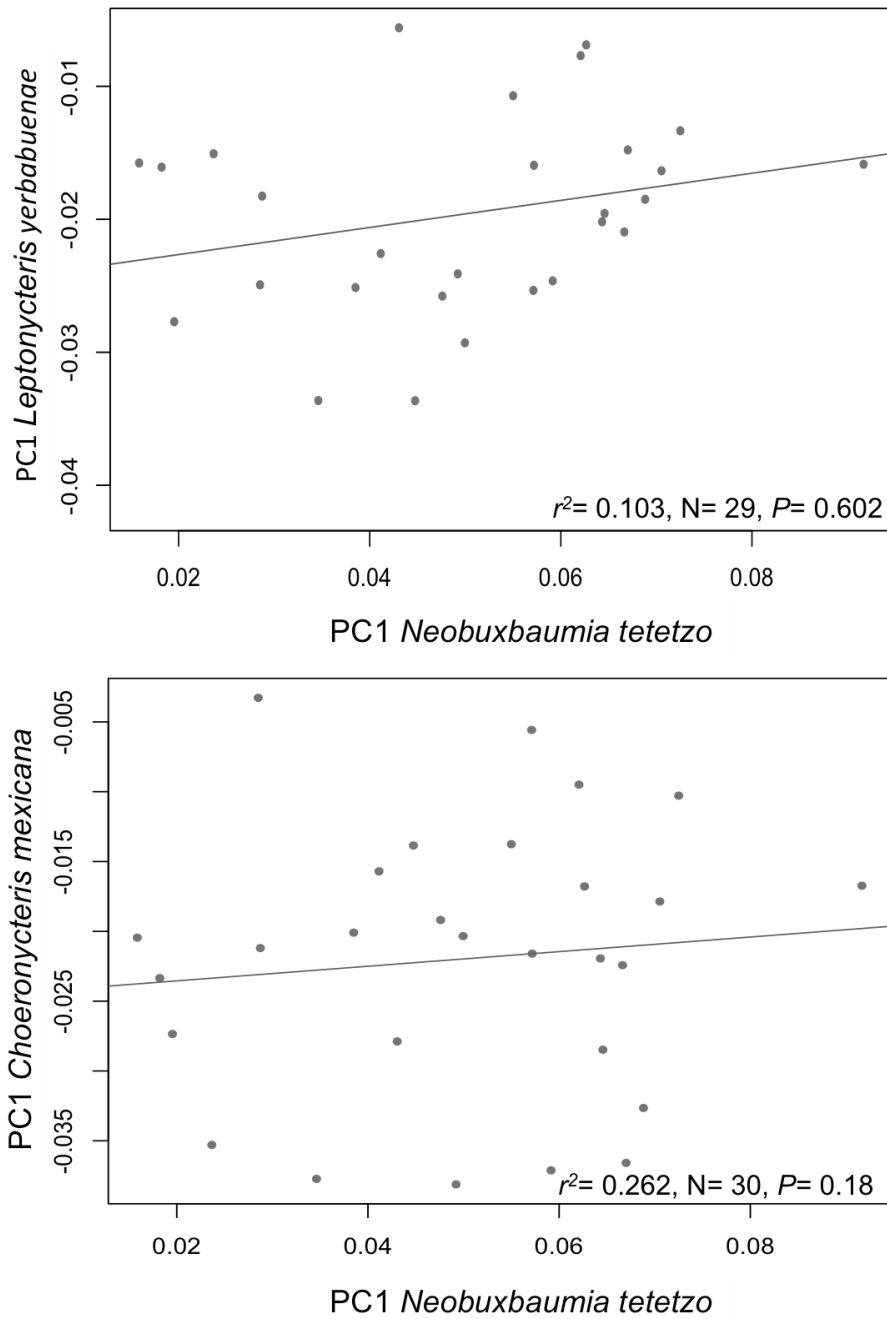


Figura 11. Análisis de correlación entre los valores del primer eje arrojado por el análisis de componentes principales para las flores de *N. tetetzo* y los valores de ese mismo eje para los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris yerbabuena* (a) y *Choeronycteris mexicana* (b).

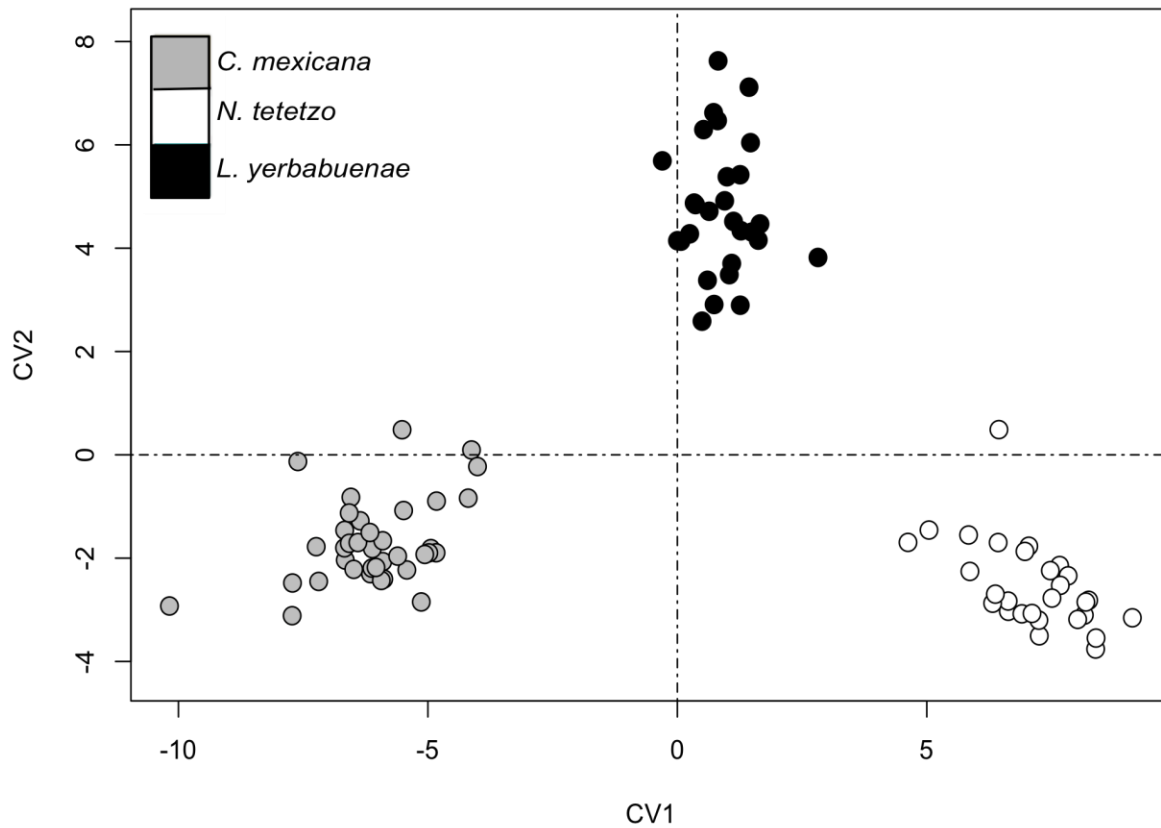


Figura 12. Análisis de variación canónica de la forma craneal de los murciélagos nectarívoros *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuena* y la forma de las flores de la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* ( $F_{44, 1980} = 114.44$ ,  $P < 0.0001$ ).

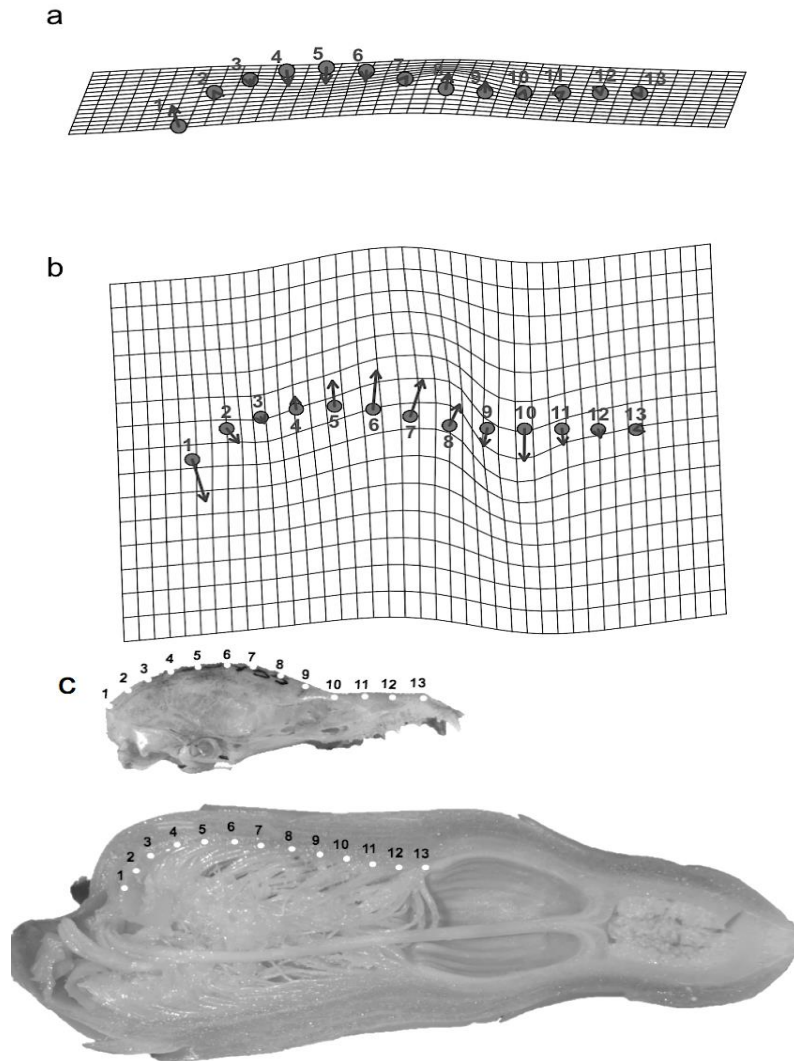


Figura 13. Descripción de las regiones donde se concentra el cambio de la forma en las dos primeras variables canónicas correspondientes al análisis de variación canónica de la forma craneal de dos especies de murciélagos nectarívoros y la forma floral de *Neobuxbaumia tetetzo*. a) Variable canónica 1 (CV1) que corresponde a la zona de la cúpula craneal en los murciélagos y la zona más ancha del tubo floral. b) Variable canónica 2 (CV2) que se refiere a la variación en la zona de unión entre la cúpula craneal y la mandíbula en el caso de los murciélagos, y la zona en que el tubo floral disminuye su tamaño en las flores. Las flechas indican el nivel de deformación en la forma que es causado por esa marca o semimarka en cada estructura analizada. c) Esquema comparativo de las marcas y semi-marcas en los cráneos de los murciélagos y las flores de *N. tetetzo*.

## 7.2. Análisis de cargas polínicas como medida de la eficiencia de la polinización

En promedio, cada individuo de la especie *Choeronycteris mexicana* transportó en su cabeza  $137.92 \pm 0.61$  (0 – 1644) granos de polen de seis morfotipos polínicos distintos además del correspondiente a *N. tetetzo* (Fig. 14a). El número promedio de granos de polen de *N. tetetzo* transportado por cada individuo de *C. mexicana* fue de  $119.3 \pm 0.65$ , con una variación de entre 0 y 1468 granos de polen entre individuos. El porcentaje de ocurrencia (PO) de los granos de polen de *N. tetetzo* en las cargas polínicas de *C. mexicana* fue de  $41.87 \pm 9.53\%$  (Fig. 15). Por su parte, el índice de probabilidad de polinización (PPI) de este murciélago fue de  $0.29 \pm 0.09$  (Tabla 7; Fig. 16).

Por otro lado, cada individuo de *L. yerbabuena* transportó un promedio de  $8,122.57 \pm 0.1$  granos de polen (4,143 - 17,727 por individuo) de tres morfotipos distintos, incluyendo el correspondiente a *N. tetetzo* (Fig. 14b). En promedio, cada individuo de esta especie de murciélago transportó  $6,124.14 \pm 0.1$  granos de polen de *N. tetetzo*, con una variación de entre 0 y 11,957 granos de polen entre cada individuo muestreado. El PO de *N. tetetzo* en las cargas polínicas de *L. yerbabuena* fue de  $78.29 \pm 13.67\%$ . El PPI de esta especie de murciélago fue de  $0.67 \pm 0.14$  (Tabla 7; Figs. 15, 16).

Se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de granos de polen de *N. tetetzo* transportado por cada especie de murciélago ( $U= 15$ ,  $z= -2.395$ ,  $P=0.001$ ; Fig. 15). *Leptonycteris yerbabuena* transportó significativamente 59.4 veces más granos de polen que *Choeronycteris mexicana*.

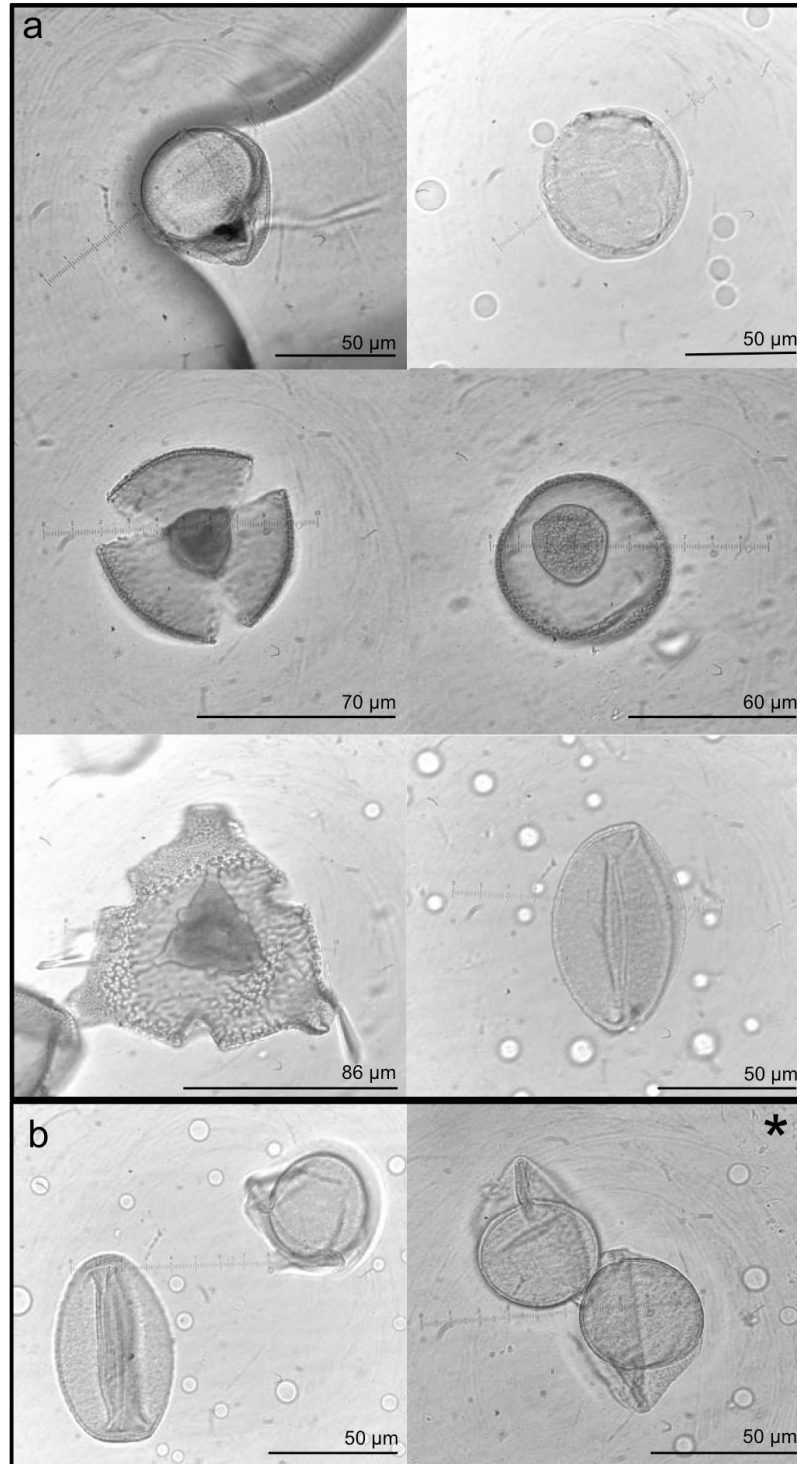


Figura 14. Diversidad de morfotipos polínicos encontrados en las cargas polínicas de a) *Choeronycteris mexicana*, y b) *Leptonycteris yerbabuena*. \*= granos de polen correspondientes a *Neobuxbaumia tetetzo*.

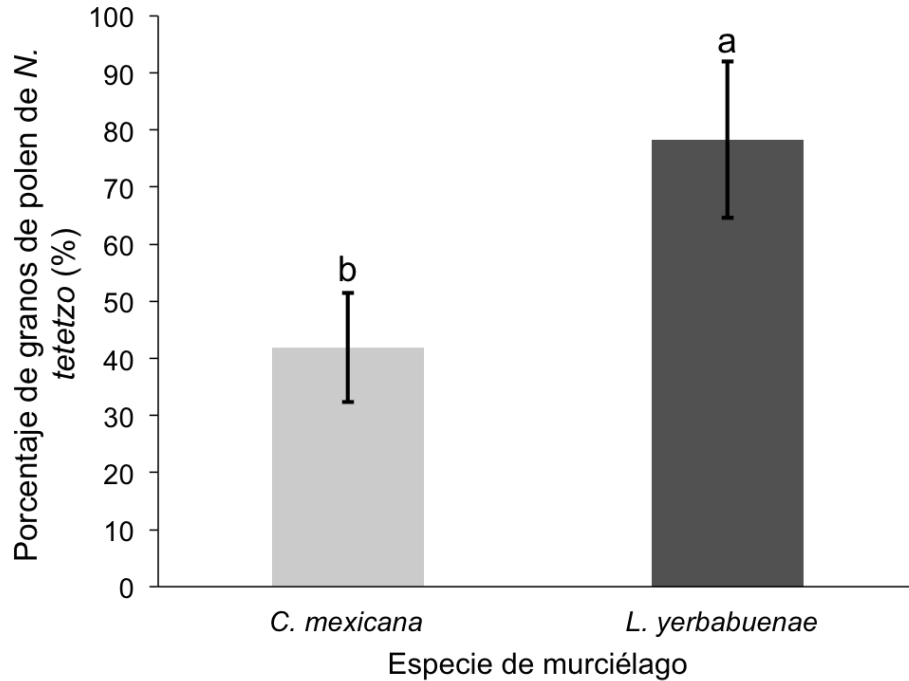


Figura 15. Porcentaje de ocurrencia (PO) promedio ( $\pm$  e.e.) de granos de polen de *Neobuxbaumia tetetzo* cuantificado en las cargas polínicas de los murciélagos nectarívoros *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuena*.

Tabla 7. Índice de probabilidad de polinización (PPI) de las dos especies de murciélagos nectarívoros que visitan las flores de *Neobuxbaumia tetetzo*. PCP= proporción de granos de polen de *N. tetetzo* en la muestra, PBP= proporción de individuos de cada especie de murciélago que llevaba polen de *N. tetetzo*.

<b>Especie</b>	<b>PCP</b>	<b>PBP</b>	<b>PPI</b>
<i>Choeronycteris mexicana</i>	0.42	0.69	0.29 $\pm$ 0.09
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	0.78	0.86	0.67 $\pm$ 0.14

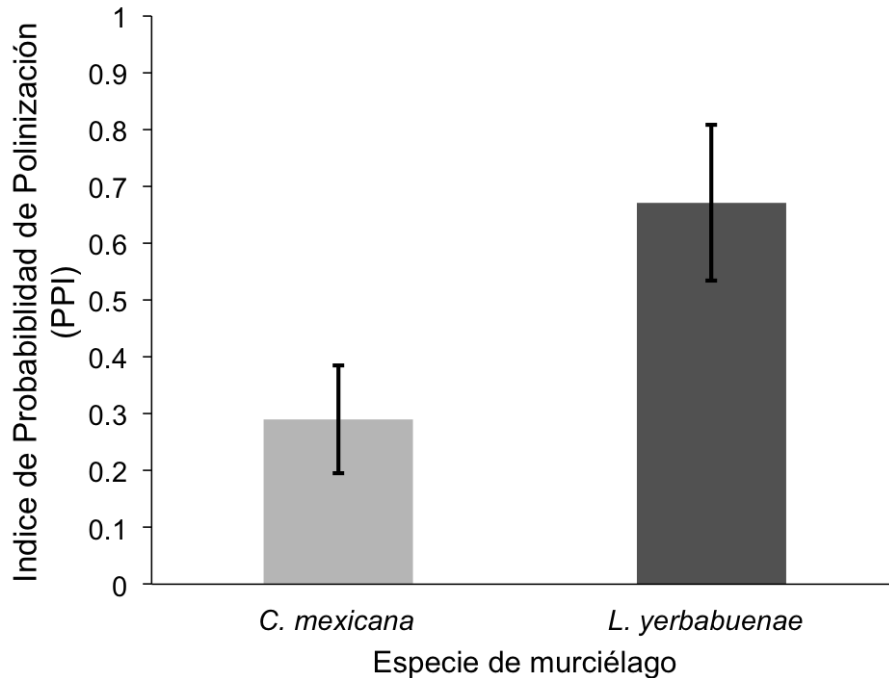


Figura 16. Índice de Probabilidad de Polinización (PPI  $\pm$  e.e.) de las especies de murciélagos nectarívoros *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuenae* que visitan las flores de *Neobuxbaumia tetetzo*.

## 8. Discusión

### 8.1. Estimación de la eficiencia de polinización a partir de análisis morfométricos

8.1.1. Caracteres florales y craneales.- De las medidas lineales de las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* obtenidas en este estudio, sólo el diámetro de la corola había sido reportado previamente para esta especie, con un tamaño de 21.6 mm  $\pm$  1 d.e. 3.2 mm (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). En el presente estudio el diámetro de la corola midió 26.85  $\pm$  0.24 mm en promedio, esto es, ligeramente mayor al reportado previamente. Las diferencias en el diámetro de la corola de *N. tetetzo* reportadas en este estudio y el de Valiente-Banuet *et al.* (1996), pueden atribuirse, al tamaño de los individuos de los que fueron recolectadas las flores medidas en cada estudio ya que se ha demostrado que cactáceas columnares de la misma especie los individuos de menor tamaño producen menos flores (Johnson, 1992). Otra posible explicación podría ser el momento en que fueron colectadas las flores, ya que debido a que estas flores son asincrónicas,

es decir, que no florecen todas al mismo tiempo, podría existir un caso de variación intra-individual en el tamaño de las mismas causada por una asignación diferencial de recursos entre las estructuras reproductivas producidas (Aguilar-García *et al.*, 2018). De esta forma, las estructuras reproductivas que se desarrollan primero pueden obtener una mayor cantidad de recursos que aquellas producidas tardíamente (Torres-Roche, 2017). La existencia de variación intra-individual ha sido demostrada en algunas especies de cactáceas columnares (Figuroa-Castro y Valverde, 2011; Aguilar-García *et al.*, 2018) por lo que no sería sorprendente que algo similar pudiera estar ocurriendo en *N. tetetzo*.

En conjunto, todas las variables morfométricas medidas sugieren que las flores de *N. tetetzo* son pequeñas en comparación con las de otras cactáceas columnares. Por ejemplo, las flores de *Trichocereus pasacana* miden alrededor de 80 mm de longitud interna (de Viana *et al.*, 2001), mientras que las de *Carnegiea gigantea* y *Pachycereus pringlei* tienen una longitud total mayor a 100 mm (Flemming *et al.*, 1996). Las diferencias en el tamaño de las flores entre especies es importante ya que puede limitar el acceso a las recompensas por parte de los polinizadores (Armbruster y Muchhala, 2009). De esta manera, el tamaño de las flores puede fungir como un filtro que determina qué grupos de organismos pueden visitar las flores y acceder a las recompensas y cuáles no, favoreciendo el acceso a las recompensas a aquellos que realizan adecuadamente la polinización (Armbruster y Muchhala, 2009).

De manera similar, sólo la longitud total de la cabeza de los cráneos de los murciélagos había sido reportada con anterioridad (Cole y Wilson, 2006; Gómez-Nísino, 2006). La longitud total de la cabeza de ambas especies de murciélagos estimada en el presente estudio (*C. mexicana*:  $28.99 \pm 0.17$  mm; *L. yerbabuena*:  $26.08 \pm 0.14$  mm) coincide con los reportes previos (29.2 – 30.4 mm y 26.88 mm, respectivamente; Cole y Wilson, 2006; Gómez-Nísino, 2006). La constancia de estos valores entre estudios refleja la importancia de este carácter para la identificación de las especies (Van Cakenberghe *et al.*, 2002). Sin embargo, el resto de las medidas del cráneo de los murciélagos (longitud del hocico y ancho y alto del rostro) no habían sido reportadas previamente, por lo que éste es el primer trabajo en el que se reportan.

Por otro lado, los resultados mostraron que todas las medidas eran diferentes entre las dos especies de murciélagos. Esto demuestra la importancia de la morfología para la diferenciación taxonómica entre especies de murciélagos (Van Cakenberghe *et al.*, 2002). De acuerdo con las medidas del rostro de cada especie, *C. mexicana* es un murciélago con la cabeza y el hocico más alargados y con rostro delgado; mientras que *L. yerbabuena* presenta un rostro más ensanchado y la cabeza y el hocico menos alargados. Ecológicamente, la forma del hocico de *C. mexicana* puede representarle una ventaja para la obtención de néctar, ya que al tener un rostro delgado y alargado, se ve menos limitado por la longitud de las flores para forrajear por néctar. Estudios previos han sugerido que flores con tubos largos impiden el acceso a la recompensa a murciélagos con hocicos cortos, a la vez que sólo permiten el acceso a aquéllos que posean un hocico alargado, los cuales pueden incluso obtener el néctar sin insertar la cabeza dentro de la flor (Nicolay, 2001). Al mantener la cabeza fuera de la corola disminuye el riesgo de que estos murciélagos sean depredados, pues pueden mantenerse alerta mientras forrajean (Nicolay y Winter, 2006). Sin embargo, el rostro alargado también puede representar una desventaja para los murciélagos que lo poseen, pues limita su dieta a la obtención de alimentos líquidos, aún cuando en su hábitat haya otros recursos alimenticios como frutas o insectos (Herrera, 2001). Por lo tanto, murciélagos con el hocico alargado tienen una mayor dependencia de los recursos florales, por lo que para cubrir sus requerimientos energéticos deberán alimentarse de una mayor cantidad de flores (Tschapka, 2004).

8.1.2. Análisis morfométricos y eficiencia de la polinización.- Las medidas de las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* y de las dos especies de murciélagos fueron utilizadas para evaluar su eficiencia como polinizadores a partir de análisis morfométricos tradicionales (*i.e.*, basados en medidas lineales; Bookstein, 1996). Este tipo de análisis se han utilizado ampliamente para corroborar la existencia de asociaciones morfométricas entre las flores y el aparato bucal de sus polinizadores (Miller, 1981; Nilsson, 1985, Nilsson *et al.*, 1987; Patt *et al.*, 1989; Herrera, 1993; Singer y Coccuci, 1997; Wasserthal, 1997; Büchert-Lindberg y Mogens-Olsen, 2001; Moré *et al.*, 2007, 2012;

Schueller, 2007; Hernández-Hernández, 2011; Boberg *et al.*, 2013; Maglianesi *et al.*, 2014).

Los resultados del presente estudio mostraron que no existe una asociación entre los caracteres del rostro de *Choeronycteris mexicana* y las flores de *N. tetetzo*. Esto sugiere que *C. mexicana* no tiene una relación especializada con *N. tetetzo* y que probablemente sea un polinizador generalista. En un trabajo realizado en la misma localidad de estudio se demostró que *C. mexicana* visita 14 especies vegetales (Ibarra-López, 2012). Además, *Choeronycteris mexicana* es un murciélago con amplia distribución en el país y presenta hábitos migratorios (Koopman, 1981; Valiente-Banuet, 2002; Solari, 2018), lo que sugiere que su dieta es más bien flexible, y que probablemente se alimente de una variedad mayor de especies vegetales, dependiendo de su disponibilidad en cada localidad a lo largo de su ruta migratoria.

En contraste, los resultados mostraron una relación significativa entre la longitud total de la cabeza de *L. yerbabuenae* y la longitud interna del tubo floral con y sin el nectario de *N. tetetzo*. Estos resultados sugieren que *L. yerbabuenae* mantiene una estrecha relación con esta cactácea columnar. En este sentido, es posible que *L. yerbabuenae* funja como polinizador de *N. tetetzo*. Esto implicaría que el murciélago lleve a cabo la remoción y deposición de polen de manera efectiva, impactando así de manera positiva en el éxito reproductivo de la planta (Patt *et al.*, 1989; Chang-Qiu y Hang, 2018). Al mismo tiempo, el polinizador forrajeará y extraerá el néctar de las flores de manera exitosa (González-Terrazas *et al.*, 2012).

Por otro lado, la lengua de los murciélagos es un carácter que se ha empleado para el establecimiento de la correspondencia morfológica especializada entre murciélagos y las flores que visitan (Muchhala, 2007; Muchhala y Thomson, 2009). La longitud de la lengua es un indicador importante del grado de especialización de los murciélagos que se alimentan de néctar, ya que determina la diversidad de recursos alimenticios a los que los murciélagos pueden acceder (Nicolay, 2001). Así, murciélagos con lenguas de mayor longitud podrán acceder a las recompensas ofrecidas por flores con corolas tanto cortas como largas; mientras que murciélagos con lengua corta solo podrán acceder a flores con corolas cortas (González-Terrazas *et al.*, 2012).

En el presente estudio no se midió la longitud de la lengua de los murciélagos estudiados, pues para obtenerla se hubiese tenido que sacrificar o anestesiarse a los organismos con el riesgo que esto podría ocasionarles (Cruz-Silva J. A., comunicación personal). Sin embargo, se ha reportado que la longitud de la lengua se relaciona positivamente con la longitud del rostro del murciélago (Nicolay, 2001; Winter y von Helversen, 2003). Esto sugiere que la longitud del rostro es una buena medida a emplear en este tipo de análisis en lugar de sacrificar a los murciélagos para obtener la longitud de la lengua y que la relación encontrada entre la longitud de la cabeza de *L. yerbabuena* y el tubo floral de *N. tetetzo* podría reflejar la efectividad del forrajeo de esta especie, lo que podría conllevar a ser considerado de gran importancia para la polinización de esta cactácea.

Por otro lado, este es el primer trabajo en el cual se utiliza la morfometría geométrica como una herramienta para establecer la existencia de una correspondencia morfológica entre las flores y sus polinizadores. El único estudio en el que se ha empleado este tipo de análisis es el de Sánchez-Villegas (2016). Sin embargo, dicha autora no utilizó la morfometría geométrica para evaluar la correspondencia morfológica entre flores y polinizadores, sino para determinar la importancia de la forma de la corola en la producción de semillas y en la manipulación de la flor por parte de los polinizadores.

En el presente estudio, los análisis de morfometría geométrica mostraron que no había una asociación entre las flores de *N. tetetzo* y los rostros de los murciélagos que las visitan. Esta falta de correspondencia morfológica podría explicarse de dos formas. En primer lugar, en el presente estudio se utilizaron cráneos y no rostros de las dos especies de murciélagos. El empleo de cráneos, omite otros componentes del rostro del murciélago como musculatura, piel y pelo. Aunque los cambios asociados al rostro por la presencia de musculatura y piel no han sido evaluados en murciélagos nectarívoros; en especies frugívoras se ha encontrado que en conjunto, el tamaño del cráneo, de las masas musculares, y la longitud de las fibras musculares influyen en el tipo de alimento que pueden consumir los murciélagos (Dumont y Herrel, 2003). Si en el presente estudio se hubiesen empleado rostros en lugar de cráneos para realizar los análisis de correspondencia morfológica, es probable que se hubiese encontrado una

correspondencia significativa entre la forma del rostro y la de las flores de *N. tetetzo*. Sin embargo, el movimiento de los murciélagos al manipularlos tras su captura en las redes de niebla, dificulta la toma de fotografías que puedan emplearse para llevar a cabo los análisis de morfometría geométrica. Las fotografías para llevar a cabo dichos análisis deben tomarse a la misma distancia y en el mismo ángulo para todos los organismos, así como mantener a los organismos en la misma posición y empleando la misma escala (Gutiérrez, 2015; González-Marín *et al.*, 2016).

Por su parte, la gran variación detectada en la forma de las flores de *N. tetetzo* (ver Fig. 10) podría explicar la falta de correspondencia entre flores y murciélagos detectada en el análisis de morfometría geométrica. Dicha variación en los caracteres florales de *N. tetetzo* puede atribuirse a que sus flores son visitadas de forma compartida por al menos las dos especies de murciélagos estudiadas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). De esta forma, la forma de las flores de *N. tetetzo* puede estar siendo determinada, al menos parcialmente, por las características morfológicas de los rostros de ambas especies de murciélagos, las cuales, al ser distintas (*C. mexicana* tiene la cabeza y el hocico alargados y el rostro delgado, mientras que *L. yerbabuena* presenta un rostro más ensanchado y la cabeza y el hocico más cortos), probablemente influyen de manera opuesta sobre la forma de las flores, ejerciendo una selección difusa sobre ellas. Como lo encontrado para la orquídea *Platanthera chlorantha*, cuyas flores son visitadas por 28 especies de lepidópteros nocturnos con diferentes longitud de la probóscide (Nilsson, 1978). Esto podría explicar la falta de correspondencia morfológica entre las flores de *N. tetetzo* y los rostros de los murciélagos.

Por otro lado, los resultados del presente estudio generan conclusiones opuestas. Por una parte, el análisis de morfometría tradicional indica que sí existe cierta correspondencia entre los caracteres lineales del rostro de *L. yerbabuena* y las flores de *N. tetetzo*; mientras que el análisis de morfometría geométrica sugiere que no existe ninguna correspondencia entre las flores y los cráneos de ambas especies de murciélagos. Es posible que la eficiencia de polinización de un organismo dado no esté tan fuertemente determinada por la correspondencia entre la forma de las flores y la de su rostro, como por la correspondencia lineal entre el aparato bucal del polinizador y el tubo floral. Diversos estudios han demostrado la importancia de la correspondencia

lineal entre ambas estructuras (Inouye, 1980; Miller, 1981; Nilsson, 1985, Nilsson *et al.* 1987; Galen y Stanton, 1989; Patt *et al.*, 1989; Suzuki, 1992; Herrera, 1993; Singer y Coccuci, 1997; Wasserthal, 1997; Büchert-Lindberg y Mogens-Olsen, 2001; Moré *et al.*, 2007, 2012; Pauw *et al.*, 2008; Muchhala y Thomson, 2009; Hernández-Hernández, 2011; Boberg *et al.*, 2013; Maglianesi *et al.*, 2014). Por ejemplo, Kaczorowski *et al.* (2012) encontraron que flores con corolas más anchas tenían una mayor frecuencia de visitas de los esfíngidos de la especie *Manduca sexta* (Lepidoptera), lo que respalda la idea de que la correspondencia en tamaño es más importante que la forma.

De manera similar, otros estudios han reportado la existencia de relaciones morfométricas lineales estrechas entre la longitud de la corola y la longitud de la probóscide en esfíngidos (Miller, 1981; Nilsson, 1985, 1988; Nilsson *et al.* 1987; Patt *et al.*, 1989; Herrera, 1993; Singer y Coccuci, 1997; Wasserthal, 1997; Moré *et al.*, 2007, 2012; Boberg *et al.*, 2013), la longitud, el ancho y la curvatura del pico en colibríes (Büchert-Lindberg y Mogens-Olsen, 2001; Schueller, 2007; Hernández-Hernández, 2011; Maglianesi *et al.*, 2014) y la longitud de la lengua en murciélagos (Muchhala, 2007; Muchhala y Thomson, 2009). Además, se ha reportado que la correspondencia lineal entre las flores y sus polinizadores tiene un impacto positivo en aspectos reproductivos de la planta, como el *seed-set* y la cantidad de polen depositado en el estigma (Inouye, 1980; Galen y Stanton, 1989; Suzuki, 1992; Pauw *et al.*, 2008). Por lo tanto, se puede afirmar que la correspondencia lineal entre el rostro y/o la cabeza de los polinizadores y el tubo floral de las especies vegetales que visitan es un buen indicador de su eficiencia como polinizadores de una especie vegetal dada, tal y como ha sido demostrado en diversos estudios (Miller, 1981; Nilsson, 1985, 1988; Nilsson *et al.* 1987; Patt *et al.*, 1989; Herrera, 1993; Singer y Coccuci, 1997; Wasserthal, 1997; Borgella *et al.*, 2001; Büchert-Lindberg y Mogens-Olsen, 2001; Moré *et al.*, 2007, 2012; Schueller, 2007; Hernández-Hernández, 2011; Boberg *et al.*, 2013; Maglianesi *et al.*, 2014).

## 8.2. Cargas polínicas como medida de la eficiencia de la polinización

El análisis de las cargas polínicas transportadas por diferentes grupos de polinizadores ha permitido establecer la importancia de distintas especies vegetales como recurso alimenticio para ellos (Barth *et al.*, 2009; Howlett *et al.*, 2011). Además, a través de este tipo de análisis se ha podido demostrar qué grupo de animales funge como polinizador efectivo de una especie de planta en particular (Howlett *et al.*, 2011). La mayoría de estos análisis se han utilizado en estudios con abejas (Yeboah-Gyan y Woodell, 1987; Hidalgo *et al.*, 1990; Ramalho *et al.*, 1994; Aguilar-Sierra y Smith-Pardo, 2009; Kobayashi-Kidokoro y Higashi, 2010; Moisan-Deserres *et al.*, 2014; Miller *et al.*, 2015; Wiesenborn, 2015; Delmas *et al.*, 2016; Fisogni *et al.*, 2018) y, en mucho menor medida, con colibríes (Borgella *et al.*, 2001; Büchert-Lindberg y Mogens-Olensen, 2001; Ramírez-Burbano *et al.*, 2018) y murciélagos (Eguiarte *et al.*, 1987; Mora-Beltrán y López-Arévalo, 2018; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019).

En el presente estudio, la cuantificación de los granos de polen de *N. tetetzo* presentes en las cargas polínicas transportadas por cada especie de murciélago permitió estimar un porcentaje de ocurrencia (PO) y un índice de probabilidad de polinización (PPI) muy distinto entre ambas especies. *Choeronycteris mexicana* tuvo un PO de  $41.87 \pm 9.53\%$  y un PPI de  $0.29 \pm 0.09$ ; mientras que *L. yerbabuena* tuvo valores de PO y PPI de  $78.29 \pm 13.67\%$  y  $0.67 \pm 0.14$ , respectivamente. El valor de PO obtenido para *C. mexicana* indica que *N. tetetzo* no es el recurso floral más importante para ese murciélago en la localidad de estudio, pudiendo considerarlo como un polinizador generalista. Esto se corrobora con la presencia de otros seis morfo-tipos polínicos encontrados en sus cargas polínicas. Además, Ibarra-López (2012) encontró que esta especie de murciélago nectarívoro visita 14 especies vegetales de las familias Agavaceae, Bombacaceae y Cactaceae dentro del Valle de Tehuacán, lo que confirma su naturaleza generalista.

En contraste, el PO obtenido para *L. yerbabuena*, sugiere que las flores de *N. tetetzo* sí representan un recurso importante para esa especie de murciélago. De hecho, los valores de PO y PPI obtenidos para *L. yerbabuena* sugieren que es un visitador floral de *N. tetetzo* con una alta constancia floral; es decir que su alimentación está restringida a unas pocas especies de plantas, incluso cuando hay otros recursos

disponibles (Waser, 1986). Estudios con otros grupos de polinizadores mencionan que aquellos visitantes florales con un porcentaje de ocurrencia superior a 70% presentan una fuerte constancia floral (Yeboah-Gyan y Woodell, 1987; Ramalho *et al.*, 1994; Aguilar-Sierra y Smith-Pardo, 2009; Moisan-Deserres *et al.*, 2014; Wiesenborn, 2015; Delmas *et al.*, 2016), lo que coincide con lo encontrado en este trabajo para *L. yerbabuena*.

El alto grado de constancia floral detectado en *L. yerbabuena* podría atribuirse a la morfología de su rostro, ya que es un murciélago que presenta un hocico y cabeza cortos y el rostro ensanchado. Estas características representan una limitación para que *L. yerbabuena* se alimente de una mayor gama de recursos florales, tal y como se refleja en la baja diversidad de morfotipos polínicos y los valores de PO y PPI obtenidos en este estudio. Además, se ha reportado que algunas poblaciones de esta especie de murciélago residen en la Reserva durante todo el año, alimentándose de los recursos disponibles (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Rojas-Martínez *et al.* 1999; Rojas-Martínez, 2001). De esta manera, es altamente probable que las visitas de *L. yerbabuena* a las flores de *N. tetetzo* tengan un efecto benéfico sobre la planta, ya que la alta constancia floral del murciélago garantiza que la mayoría del polen depositado sobre los estigmas de *N. tetetzo* será conoespecífico, disminuyendo las probabilidades de que el estigma se bloquee con granos de polen que no correspondan a esa especie vegetal (Gegeer y Laverty, 2005).

De esta forma, los resultados del análisis de las cargas polínicas sugieren que *Leptonycteris yerbabuena* es un polinizador efectivo de *N. tetetzo*, mientras que *C. mexicana* es un polinizador deficiente para esa especie vegetal. Resultados similares han sido reportados en otros estudios. Por ejemplo, se ha encontrado que aunque las flores de *Pseudalcantarea viridiflora* (Bromeliaceae) son visitadas por dos especies de murciélagos, sólo una de ellas la poliniza efectivamente, ya que el 75% de sus cargas polínicas está compuesto de polen de la bromelia estudiada (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019).

### 8.3. Polinizador efectivo de *Neobuxbaumia tetetzo*

Las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* presentan características asociadas al síndrome de quiropterofilia o polinización por murciélagos. Entre ellas se puede mencionar la corola de color blanco-crema, la antesis nocturna, producción de un olor a fermentos frutales y de flores de gran tamaño y resistencia, entre otros (Faegri y van der Pijl, 1979; Bravo-Hollis, 1991). Del mismo modo, otras especies de cactáceas columnares con características florales similares a *N. tetetzo* también presentan síndrome de polinización quiropterofílica (Tabla 1; Petit, 1995; Fleming *et al.*, 1996, 2001; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, b, 2004; Cortés-Díaz, 1997; Locatelli *et al.*, 1997; Nassar *et al.*, 1997; Casas *et al.*, 1999; Méndez *et al.*, 2004; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005, 2007; Arias-Cóyotl *et al.*, 2006; Dar *et al.*, 2006; Barrios, 2011; Martins *et al.*, 2016). En el caso particular de *N. tetetzo*, se ha sugerido que los murciélagos nectarívoros *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuenae* son sus polinizadores efectivos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Sin embargo, en ningún trabajo sobre biología reproductiva de cactáceas columnares se ha evaluado la efectividad como polinizadores de cada una de las especies que visitan sus flores, sino solo se ha evaluado la eficiencia de polinización a nivel de gremio.

En el presente estudio, los resultados obtenidos con la morfometría tradicional, así como la estimación del PO y el PPI de cada especie de murciélago indicaron que *Choeronycteris mexicana* es un polinizador generalista y que *Leptonycteris yerbabuenae* es el polinizador efectivo de *Neobuxbaumia tetetzo*. El uso de dos índices determinados a partir de las cargas polínicas junto con los análisis de correspondencias morfométricas permiten obtener resultados más robustos respecto a la eficiencia de polinización de un organismo, sobre todo considerando que la eficiencia de un polinizador es el resultado de un proceso multifactorial (Ne'eman *et al.*, 1999) que no puede ser demostrado por una única medida.

De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente estudio, se puede decir que *C. mexicana* es un polinizador generalista. Características morfológicas como cabeza y hocico alargados le permiten visitar y alimentarse de una amplia gama de flores. De manera similar, González-Terrazas *et al.* (2012) encontraron que la especie de murciélago *Musonycteris harrisoni*, caracterizada por tener un hocico muy alargado,

visitaba las flores de por lo menos 14 especies de plantas. Además, *Choeronycteris mexicana* al ser una especie con hábitos migratorios (Valiente-Banuet, 2002), no puede restringir su dieta a una o unas cuantas especies vegetales, por lo que probablemente emplea una gran diversidad de recursos alimenticios de acuerdo con su disponibilidad en los sitios por los que atraviesa en su ruta migratoria (Arizaga *et al.*, 2000; Ibarra-López, 2012; Cajas-Castillo *et al.*, 2015), lo que confirma su naturaleza generalista. Dada la poca constancia floral de *C. mexicana*, es posible que sus visitas a las flores de *N. tetetzo* representen un desperdicio de polen para esta cactácea, ya que es altamente probable que el polen que transporta no será depositado en estigmas conespecíficos, por lo que no realiza la polinización de manera exitosa (Ne'eman *et al.*, 2010). Consecuentemente, las visitas de *C. mexicana* podrían afectar negativamente el éxito reproductivo de *N. tetetzo* a través de la deposición de polen heteroespecífico en el estigma.

En contraste, la correspondencia morfológica entre *Leptonycteris yerbabuenae* y *Neobuxbaumia tetetzo*, así como los valores de PO y PPI obtenidos para esta especie de murciélago, sugieren la existencia de una relación estrecha entre ambas especies. Esto se refleja en la alta constancia floral inferida para *L. yerbabuenae*, quien probablemente visite las flores de *N. tetetzo* por ser de fácil acceso dada la morfología de su rostro (*i.e.* rostro ancho y cabeza y hocico más cortos que *C. mexicana*). La alta constancia floral y el alto número de granos de polen de *N. tetetzo* transportados por *L. yerbabuenae* aseguran que en cada visita se deposite una gran cantidad de granos de polen conespecífico en el estigma de las flores. Aunque en el presente estudio *L. yerbabuenae* parece ser un polinizador efectivo de *N. tetetzo*, en otros estudios se ha reportado como un polinizador poco efectivo. Por ejemplo, en un estudio realizado con la cactácea columnar *Pachycereus pringlei*, a partir de la frecuencia de visitas y la cantidad de polen depositado en el estigma, Frick *et al.* (2013) encontraron que el murciélago insectívoro *Antrozous pallidus* (Chiroptera) era un mejor polinizador que *L. yerbabuenae*.

Por último, cabe resaltar la importancia ecológica de *L. yerbabuenae* en los ecosistemas en que habita. Por un lado, ha sido reportado como un polinizador efectivo de distintas especies de cactáceas columnares, tanto a nivel de gremio como en

conjunto con otros organismos (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, b, 2004; Cortés-Díaz, 1997; Nassar *et al.*, 1997; Casas *et al.*, 1999; Sahley, 2001; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005, 2007; Arias-Cóyotl *et al.*, 2006; Dar *et al.*, 2006; Munguía-Rosas *et al.*, 2009; este estudio). Además, en trabajos recientes se ha encontrado que, a pesar de estar especializado para alimentarse de néctar, es el dispersor de semillas más efectivo de las especies de cactáceas columnares *Pachycereus weberi*, *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. tetetzo* (Godínez-Álvarez *et al.*, 2002; Castillo-Landero y Valiente-Banuet, 2019; Sánchez-Ortiz y Valiente-Banuet, 2019). Por ello, es posible considerar a *Leptonycteris yerbabuenae* como un mutualista clave para la reproducción y dispersión de cactáceas columnares; por lo que es imprescindible garantizar el mantenimiento de sus poblaciones naturales en los ecosistemas en que habita.

## 9. Conclusiones

Los análisis de correspondencia morfológica entre los caracteres del rostro de *Choeronycteris mexicana* y los caracteres florales de *N. tetetzo* mostraron que no existe ninguna asociación, tanto empleando caracteres lineales como de forma. El porcentaje de ocurrencia (PO) de este murciélago fue relativamente bajo, por lo que *N. tetetzo* no es un recurso floral importante para *C. mexicana*. El bajo valor del índice de probabilidad de polinización (PPI) indica que *C. mexicana* actúa como polinizador deficiente para esta cactácea columnar. Por lo tanto, se concluye que *Choeronycteris mexicana* es un polinizador generalista, con poca o nula especialización hacia las flores de *N. tetetzo*.

Por el contrario, se encontraron dos relaciones significativas entre la longitud de la cabeza de *Leptonycteris yerbabuenae* y la longitud del tubo floral con y sin la cámara nectararia. El valor de PO por arriba del 70% obtenido para este murciélago sugiere que *N. tetetzo* es un recurso muy importante para *L. yerbabuenae*. Además, el valor de PPI (0.67) refleja que esta especie de murciélago presenta una fuerte constancia floral hacia esta cactácea columnar. En conjunto, estos resultados indican que *L. yerbabuenae* es el polinizador efectivo de *N. tetetzo* en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Por último, es importante mencionar que *L. yerbabuena* no sólo realiza un papel esencial en la reproducción y mantenimiento de las poblaciones de *N. tetetzo*, sino también de otras especies de cactáceas columnares de la localidad en diferentes periodos en el año. Por ello, ha sido considerado como un mutualista clave en la región y es imprescindible que se garantice su conservación.

## 10. Referencias

- Acosta-Vázquez, J. (2019). Caracterización morfométrica 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. y Castañeda-Posadas, C. (2012). Pollen morphology of *Pachycereus weberi* (Cactaceae): an evaluation of variation in pollen size. *Plant Systematics and Evolution* 298: 1845-1850.
- Aguilar-Rodríguez, P., Tschapka, M., Garcia-Franco, J., Krömer, T. y MacSwiney, M. (2019). Bromeliads going batty: pollinator partitioning among sympatric chiropterophilous Bromeliaceae. *AoB PLANTS* 11: plz014. DOI: 10.1093/aobpla/plz014.
- Aguilar-Sierra, C. y Smith-Pardo, A. (2009). Bees visiting *Mimosa pigra* L. (Mimosaceae): foraging behavior and pollen loads. *Acta Biologica Colombiana* 1: 107-118.
- Alarcón, R. (2010). Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant pollinator community. *Oikos* 119: 35-44.
- Alcorn, S., McGregor, S. y Olin, G. (1961). Pollination of Saguaro Cactus by Doves, Nectar-Feeding Bats and Honey Bees. *Science* 133: 1594-1595.

- 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.
- Alonso-Pedano, M. y Ortega-Baes, P. (2012). Generalized and complementary pollination system in the Andean cactus *Echinopsis schickendantzii*. *Plant Systematics and Evolution* 298: 1671-1677.
- Álvarez, T., Álvarez-Castañeda, T. y López-Vidal, J. (1994). *Claves para Murciélagos Mexicanos*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N., México, D.F.
- Anderson, E. (2001). *The cactus family*. Timber Press. Portland, Oregon.
- Aona, L., Machado, M., Pansarin, E., Cardoso, C., Zappi, D. y do Amaral, M. (2006). Pollination biology of three Brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereeae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya* 24: 39-52.
- 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 México. *American Journal of Botany* 93: 1675-1683.
- 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.
- Arizmendi, M. (2009). La crisis de los polinizadores. *Biodiversitas* 85:1-5.
- Armbruster, W. y Muchhala, N. (2009). Associations between floral specialization and species diversity: cause, effect, or correlation? *Evolutionary Ecology* 23: 159-179.
- Arzabe, A., Aguirre, L. y Baldelomar, M. (2018). Pollination system of two endemic Bolivian cacti: *Harrisia tetraacantha* and *Neoraimondia herzogiana*. *British Cactus and Succulent Society* 36:178-188.
- Aso-Vizán, J. (2017). Morfometría craneofacial sobre ficheros DICOM. Aplicaciones en ciencias morfológicas, forenses y en cirugía reparadora. Tesis de Doctorado, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.

- Barrios, D. (2011). Biología de la polinización de *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae) en el Pan de Matanzas, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 32-33: 163-168.
- 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.
- Barth, O., Munhoz, M. y Luz, C. (2009). Botanical origin of *Apis* pollen loads using colour, weight and pollen morphology data. *Acta Alimentaria* 38: 133-139.
- 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.
- Bookstein, F. (1996). Biometrics, biomathematics and the morphometrics analysis. *Bulletin of Mathematical Biology* 58: 313-365.
- 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.
- Borkent, C. y Schlinger, E. (2008). Pollen loads and pollen diversity on bodies of *Eulonchus tristis* (Diptera: Acroceridae): implications for pollination and flower visitation. *Entomological Society of Canada* 140: 257-264.
- Bravo-Hollis, H. (1991). *Las Cactáceas de México. Vol. 1*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- 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.
- Nabhan, G. y Buchmann, S. (1996). The Perils of Matchmaking: Pollination Syndromes and Plant/Pollinator Landscapes. Pp. 65-84. En *The Forgotten Pollinators*. Island Press Edit. Pp. 292.
- Cajas-Castillo, J., 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. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 835–838.

- 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.
- 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. En: Memorias del VII Congreso Mexicano de Ecología, Juriquilla, Querétaro, pp. 593-594.
- 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* 9999: 1-8.
- 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.
- Cole, R. y Wilson, D. (2006). *Leptonycteris yerbabuenae*. *Mammalian Species* 797: 1-7.
- Contreras-González, A. (2015). Efecto de las interacciones bióticas en algunos aspectos de la biología reproductiva del cactus *Neobuxbaumia tetetzo* en un bosque tropical caducifolio. Tesis de doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, 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.

- Cruden, R. (1972). Pollinators in high elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176: 1439-1440.
- 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.
- 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.
- de los Santos, S. (2020). Validez de los síndromes de polinización en plantas con ciclo de vida contrastante en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México. Tesis de Maestría, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.
- de Viana, M., Ortega, P., Saravia, M., Badano, E. y Schlumpberger, B (2001). Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 49: 1-8.
- del Carmen Mandujano, M., Carrillo-Angeles, I., Martínez-Peralta, C., y Golubov, J. (2010). Reproductive biology of Cactaceae. En *Desert plants*. pp. 197-230. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Delmas, C., Fort, T., Escaravage, N. y Pornon, A. (2016). Pollen transfer in fragmented plant populations: insight from the pollen loads of pollinators and stigmas in a mass-flowering species. *Ecology and Evolution* 6: 5663-5673.
- 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., y Herrel, A. (2003). The effects of gape angle and bite point on bite force in bats. *The Journal of Experimental Biology* 206: 2117-2123.
- Eggli, U. y Giorgetta, M. (2015). Flowering phenology and observations on the pollination biology of South American Cacti. 2. *Cereus aethiops*. *Haseltonia* 21:19-40.

- 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.
- Erdtman, G. (1943). *An introduction to pollen analysis*. Chronica Botanica Company of Waltham, Massachusetts, E.E.U.U.
- Faegri, K. y van der Pijl, L. (1979). *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Figueroa-Castro, D.M. y Valverde, P. (2011). Flower orientation in *Pachycereus weberi* (Cactaceae): Effects on ovule production, seed production and seed weight. *Journal of Arid Environments* 75: 1214-1217.
- Fisogni, A., Quaranta, M., Vittoria-Grillenzoni, F., Corvucci, F., de Manincor, N., Bogo, G., Bortolotti, L. y Galloni, M. (2018). Pollen load diversity and foraging niche overlap in a pollinator community of the rare *Dictamnus albus* L. *Arthropod-Plant Interactions* 12: 191-200.
- 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., 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.
- Frick, W., Price, R., Heady III, P. y Kay, K. (2013). Insectivorous bat pollinates columnar cactus more effectively per visit than specialized nectar bat. *The American Naturalist* 181: 137-144.
- Galen, C. y Stanton, M. (1989). Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: Bumblebees and the Alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 43: 882-889.
- 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.
- Gegear, R. y Laverty, T. (2005). Flower constancy in bumblebees: a test of the trait variability hypothesis. *Animal Behaviour* 69:939-949.

- 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-Nísino, A. (2006). *Ficha técnica de Leptonycteris nivalis*. *Los mamíferos mexicanos en riesgo de extinción según el PROY-NOM-059-ECOL-2000*. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. W005. México. D.F.
- González-Marín, A., Morando, M. y Ávila, L. (2016). Morfología lineal y geométrica en un grupo de lagartijas patagónicas del género *Phymaturus* (Squamata: Liolaemini). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 399-408.
- 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.
- Grant, V. y Grant, K. (1979). The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133: 29-37.
- Gutiérrez, C. (2015). *Análisis morfométrico craneal de la variación geográfica en Ototylomys 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.
- Hammer, O., Harper, D. y Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 9
- Hernández-Hernández, L. (2011). Polinización de *Fouquieria formosa* Kunth por colibríes (Familia: Trochilidae) en Santa María Tecomavaca, Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de Licenciatura, Estado de México, México.
- Herrera, C. (1993). Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawkmoth pollinated violet. *Ecological Monographs* 63: 251-275.
- Herrera, C. (2001). Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? *Journal of Evolution Biology* 14: 574-584.

- Hidalgo, M.A., Botello, M. y Pacheco, J. (1990). Origen floral de las cargas de polen recogidas por *Apis mellifera* L. en Alora (Malaga, España). *Acta Botanica Malacitana* 15: 33-44.
- Holland, J. y Fleming, T. (1999). Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyralidae), a pollinating seed-consumer, and *Lophocereus schottii* (Cactaceae). *Ecology* 80: 2074-2084.
- Howlett, B., Walker, M., Rader, R., Butler, R., Newstrom-Lloyd, L. y Teulon, D. (2011). Can insect body pollen counts be used to estimate pollen deposition on pak choi stigmas? *Beneficial Insects* 64: 25-31.
- 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 nectarrivoros: 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., Frank van Veen, F., Warren, Ph. 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.
- Ivey, C., Martinez, P. y Wyatt, R. (2003). Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *American Journal of Botany* 90: 214-225.
- Janeba, Z. (2009). Insect flower visitors and pollinators of cacti from the southwest USA. *Bradleya* 27: 59-68.

- Jaramillo, N. (2011). *Morfometría geométrica: principios teóricos y métodos de empleo*. Instituto de Biología, Universidad de Antioquía, Medellín, Colombia.
- Jaramillo, P., Trigo, M., Ramírez, E. y Mauchamp, A. (2010). Insect pollinators of *Jasminocereus thouarsi*, an endemic cactus of the Galapagos Islands. *Galapagos Research* 67: 21-25.
- Jennersten, O. (1984). Flower visitation and pollination efficiency of some North European butterflies. *Oecologia* 63: 80-89.
- Johnson, K. (2013). Are there pollination syndromes in the Australian epacrids (Ericaceae: Styphelioideae)? A novel statistical method to identify floral traits per syndrome. *Annals of Botany* 112: 141–149.
- Johnson, R. (1992). Pollination and reproductive ecology of *Acuna* Cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). *International Journal of Plant Species* 153: 400-408.
- 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. e Inouye, W. (1997). Pollinators, flowering plants and conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- Kendall, D. y Solomon, M. (1973). Quantities of pollen on the bodies of insects visiting apple blossom. *Journal of Applied Ecology* 10: 627-634.
- Kobayashi-Kidokoro, M. y Higashi, S. (2010). Flower constancy in the generalist pollinator *Ceratina flavipes* (Hymenoptera: Apidae): an evaluation by pollen analysis. *Psyche* 2010: 891906.
- Koopman, K. (1981). The distribution and patterns of new world nectar feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 352-369.
- Lara, C. y Ornelas, J. (2008). Pollination ecology of *Penstemon roseus* (Plantaginaceae), an endemic perennial shifted toward hummingbird specialization? *Plant Systematics and Evolution* 271: 223–237
- Larrea-Alcázar, D. y López, R. (2011). Pollination biology of *Oreocereus celsianus* (Cactaceae), a columnar cactus inhabiting the high subtropical Andes. *Plant Systematics and Evolution* 295: 129-137.

- Loayza, A., Ríos, R. y Larrea, D. (2006). Disponibilidad de recursos y dieta de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41: 7-23.
- Locatelli, E., Machado, I. y Medeiros, P. (1997). Floral biology and bat pollination in *Pilosocereus catingicola* (Cactaceae) in Northeastern Brazil. *Bradleya* 15: 28-34.
- Locatelli, E. y Machado, I. (1999). Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of restinga. *Bradleya* 17:86-94.
- Louveaux, J., Maurizio, A. y Vorwohl, G. (1978). Methods of Melissopalynology, *Bee World* 59: 139-157.
- 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.
- Martins, C., Oliveira, R., Mendonça, C., Teixeira, L., Assunção, R., Pereira, J., Aguiar, L. y Antonini, Y. (2016). Reproductive biology of *Cipocereus minensis* (Cactaceae) - A columnar cactus endemic to rupestrian fields of a Neotropical Savannah. *Flora* 218: 62-67.
- McGregor, S., Alcorn, S. y Olin, G. (1962). Pollination and pollinating agents of the saguaro. *Ecology* 43: 259-267.
- McIntyre, G. y Mossey, P. (2003). Size and shape measurement in contemporary cephalometrics. *European Journal of Orthodontics* 25: 231-242.
- Medellín, R., Arita H. y Sánchez, O. (2007). *Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo*. Asociación Mexicana de Mastozoología A.C., México, D.F.
- Medellín, R., Rivero, M., Ibarra, A., De la Torre, A., Gonzalez-Terrasas, T., Torres-Knoop, L. y Tshapka, M. (2018). Follow me: foraging distances of *Leptonycteris yerbabuena* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Sonora determined by fluorescent powder. *Journal of Mammalogy* 99: 306-311.
- Méndez, M., Durán, R. y Oimsted, I. (2004). Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *BIOTROPICA* 492-504.
- Méndez, M., Durán, R., Dorantes, A., Dzib, G., Simá, L., Simá, P. y Orellana, R. (2005). Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *Journal of Arid Environments* 62: 363-376.

- Miller, A., Brosi, B., Magnacca, K., Daily, G. y Pejchar, L. (2015). Pollen carried by native and nonnative bees in the large-scale reforestation of pastureland in Hawai'i: implications for pollination. *Pacific Science* 69: 67-79.
- Miller, R. (1981). Hawkmoths and the geographic patterns of floral variation in *Aquilegia caerulea*. *Evolution* 35: 763-774.
- Miller-Struttman, 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: 1-3.
- Moisan-Deserres, J., Girard, M., Chagnon, M. y Fournier, V. (2014). Pollen loads and specificity of native pollinators of Lowbush Blueberry. *Horticultural Entomology* 107: 1556-1162.
- Molina-Freaner, F., Rojas-Martínez, 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.
- Mora-Beltrán, C. y López-Arévalo, H. (2018). Interactions between bats and floral resources in a premontane forest, Valle del Cauca, Colombia. *THERYA* 9: 129-136.
- Moré, M., Sérsic, A. y Cocucci, A. (2007). Restriction of pollinator assemblage through flower length and width in three long-tongued hawkmoth-pollinated species of *Mandevilla* (Apocynaceae, Apocynoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94: 485-504.
- 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.
- 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 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: 1-6.

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.

Muñoz, A., Celedon-Neghme, C., Cavieres, L. y Arroyo, M. (2005). Bottom-up effects of nutrient availability on flower production, pollinator visitation and seed output in a high Andean shrub. *Oecologia* 143: 126-135.

Nassar, J., Ramírez, N. y Linares, O. (1997). Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.

Ne'eman, G., Dafni, A. y Potts, S.G. (1999). A new pollination probability index (PPI) for pollen load analysis as a measure for pollination effectiveness of bees. *Journal of Apicultural Research* 38: 19.23.

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.

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.

Nilsson, L. (1978). Pollination ecology and adaptation in *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae). *Botaniska Notiser* 131: 35-51.

Nilsson, L. (1985). Monophily and pollination mechanisms in *Angraecum arachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawk-moths (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., Johnsson, L., Ralison, L. y Randrianjohany, E. (1987). Angraecoid orchids and hawkmoths in Central Madagascar: Specialized pollination systems and generalist foragers. *Biotropica* 19: 310-318.
- 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.
- Ortega-Baes, P., Saravia, M., Sühring, S., Godínez-Alvarez, H. y Zamar, M. (2011). Reproductive biology of *Echinopsis terscheckii* (Cactaceae): the role of nocturnal and diurnal pollinators. *Plant Biology* 13: 33-40.
- Ortega-Olivencia, A., Rodríguez-Riano, T., Pérez-Bote, J., López, C., Mayo, C., Valtueña, F. y Navarro-Pérez, M. (2012). Insects, birds and lizards as pollinators of the largest-flowered *Scrophularia* of Europe and Macaronesia. *Annals of Botany* 109: 153–167.
- 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.
- Ossa, C. y Medel, R. (2011). Notes on the floral biology and pollination syndrome of *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrich & G.D. Rowley (Cactaceae) in a population of semiarid Chile. *Gayana Botanica* 68: 213-219.
- 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.
- Paredes-Flores, M., Lira-Saade, R. y Dávila-Aranda, P. (2007). Estudio etnobotánico de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Acta Botanica Mexicana* 79: 13-61.
- 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.

- Pauw, A., Stofberg, J. y Waterman, R. (2008). Flies and flowers in Darwin's race. *Evolution* 63: 268-279.
- Petit, S. (1995). The mutualism between bats and columnar cacti on Curacao and conservation implications. *Biotropica* 27: 538-541.
- Pierre, J. y Hofs, J-H. (2019). *Astylus atromaculatus* (Coleoptera: Melyridae): abundance and role in pollen dispersal in Bt and non-Bt cotton in South Africa. *Environmental Entomology* 39: 1523-1531.
- 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.
- Proctor, M., Yeo, P. y Lack, A. (1996). *The natural history of pollination*. Timber Press, Oregon.
- Raguso, R., Henzel, C., Buchmann, S. y Nabhan, G. (2003). Trumpet flowers of the Sonoran Desert: floral biology of *Peniocereus* cacti and sacred *Datura*. *International Journal of Plant Species* 164: 877-892.
- Ramalho, M., Kleinert-Giovannini, A. e Imperatriz-Fonseca, V.L. (1994). Utilization of floral resources by species of *Melipona* (Apidae, Meliponinae): floral preferences. *Apidologie* 20:185-195.
- Ramírez-Burbano, M., Stiles, F.G., González, C., Amorim, F., Daisgaard, B. y Maruyama, P. (2018). The role of the endemic and critically endangered colorful puffleg *Eriocnemis mirabilis* in plant-hummingbird networks of the Colombian Andes. *BIOTROPICA* 49: 555-564.
- Reyes-Agüero, J., Aguirre, J. y Valiente-Banuet, A. (2006). Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments* 64: 549-585.
- Riechers-Pérez, A., Martínez-Coronel, M. y Vidal-López, R. (2003). Consumo de polen de una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae yerbabuenae* en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 74: 43-66.
- Rivera-Marchand, B. y Ackerman, J. (2006). Bat pollination breakdown in the Caribbean columnar cactus *Pilosocereus royenii*. *Biotropica* 38: 635-642.
- Rocha, E., Machado, C. y Zappi, D. (2007). Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus*

- (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the "Caatinga" in northeastern Brazil. *Bradleya* 25: 129-144.
- Rodríguez-Flores, C. y Stiles, F. (2005). Ecomorphological analysis of a community of hermit hummingbirds (Trochilidae, Phaethorninae) and their flowers in Colombian Amazonia. *Ornitología Colombiana* 3: 7-27.
- Rodríguez-Peña, N., Stoner, K., Flores-Ortiz, C., Ayala-Berdón, J., Munguía-Rosas, M., Sánchez-Cordero, V., y Schondube, J. (2016). Factores que afectan la composición de azúcares en el néctar de plantas quiropterofílicas. *Revista mexicana de biodiversidad* 87: 465-473.
- Rohlf, F. (1990). Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 299-316.
- Rohlf, F. (2008). Morphometrics software (data acquisition, generalized procrustes analysis, multivariate multiple regression of shape onto independent variables, relative warps analysis, thin-plate spline, utilities). Departamento de Ecología y Evolución, Stony Brook, Nueva York.
- Rohlf, F. (2013). tpsDig, Version 2.26. Departamento de Ecología y Evolución, Stony Brook University, Stony Brook, Nueva York.
- Rojas-Martínez, A. (2001). Determinación de los movimientos altitudinales estacionales de tres especies de murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophaginae) en el Valle de Tehuacán y la cuenca del Balsas, México. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M., Alcantara- 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.
- Rojas-Sandoval, J. y Meléndez-Ackerman, E. (2009). Pollination biology of *Harrisia portoricensis* (Cactaceae), an endangered caribbean species. *American Journal of Botany* 96: 2270-2278.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa, Ciudad de México, México.

- Sahley, C. (1996). Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83: 1329-1336.
- Sahley, C. (2001). Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist* 46: 261-271.
- Sánchez-Ortiz, T. y Valiente-Banuet, A. (2019). Efectividad de la dispersión de semillas de *Pachycereus weberi* en el valle de Tehuacán-Cuicatlán. En: 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 *Pinguicola moranensis* (Lentibulariaceae). Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Morelos, México.
- Schiestl, F. y Johnson, S. (2013). Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 307-315.
- Schlumpberger, B. y Badano, E. (2005). Diversity of floral visitors to *Echinopsis atacamensis* subsp. *pasacana* (Cactaceae). *Haseltonia* 11: 18-26.
- Schueller, S. (2007). Island–mainland difference in *Nicotiana glauca* (Solanaceae) corolla length: a product of pollinator-mediated selection? *Evolutionary Ecology* 21: 81-98.
- Sheets, H. (2010). MakeFan 1. Departamento de Física, Canisius College, Buffalo, E.E.U.U.
- Silva, W. y Sazima, M. (1995). Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190: 339-343.
- Singer, R. y Cocucci, A. (1997). Eye attached hemipollinaria 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.
- Smith, C., Stevens, J., Temeles, E., Ewald, P., Hebert, R. y Bonkovsky, R. (1996). Effect of floral orifice width and shape on hummingbird-flower interactions. *Oecologia* 106: 482-492.
- Solari, S. (2018). *Choeronycteris mexicana*. The IUCN red list of threatened species.

- Steffan-Dewenter, I., Potts, S. y Packer, L. (2005). Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 651-652.
- Suzuki, K. (1992). Bumblebee pollinators and pollination ecotypes of *Isodon umbrosus* and *I. shikokianus* (Lamiaceae). *Plant Species Biology* 7: 37-48.
- Thomson, J., Maddison, W. y Plowright, R. (1982). Behavior of Bumble Bee Pollinators of *Aralia hispida* Vent. (Araliaceae). *Oecologia* 54: 326-336.
- Torres-Roche, E. (2017). Biología reproductiva de *Harpalyce macrocarpa* (Fabaceae). Tesis de Maestría, Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas, Santa Clara, Cuba.
- Trejo, R., Scheinvar, E. y Eguiarte, L. (2015). ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de *Agave* (Agavoideae: Asparagaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 358-369.
- 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.
- Valiente-Banuet, A. (2002). Vulnerabilidad en los sistemas de polinización de cactáceas columnares en México. *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 Tehuacán 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.). *Tropics Functional and Ecological Vertebrate Morphology*. Shaker Publishing, Maastricht, Países Bajos.
- van der Pijl, L. (1961). Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44-59.
- Vergeron, P. (1964). Interprétation statistique des résultats en matière d'analyse pollinique des miels. *Les Annales de l'Abeille* 7: 349-364.
- Walter, H. (2009). Floral biology of *Echinopsis chiloensis* ssp. *chiloensis* (Cactaceae): evidence for a mixed pollination syndrome. *Flora* 205: 757-763.
- Waser, N. (1986). Flower constancy: definition, cause, and measurement. *The American Naturalist* 5: 593-603.
- 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.
- Watts, S., Huamán-Ovalle, D., Moreno-Herrera, M. y Ollerton, J. (2012). Pollinator effectiveness of native and non-native flower visitors to an apparently generalist Andean shrub, *Duranta mandonii* (Verbenaceae). *Plant Species Biology* 37: 147-158.
- Wiesenborn, W. (2015). Conspecific pollen loads on insects from *Prunus fasciculata* (Rosaceae) female flowers in Southern Nevada. *Western North American Naturalist* 75: 192-199.
- Wiklund, C., Eriksson, T. y Lundberg, H. (1979). The wood white butterfly *Leptidea sinapis* and its nectar plants: a case of mutualism or parasitism? *OIKOS* 3: 358-362.
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, Nueva Jersey.

- Wilson, T., Conn, J. y Henwood, M. (2017). Great expectations: Correlations between pollinator assemblages and floral characters in Lamiaceae. *International Journal of Plant Science* 178: 170-187.
- Winter, Y. y Von-Helversen, O. (2003). Operational tongue length in phyllostomid nectar-feeding bats. *Journal of Mammalogy* 84: 886-896.
- Wyatt, R. (1983). Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. Pp.51-95. En Real, L. (ed.). *Pollination biology*. Academic Press. Orlando.
- Yeboah-Gyan, K. y Woodell, S. (1987). Analysis of insect pollen loads and pollination efficiency of some common insect visitors of four species of woody Rosaceae. *Functional Ecology* 1: 269-274.
- 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., Swiderski, D., Sheets, H. y Fink, W. (2004). *Geometric morphometrics for biologists. A primer*. Elsevier Academic Press, Amsterdam, Pp.443.

## 11. Anexos

Anexo 1. Medidas morfométricas lineales de las flores de la especie *Neobuxbaumia tetetzo*.

Individuo	Longitud del tubo floral (mm)	Longitud del tubo floral sin nectario (mm)	Diámetro de la corola (mm)	Diámetro del tubo floral (mm)
1	38.29	26.61	28.07	18.99
2	32.89	22.39	25.61	15.72
3	34.07	23.21	27.83	16.51
4	29.23	20.78	27.44	17.55
5	37.2	27.28	27.97	16.75
6	37.54	24.68	25.29	16.22
7	38.04	26.16	25.4	18.65
8	36.5	24.01	28.89	16.21
9	31.14	21.61	28.33	17.05
10	28.31	21.13	25.57	15.83
11	30.79	21.38	26.21	15.52
12	38.5	25.47	27.68	18.13
13	34.19	22.26	25.19	16.65
14	38.45	26.03	26.27	17.08
15	38.9	26.16	28.59	19.08
16	37.65	24.09	27.51	15.82
17	37.25	24.41	27.32	17.09
18	36.88	25.14	26.82	15.31
19	37.82	24.88	26.78	16.89
20	38.53	25.79	26.81	16.66
21	37.95	24.27	25.57	17.44
22	36.41	20.23	25.37	15.15
23	36.8	23.66	27.76	17.18
24	37.71	24.68	28.38	16.88
25	36.8	23.38	29.83	17.16
26	36.07	23.64	27.53	18.01
27	35.86	20.66	25.25	16.54
28	36.29	21.72	25.24	16.94
29	37.56	24.98	25.78	17.992
30	36.48	23.71	25.25	17.49

Anexo 2. Medidas morfométricas lineales de los rostros de la especie *Choeronycteris mexicana*

Individuo	Longitud de la cabeza (mm)	Longitud del hocico (mm)	Alto del rostro (mm)	Ancho del rostro (mm)
1	29.53	17.65	17.62	20.63
2	29.18	19.01	16.32	22
3	29.01	16.81	14.67	18.49
4	28.18	16.61	14.42	18.16
5	28.53	18.06	17.33	21.25
6	28.01	16.51	14.18	16.66
7	28.28	17.18	15.09	21.41
8	29.89	18.35	14.82	23.42
9	29.49	16.4	17.49	21.38
10	28.79	16.94	14.13	23.5
11	29.36	19.82	15.27	23.5
12	29.88	18.62	16.09	22.78
13	26.59	15.81	15.46	22.59
14	30.15	16	17.2	19.32
15	28	17	14	20
16	30.01	16.54	17.82	23.24
17	29	18.15	15.44	20
18	29.34	16.15	18	21.45
19	29.37	17.22	17.58	22
20	30.73	19.15	17	21.89
21	28.32	18.96	14.32	23.42
22	29.33	19	17.66	21.51
23	29	16.57	15.98	20.15
24	30	18.28	17.78	20
25	26.93	17.34	16.72	16.12
26	29.52	18.47	18.87	22.9
27	28.76	16.76	15.1	17.63
28	28.41	16.18	14.53	18.33
29	29.05	15.44	17	20

Anexo 3. Medidas morfométricas lineales de los rostros de la especie *Leptonycteris yerbabuenae*

Individuo	Longitud de la cabeza (mm)	Longitud del hocico (mm)	Alto del rostro (mm)	Ancho del rostro (mm)
1	26.18	14.14	15.24	22.45
2	25.55	13.98	13.12	22.21
3	25.74	15.97	12.98	20.78
4	25.78	14.8	15.14	23.51
5	26.47	14.17	13.24	23.56
6	26.67	14.59	15.45	23.78
7	26.38	14.13	12.85	22.79
8	25.93	14.34	15	23.15

Anexo 4. Información de colecta de los ejemplares de murciélagos obtenidos de colecciones científicas.

No.	Especie	Colección	Número de catálogo	Localidad
1	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB44820	Santiago Nacaltepec, Oaxaca
2	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB8233	Monte Albán, Oaxaca
3	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB8234	Monte Albán, Oaxaca
4	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB8235	Monte Albán, Oaxaca
5	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB8237	Monte Albán, Oaxaca
6	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB8236	Monte Albán, Oaxaca
7	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB45146	Sabino Hueco, Cosoltepec, Oaxaca
8	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB45148	Barranca Amarilla, Cosoltepec, Oaxaca
9	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB45149	Barranca Amarilla, Cosoltepec, Oaxaca
10	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB45150	Barranca Amarilla, Cosoltepec, Oaxaca
11	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB45151	Zapotitlán Salinas, Puebla
12	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB20192	Zapotitlán Salinas, Puebla
13	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB20193	Zapotitlán Salinas, Puebla
14	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB20460	Zapotitlán Salinas, Puebla
15	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB20195	Zapotitlán Salinas, Puebla
16	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB20194	Zapotitlán Salinas, Puebla
17	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB20461	Zapotitlán Salinas, Puebla
18	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB21954	Santiago Nacaltepec, Oaxaca
19	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB20462	Monte Albán, Oaxaca
20	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB15484	Monte Albán, Oaxaca
21	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB18463	Monte Albán, Oaxaca
22	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB15479	Monte Albán, Oaxaca
23	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB18461	Monte Albán, Oaxaca
24	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB15480	Sabino Hueco, Cosoltepec, Oaxaca
25	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB18462	Barranca Amarilla, Cosoltepec, Oaxaca
26	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB18465	Barranca Amarilla, Cosoltepec, Oaxaca
27	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB3819	Barranca Amarilla, Cosoltepec, Oaxaca
28	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB20191	Zapotitlán Salinas, Puebla
29	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB8238	Zapotitlán Salinas, Puebla
30	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB30142	San Pablo Huitzo, Oaxaca
31	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB8239	Monte Albán, Oaxaca
32	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB30143	San Pablo Huitzo, Oaxaca
33	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB15483	Tepeyahualco, Puebla
34	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB21626	San Juan Bautista, Cuicatlán, Oaxaca
35	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB8236	Sabino Hueco, Cosoltepec, Oaxaca
36	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB45147	Barranca Amarilla, Cosoltepec, Oaxaca
37	<i>C. mexicana</i>	CNMA	IB18464	Tepeyahualco, Puebla
1	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45164	Sabino Hueco, Cosoltepec, Oaxaca
2	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45165	Sabino Hueco, Cosoltepec, Oaxaca
3	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45167	Rio Joluxtla, Cosoltepec, Oaxaca
4	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB29526	Cacahuatpec, Oaxaca
5	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45159	Rio Grande, Cosoltepec, Oaxaca

Anexo 4. Continuación.

No.	Especie	Colección	Número de catálogo	Localidad
6	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45160	Sabino Hueco, Cosoltepec, Oaxaca
7	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45161	Sabino Hueco, Cosoltepec, Oaxaca
8	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45162	Sabino Hueco, Cosoltepec, Oaxaca
9	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45163	Sabino Hueco, Cosoltepec, Oaxaca
10	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB39746	Las Minas, San Juan Lajarcia, Oaxaca
11	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45170	Rancho "El Algodón", Cosoltepec, Oaxaca
12	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45171	Rancho "El Algodón", Cosoltepec, Oaxaca
13	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB1290	Cuicatlán, Oaxaca
14	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB1289	Dominguillo, Oaxaca
15	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB39747	Las Minas, San Juan Lajarcia, Oaxaca
16	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB39748	Las Minas, San Juan Lajarcia, Oaxaca
17	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB39749	Las Minas, San Juan Lajarcia, Oaxaca
18	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB39750	Las Minas, San Juan Lajarcia, Oaxaca
19	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB39751	Las Minas, San Juan Lajarcia, Oaxaca
20	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB39752	Zapotitlán Salinas, Puebla
21	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB16132	Hueytamalco, Puebla
22	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB20457	Zapotitlán Salinas, Puebla
23	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB20455	Zapotitlán Salinas, Puebla
24	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB20458	Zapotitlán Salinas, Puebla
25	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB20455	Zapotitlán Salinas, Puebla
26	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB20459	Zapotitlán Salinas, Puebla
27	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB21456	Zapotitlán Salinas, Puebla
28	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB21953	Zapotitlán Salinas, Puebla
29	<i>L. yerbabuenae</i>	CNMA	IB45166	Rio Joluxtla, Cosoltepec, Oaxaca