

EVOLUCIÓN DE LA RELACIÓN ENTRE LA QUIROPTEROFILIA Y EL SISTEMA DE REPRODUCCIÓN EN PLANTAS NEOTROPICALES

Camila Yoeli Díaz-Ibarra¹, Danny Rojas¹, Ángel Vale¹

¹Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana
Cali, Cali, Colombia.

RESÚMEN

Las angiospermas son el grupo más abundante y diverso de plantas terrestres, cuyos linajes han evolucionado en estrecha interacción mutualista con animales. En el Neotrópico la polinización mediada por murciélagos suele ocurrir entre grupos no relacionados de plantas que son de gran importancia ecológica. El grado de dependencia de estos mutualismos varía entre especies de plantas, y algunos de los factores que permiten evaluar el grado de especialización hacia los polinizadores son: La variación en el grado de incompatibilidad polínica y en la presencia/ausencia de mecanismos de autopolinización espontánea. Sin embargo, hasta el momento las relaciones entre estas tres variables no han sido muy bien cuantificadas y mucho menos estudiadas desde el ámbito macroevolutivo, en las especies de plantas quiropterófilas. Considerando que los murciélagos son más eficientes que otros polinizadores y participan en la polinización de especies claves en ecosistemas neotropicales, el presente estudio evaluó por primera vez, cómo varían el sistema de compatibilidad polínica y el sistema de cruzamiento en varios linajes de angiospermas en función de la especialización a la polinización por murciélagos filostómidos. El grado de especialización en la polinización por murciélagos entre las plantas del Neotrópico se correlaciona positivamente con el grado de incompatibilidad polínica (*i.e.* especies más especializadas en ser polinizadas por murciélagos tienden a ser autoincompatibles) pero no guarda relación con la presencia o ausencia de mecanismos de autogamia. La frecuente doble condición de una alta especialización en la polinización por murciélagos y una autoincompatibilidad polínica en la flora tropical visitada por murciélagos, supone un reto adicional en el manejo de los ecosistemas tropicales frente al cambio climático, la fragmentación de hábitats y la pérdida de fauna.

Palabras clave: Polinización, quiropterofilia, compatibilidad polínica, sistema de cruzamiento, macroevolución.

ABSTRACT

Angiosperms are the most abundant and diverse group of land plants, whose lineages have evolved in close mutualistic interaction with animals. In the Neotropics, bat-mediated pollination often occurs among unrelated groups of plants that are of great ecological importance. The degree of dependence of these mutualisms varies between plant species and some of the factors that allow evaluating the degree of specialization towards pollinators are: Variation in the degree of pollen incompatibility and in the presence/absence of spontaneous self-pollination mechanisms. However, up to now the relationships between these three variables have not been very well quantified, much less studied from the macroevolutionary field, in chiropterophilic plant species. Considering that bats are more efficient than other pollinators and participate in the pollination of key species in neotropical ecosystems, the present study evaluated for the first time, how the pollen compatibility system and the interbreeding system vary in various angiosperm lineages as a function of specialization to pollination by phylostomid bats. The degree of specialization in bat pollination among Neotropic plants is positively correlated with the degree of pollen incompatibility (ie species more specialized in being pollinated by bats tend to be selfincompatible) but is not related to the presence or absence of mechanisms of autogamy. The frequent double condition of a high specialization in pollination by bats and a pollen self-incompatibility in the tropical flora visited by bats, represents an additional challenge in the management of tropical ecosystems in the face of climate change, habitat fragmentation and loss of fauna.

Key words: Pollination, chiropterophilia, pollen compatibility, mating system, macroevolution.

INTRODUCCIÓN

Las plantas con flores son esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres: Incorporan energía, controlan el clima a diversas escalas, captan carbono y determinan la estructura, la complejidad y el recambio de los ambientes naturales (Holland, 2001). Sin embargo, al ser sésiles, la reproducción y proliferación de estos organismos, específicamente la formación y diseminación de esporas, polen, semillas y propágulos, a menudo depende de agentes móviles (Stebbins, 1981; Murcia 1996). Desde hace más de 360 millones de años (Crepet, 1979) la polinización zoófila (*i.e.* mediada por animales) ha resultado una estrategia tan exitosa que las angiospermas, con sus diversas adaptaciones florales a este tipo de polinización biótica, son actualmente el grupo más abundante y diverso de plantas (Grant, 1949; Stebbins, 1981; Ackerman, 2000).

Aproximadamente 80% de las familias de angiospermas son polinizadas por animales (Ackerman, 2000). Este tipo de polinización es especialmente importante en los trópicos (Murcia 1996), donde el 99% de las especies de plantas dependen de animales para su polinización (Bawa, 1990). La mayoría de las angiospermas zoófilas son polinizadas por insectos, mientras que la polinización por vertebrados, principalmente por aves y murciélagos, ocurre entre 3-11% de las especies. Cerca de 500 géneros de plantas son polinizados por al menos 6 familias de aves, mientras que alrededor de 250 géneros son polinizados por 3 familias de murciélagos (Sekercioglu, 2006; Fleming y Muchhala, 2008).

A diferencia de los insectos polinizadores, las aves y los murciélagos visitantes de plantas son de mayor tamaño, lo que unido a su metabolismo endotérmico y mayor longevidad hace que requieran mayor cantidad de energía en forma de alimento (Fleming, Geiselman y Kress, 2009). Esto garantiza mayor frecuencia y duración de las visitas florales, lo que redundará en un servicio de polinización más frecuente y eficiente por parte de los visitantes vertebrados (Fleming, Geiselman y Kress, 2009). Además, la polinización por aves y murciélagos parece ofrecer mayores beneficios a las plantas, por la capacidad que tienen estos polinizadores de transportar mayores cargas de polen a muy largas distancias y, de igual manera, estar presentes en lugares donde la actividad de los insectos se ve limitada por las condiciones climáticas (Fleming, Geiselman y Kress, 2009). Debido a esto, la morfología y fisiología de las plantas que son visitadas por vertebrados atraen y recompensan a estos animales de una manera óptima, adaptada a las necesidades de ambas partes de estos mutualismos. De hecho, dichas características difieren sustancialmente dependiendo de cuál sea el grupo funcional que poliniza. Por ejemplo, las flores que exhiben un síndrome de polinización por aves o flores ornitófilas tienen colores vivos y anthesis diurna, suelen carecer de olor, y poseen un tubo o espolón profundo que excluye a otros visitantes florales y ayuda a reservar la recompensa floral sólo para consumo de las aves nectarívoras (Van der Pijl, 1961)). Por su parte, las flores que exhiben un síndrome de polinización por murciélagos o flores quiropterófilas tienen colores blanquecinos, verdes, ocres o cremosos, anthesis nocturna, olores fuertes, corolas anchas, y producen grandes cantidades de néctar (hasta 15 cc) y polen. Además, las flores quiropterófilas son de gran tamaño, y suelen estar expuestas, fuera del follaje, lo que permite a los murciélagos visitarlas y partir fácilmente (Yumoto, 2005; Van der Pijl, 1961).

Ahora bien, aunque el grado de co-adaptación entre estas plantas y los vertebrados se ha considerado como muy alto, algunas plantas que son polinizadas por aves y murciélagos son también polinizadas por insectos e incluso presentan mecanismos de autopolinización (Bond, 1994, Waser *et al.*, 1996). Las plantas que son polinizadas por una sola especie animal o por algunas especies que son ecológicamente similares se clasifican como especialistas en términos de polinización, mientras que las plantas que son polinizadas por varias especies que pertenecen a diferentes linajes zoológicos se

clasifican como generalistas (Aizen, Ashworth, y Galetto, 2002). Si se considera la especialización a nivel de grupos funcionales de polinizadores en lugar del número de especies, la especialización hacia la polinización pudo haberse producido en todas las direcciones: de sistemas generalizados a especializados, entre sistemas especializados y de sistemas especializados a generalizados (Martén-Rodríguez *et al.*, 2010).

La especialización de una planta a uno o a unos pocos polinizadores también puede tener implicaciones negativas. Así, depender de sólo uno o unos pocos vectores de polen podría aumentar la susceptibilidad de las plantas a diferentes alteraciones en el ambiente como, por ejemplo, el cambio climático y la fragmentación de hábitat, si esos cambios afectan las poblaciones y el comportamiento de su único polinizador (Bond, 1994, Vale *et al.*, 2013).

Una forma efectiva de evaluar la dependencia de la planta hacia los polinizadores es mediante el sistema de reproducción de la planta (Bond, 1994), el cual puede dividirse en dos componentes: El sistema de compatibilidad polínica y el sistema de cruzamiento. En el sistema de compatibilidad polínica se pueden identificar *grosso modo* dos estados más comunes: Las plantas autocompatibles (*i. e.* la planta puede formar frutos y semillas a partir de polen propio depositado en su estigma) y las plantas autoincompatibles (*i. e.* aquellas en cuyas flores el polen propio no fecunda los óvulos y, por lo tanto, no forman semillas ni frutos) (Benavidez, Ordano y Valoy, 2013). Por su parte, el sistema de cruzamiento se define como el grado de dependencia de la planta hacia la polinización por medio de un vector de polen o polinizador, ya sea biótico o abiótico. De este modo, las plantas se pueden identificar como autógamas o como alógamas obligadas, aunque algunos autores consideran un tercer estado: Autógamas facultativas (Kearns y Inouye, 1994). La autogamia se detecta experimentalmente cuando una flor es embolsada (*i. e.* se bloquea el acceso de cualquier posible polinizador) y, a pesar de esto, forma semillas. La alogamia se asume si las flores embolsadas no forman frutos ni semillas. Las plantas con autogamia facultativa activan los mecanismos de autopolinización sólo al final de la antesis, como un seguro reproductivo frente a una escasa o impredecible disponibilidad de polinizadores (Benavidez, Ordano y Valoy, 2013). Finalmente, entre las plantas autógamas se pueden distinguir las cleistógamas y las casmógamas. Las especies cleistógamas tienen el grado más extremo de independencia respecto al polinizador (Uphof, 1938). Las flores de estas plantas permanecen cerradas todo el tiempo, por lo que estas especies lógicamente presentan siempre un sistema de reproducción autocompatible y la flor está obligada a autofecundarse (Campbell *et al.*, 1983). Las flores de las plantas casmógamas sí abren, de modo que, si bien estas especies pueden autopolinizarse y producir progenie viable sin la necesidad de requerir un vector de polinización, también pueden recibir polen de otras flores y de otras plantas a través de los agentes polinizadores.

La relación entre los atributos florales de tipo fisiológico (*i. e.* sistema de compatibilidad y sistema de cruzamiento) y ecológico (*i. e.* grado de dependencia hacia un tipo de polinizador) se ha estudiado sobre todo en especies de plantas entomófilas (*p. ej.*, Barrett, 1987; Hanley *et al.*, 2008). En estas plantas se ha observado que la autocompatibilidad y la autogamia son comunes en especies propias de ecosistemas insulares (Wheelwright *et al.*, 2006). Por el contrario, en especies que se distribuyen en ecosistemas alpinos, la entomofilia es común y la polinización cruzada es dominante (Muñoz y Arroyo, 2006). De igual manera, en bosques tropicales de tierras bajas, donde la mayoría de las especies son polinizadas por insectos (Bawa, 1990), existen altos niveles de autoincompatibilidad (Baker, 1955). Comparativamente, los estudios que se han realizado en plantas polinizadas por vertebrados son escasos (Ratto *et al.*, 2018; Muchhala, 2006). Esto último es particularmente crítico para la flora neotropical, donde al menos 360 especies de plantas son polinizadas por murciélagos (Fleming, Geiselman y Kress, 2009).

Aunque los murciélagos polinizan un menor número de géneros de plantas que los colibríes y los insectos (Sekercioglu, 2006), estos mamíferos voladores son polinizadores mucho más eficientes (Muchhala, 2006, 2009; Muchhala y Thomson, 2010). Por ejemplo, en *Burmeistera* (familia Campanulaceae) se ha encontrado que la deposición de polen por murciélagos filostómidos de la subfamilia Glossophaginae es 22 veces mayor respecto a la generada por colibríes (Muchhala, 2006). De igual manera, Muchhala y Thomson (2010), compararon si una mayor producción de polen por parte de las plantas quiropterófilas se relacionaba con el hecho de que los murciélagos pueden transferir en su hoja nasal y su pelaje, mayores cantidades de polen que los colibríes en picos y plumas. Los autores encontraron que las especies polinizadas por murciélagos producían más de 200.000 granos de polen por flor, mientras que las plantas polinizadas por colibríes producían alrededor de 30.000 granos de polen por flor. La alta producción de polen en plantas quiropterófilas pudiera explicarse parcialmente porque varias especies de murciélagos consumen polen; sin embargo, no todos los filostómidos que visitan flores tienen la misma capacidad de digerirlo (Herrera y Martínez Del Río, 1998). De igual manera, el estudio demostró que existen diferencias significativas en la remoción y la deposición de polen entre murciélagos y colibríes: En murciélagos estas dos variables aumentan a medida que las cantidades de polen disponibles también aumentan. Sin embargo, los autores advierten que la relación entre la remoción y la posterior entrega de polen en condiciones naturales puede ser influenciada por factores de comportamiento como la fidelidad floral, las distancias entre plantas y la transferencia de polen geitenógamo. Además, las flores de las especies utilizadas en el estudio (pertenecientes al género *Burmeistera* y la especie de Acanthaceae *Aphelandra acanthus*) están adaptadas para la polinización por murciélagos y, para el caso de *Aphelandra acanthus* (que es polinizada tanto por

murciélagos como por colibríes), los murciélagos son los que proporcionan mayor transferencia de polen que los colibríes.

Sin embargo, a pesar de que se han realizado varios estudios tanto de los sistemas de compatibilidad polínica y el sistema de cruzamiento, como de la especialización de las plantas a la polinización por murciélagos (*p. ej.*, Valiente-Banuet *et al.*, 2007; Sahley, 1996; Sazima, 1978; Caballero-Martínez *et al.*, 2012; Gribel, Gibbs y Queiróz, 1999; Munguía-Rosas, Sosa y Jácome-Flores, 2010; Bond, 1994), se desconoce cuál es la relación entre el grado de especialización a la quiropterofilia respecto al sistema de cruzamiento y al grado de compatibilidad polínica en los linajes de plantas neotropicales. Esta relación aún no ha sido bien cuantificada y se ha estudiado en contextos macroevolutivos restringidos que no trascienden el nivel taxonómico de familia en Gesneriaceae (*p. ej.*, Martén-Rodríguez *et al.*, 2010), en Bromeliaceae (Martinelli, 1995), en Cactaceae (Nasar, Ramirez, y Linares, 1997) y en el género *Inga* (Fabaceae; Cruz-Neto, 2007). Estudios comparativos a una escala macroevolutiva más amplia podrían ayudar a entender mejor qué consecuencias ecológicas y evolutivas ha tenido la polinización por murciélagos en la flora de los trópicos americanos.

Por esta razón, en esta tesis se examinó cómo varían el sistema de compatibilidad polínica y el sistema de cruzamiento de varios linajes de angiospermas en función de la especialización de las plantas a la polinización por murciélagos filostómidos. Se plantea la hipótesis de que la tendencia evolutiva a una mayor especialización ecológica a la polinización por murciélagos se corresponde con la tendencia evolutiva a la autoincompatibilidad y a la no autogamia. Debido a la eficiencia de los murciélagos como vectores de polen entre plantas, las especies de plantas con mayor grado de especialización hacia la polinización por estos mamíferos voladores no dependerán de la autofecundación como adaptación que asegure su éxito reproductivo.

Comprender la relación entre el sistema reproductivo de las plantas y su especialización a la polinización por murciélagos ayudaría a dilucidar los patrones que subyacen a la diversificación floral de las angiospermas y contribuiría a entender la diversificación de caracteres fisiológicos y ecológicos que han desarrollado estos linajes en una de las regiones más biodiversas del planeta.

MÉTODOS

Búsqueda bibliográfica

Se hizo una búsqueda de literatura científica en Google Scholar (scholar.google.com), JSTOR ([jstor.org](https://www.jstor.org)) y Bat Eco-Interactions (batbase.org), con el objetivo de localizar estudios de sistemas reproductivos de plantas con flores visitadas por murciélagos. De esta forma, en Google Scholar y JSTOR se utilizó la combinación de palabras clave *bat pollination* y *breeding system*. Para Bat Eco-Interactions, un repositorio con información

de más de 12.700 interacciones entre 454 especies de murciélagos y otros organismos, en donde los datos proceden de literatura revisada por pares, se realizaron filtros para obtener las especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae que actúan como polinizadores. Con estas búsquedas se encontraron 223 artículos publicados entre los años 1957 y 2020. De este conjunto se eligieron las investigaciones con datos sobre el sistema de compatibilidad polínica de la especie o especies de plantas estudiadas y la identidad taxonómica de los agentes polinizadores. Dicha información debió obtenerse mediante experimentos de polinización (que podrían incluir embolsado de las flores para exclusión de polinizadores, así como también polinizaciones manuales y experimentos de autopolinización espontánea) y observaciones (directas o por medio de cámaras de video) de los visitantes florales.

Dado que los análisis comparativos dependen de las filogenias disponibles, el número de especies de plantas de los artículos que cumplían estos criterios se redujo a aquellas que están disponibles en filogenias moleculares calibradas en el tiempo (ver más abajo).

Identidad e interacciones entre plantas visitadas por murciélagos y sus polinizadores

De los estudios que cumplieron los criterios de selección se extrajeron las siguientes variables: Especie de planta, sistema de compatibilidad (autocompatible o autoincompatible), sistema de cruzamiento (autogamia o alogamia) e identidad de los agentes polinizadores. Con esta última información se construyó una variable discreta ordenada que indica la especialización ecológica de la planta a la polinización únicamente por murciélagos, a la polinización por vertebrados (incluye a murciélagos, aves y mamíferos no voladores) y a la polinización por vertebrados y otros agentes (*i.e.* especie generalista, polinizada por vertebrados, insectos y/o el viento). Para la taxonomía de las especies de plantas se siguió el Índice Internacional de Nombres de Plantas (www.ipni.org) y el sistema de clasificación APG, versión 14 (mobot.org/mobot/research/apweb/). Para las especies de murciélagos se usó la Base de Datos de Murciélagos del Mundo (batnames.org); para aves se usó la Lista Mundial de Aves IOC, versión 10.2 (www.worldbirdnames.org/new); para insectos se usó la lista de especies de la Sociedad Entomológica Americana (entsoc.org); y para mamíferos, la Base de Datos de Diversidad de Mamíferos, versión 1.31 (www.mammaldiversity.org).

Las especies de plantas se agruparon en seis clados: Asparagáceas, Commelínidas, Fábidas, Málvidas, Cactáceas y Astéridas, de acuerdo al sistema de clasificación APG. Los agentes polinizadores se agruparon en murciélagos, otros mamíferos, aves, lepidópteros, abejas y viento. Se utilizó la biblioteca *networkD3* (versión 0.4) de R para graficar las relaciones entre estos grupos, a fin de obtener una red bipartita que ilustre la proporción de interacciones entre plantas y polinizadores.

Filogenia de plantas con flores

Los caracteres de especies que están muy relacionadas entre sí evolutivamente, pueden no ser independientes debido a las relaciones de parentesco de las especies. Por esta razón cuando se realizan análisis comparativos que involucran a varias especies, se debe evaluar el efecto de las relaciones filogenéticas en los caracteres de interés (Felsenstein 1985). Para esto se utilizó la filogenia de angiospermas calibrada en el tiempo inferida por Qian y Jin (2016). Esta filogenia incluye 31 383 especies de plantas: 103 especies de briofitas, 509 de pteridofitas, 578 de gimnospermas y 30.193 de angiospermas. La filogenia se infirió con 3 marcadores nucleares (18S rDNA, 26S rDNA e ITS) y 4 plastidiales (matK, rbcL, atpB y trnL-F), y se calibró en el tiempo a partir de 39 fósiles.

La filogenia de Qian y Jin (2016) no incluye todas las especies de interés para esta tesis. Por tal razón se hicieron los siguientes ajustes atendiendo a dos situaciones que se presentaron con las especies que no están incluidas en el árbol filogenético:

- **Caso 1:** La especie que está ausente de la filogenia es el único representante de su género y familia dentro del grupo de plantas de interés, y el género o la familia se encuentra en el árbol filogenético de Qian y Jin (2016). **Solución:** Podar la familia a un único linaje, y sustituir el nombre de la rama terminal por el de la especie de interés. Esto se realizó para *Dyssochroma viridiflora* (Solanaceae), *Irlbachia alata* (Gentianaceae) y *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae).
- **Caso 2:** La especie o las especies de interés están ausentes de la filogenia, pero esta incluye los géneros de estas especies. **Solución:** Extraer de TimeTree (timetree.org) la filogenia del género, agregar el árbol a la filogenia de Qian y Jin (2016) por medio de la biblioteca *ape* (versión 4.0.3) de R, y podar la sección añadida a las especies de interés. TimeTree es una base de datos que compila e integra en un único árbol de la vida filogenias moleculares calibradas en el tiempo que se han publicado en miles de estudios. Esto se realizó para *Gesneria* y *Rhytidophyllum* (Gesneriaceae) y *Bauhinia* (Fabaceae), lo que permitió agregar siete especies (*Gesneria fruticosa*, *Gesneria quisqueyana*, *Gesneria viridiflora*, *Rhytidophyllum auriculatum*, *Rhytidophyllum crenulatum*, *Rhytidophyllum exsertum* y *Bauhinia pauletia*).

Caracteres reproductivos y especialización a los polinizadores

Para evaluar la relación evolutiva del sistema de compatibilidad polínica y del sistema de cruzamiento con respecto a la especialización de las plantas a la polinización por murciélagos, se realizaron regresiones logísticas filogenéticas. Para esto se utilizó la biblioteca *phylolm* (version 2.6.2) de R. Esta biblioteca utiliza un enfoque de modelo lineal generalizado filogenético. Los parámetros del modelo se estiman por máxima

verosimilitud y réplicas independientes de *bootstrap*. En los análisis se utilizaron 5.000 réplicas de *bootstrap* y un criterio de significación de 0,05.

RESULTADOS

Plantas visitadas por murciélagos y otros polinizadores

En los 223 artículos consultados se detectaron 77 trabajos que evalúan el sistema de reproducción de 89 especies vegetales (Fig. 1) visitadas por murciélagos filostómidos y otros agentes (Fig. 2). En esta tesis se trabajó con 49 especies de plantas para las cuales se contaba con información filogenética. Estas especies pertenecen a 17 familias, entre las que destacan Cactaceae (12 especies), Gesneriaceae (7 especies) y Fabaceae (5 especies). La mayor cantidad de estudios que se encontró fue para eudicotiledóneas y en menor proporción para monocotiledóneas (Fig. 3). No se encontraron estudios de polinización por murciélagos en angiospermas basales.

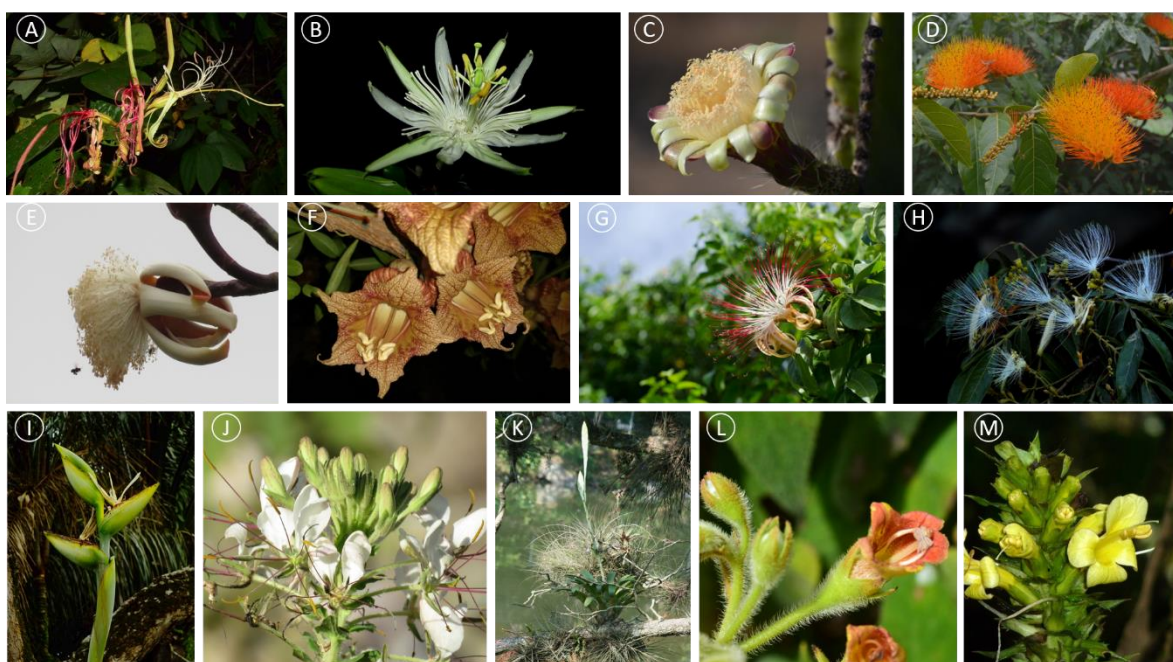


Figura 1. Algunas de las especies de angiospermas polinizadas por murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (familia Phyllostomidae) que se analizan en esta tesis. A) *Bauhinia unguolata*, B) *Passiflora galbana*, C) *Stenocereus queretaroensis*, D) *Combretum fruticosum*, E) *Pseudobombax munguba*, F) *Crescentia alata*, G) *Pachira aquatica*, H) *Inga vera*, I) *Phenakospermum guyannense*, J) *Cleome spinosa*, K) *Tillandsia heterophylla*, L) *Rhytidophyllum auriculatum* y M) *Aphelandra acanthus*. Créditos de las fotos: A) Barry Sullender, B) Alex Popovkin, C) Beto Valladares, D) Liu Idárraga Orozco, E) Renata Xavier, F) Enrique Hernández, G) meshachpierre, H) Daniel Pineda Vera, I) Sébastien Sant, J) Oliver Komar, K) Arturo Hernández, L) Joey Santore y M) Alex Reynolds.



Figura 2. Algunos de los principales polinizadores de las especies de angiospermas neotropicales estudiadas en esta tesis. A) *Phyllostomus discolor* poliniza las flores de especies como *Bauhinia pauletia*, *Bauhinia unguolata*, *Caryocar brasiliense*, *Cleome spinosa* y *Ceiba pentandra*; B) *Leptonycteris curasoae* poliniza a especies como *Agave macroacantha*, *Agave subsimplex*, *Crescentia alata*, *Carnegiea gigantea*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Stenocereus griseus*, entre otras; C) *Leptonycteris yerbabuenae* poliniza a *Pachira aquatica*; D) *Artibeus jamaicensis* poliniza a *Pachycereus weberi* y *Stenocereus stellatus*; E) *Lonchophylla mordax* poliniza a *Ipomoea marcellia*; F) *Glossophaga longirostris* poliniza a *Stenocereus griseus*; G) *Glossophaga soricina* poliniza flores de *Irlbachia alata*, *Trichanthera gigantea*, *Crescentia alata*, *Ipomoea marcellia*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Billbergia horrida*, entre otras especies; H) *Choeronycteris mexicana* poliniza a *Hylocereus undatus*, *Pachycereus weberi*, *Agave macroacantha*, *Agave subsimplex*, entre otras; I) *Monophyllus redmani*, poliniza a *Amphitecna latifolia*, *Gesneria pedunculosa*, *Rhytidophyllum auriculatum*, *Rhytidophyllum exsertum*, *Passiflora penduliflora*, entre otras; J) *Didelphis marsupialis* poliniza flores de *Trichanthera gigantea* y *Mabea fistulifera*; K) *Riccordia recordii* poliniza a *Rhytidophyllum crenulatum* y *Rhytidophyllum exsertum*, L) *Heliodax rubinoides* poliniza a *Aphelandra acanthus*; M) *Eupetomena macroura* poliniza a *Encholirium vogelli*, *Inga ingoides*, *Mabea fistulifera* y *Luehea speciosa*; N) *Melanerpes chrysogenys* e O) *Icterus pustulatus* polinizan a *Stenocereus queretaroensis*, P) *Apis mellifera* poliniza a *Agave subsimplex*, *Carnegiea gigantea*, *Pachycereus pringlei*, *Passiflora mucronata* y *Pachira aquatica*; Q) *Trigona spinipes* poliniza a *Passiflora mucronata* y *Luehea speciosa*; R) *Agrius cingulata* poliniza a *Stenocereus thurberi*; S) *Manduca Hannibal* poliniza a *Inga vera* e T) *Hyles lineata* poliniza a *Stenocereus thurberi*. Créditos de las fotos: A) Carlos Juárez Peña, B) U. S. Fish and Wildlife Headquarters, C) John van Dort, D) Melissa

Donelly, E) Antônio Rocha Melo de Lucena, F) Geoffrey Gomes, G) Francisco, H) Farriols Sarabia Aldo Ortíz Reyes, I) Joaquín Ugarte, J) mathias_s, K) Daniel Fortin, L) Ken Chambertain, M) Abelardo Méndes Jr ,N) Francisco Farriols Sarabia, O) Farriols Sarabia, P) Ramiro Sanchez, Q) Helio Lourencini, R) Chris Shuck, S) Eric van den Berghe y T) Greg Lasley.

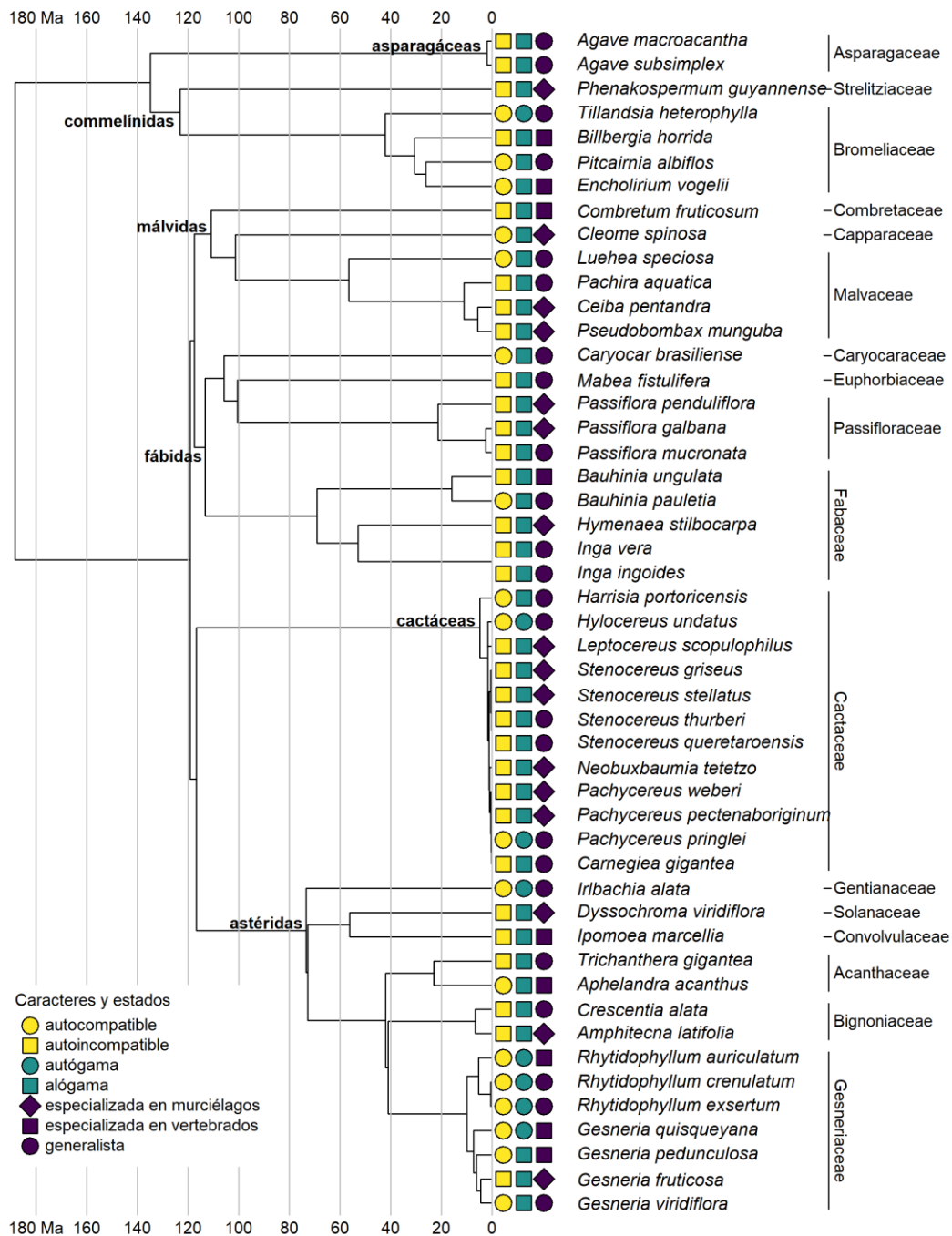


Figura 3. Filogenia calibrada en el tiempo de un grupo de angiospermas polinizadas por murciélagos de hoja nasal del hemisferio occidental (Phyllostomidae). La escala de tiempo está en millones de años (Ma). Las familias botánicas se indican en el margen derecho. En algunos

nodos se denotan los clados principales que agrupan a la mayoría de las familias. En el margen inferior izquierdo se indican, en combinaciones de figuras geométricas y colores, los estados correspondientes al sistema de compatibilidad (en amarillo), al sistema de reproducción (en verde) y al grado de especialización en polinizadores (en azul oscuro).

Al menos 22 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae polinizan las 49 especies de plantas objeto de estudio (Fig. 2). La mayor cantidad de filostómidos involucrados en la polinización de estas plantas pertenece a las subfamilias Glossophaginae (59% de las especies), Stenodermatinae (13,6%), Lonchophyllinae (9,1%) y Phyllostominae (9,1%).

La polinización exclusiva por murciélagos ocurre en aproximadamente un tercio de las especies de plantas evaluadas (32,7%) (Fig. 3). En la polinización de las otras especies vegetales también participan aves (26 especies, la mayoría de ellas colibríes, aunque también se reportaron las familias Columbidae, Icteridae, Thraupidae y Picidae), insectos (31 especies, de ellas: 25 especies de polillas de las familias Sphingidae y Noctuidae y 6 especies de abejas de las familias Apidae y Halictidae), o una combinación de aves e insectos (Anexo 1). Además, dos especies de plantas (*Mabea fistulifera* y *Trichanthera gigantea*) son visitadas por marsupiales de la familia Didelphidae (2 especies), y una tercera especie vegetal, el cactus *Harrisia portoricensis*, presentó polinización mixta por murciélagos y el viento.

Los linajes de plantas implicados en este estudio varían en relación al grado de interacción con los diversos agentes polinizadores (Fig. 4). Entre los linajes polinizados por murciélagos las Fábidas y las Cactáceas presentaron mayor número de interacciones, tanto con murciélagos como con otras especies de polinizadores. El clado de las Fábidas, con un total de 56 interacciones, presentó 22 de ellas con murciélagos, 15 con lepidópteros, 15 con aves, 3 con abejas y 1 interacción con un mamífero marsupial. Entre las cactáceas, con 45 interacciones totales, 23 fueron con murciélagos, 11 con aves, 5 con abejas, 5 con lepidópteros y 1 con el viento. Las cactáceas exhibieron la mayor cantidad de interacciones con murciélagos y parecen mostrar un alto grado de especialización en la polinización quiropterófila. El linaje de las asparagáceas muestra la menor cantidad de interacciones (Fig. 4).

Caracteres reproductivos y especialización a la polinización por murciélagos

Entre las 49 especies estudiadas de plantas predomina el sistema de compatibilidad polínica autoincompatible (Fig. 3; Anexo 2), muy extendido en las familias Cactaceae, Fabaceae, Malvaceae y Passifloraceae (75%, 80%, 75% y 100% de las especies de estas familias son autoincompatibles, respectivamente). En cambio, en apenas el 36,7 % de las especies de plantas estudiadas se detectó un sistema autocompatible. Esta estrategia reproductiva minoritaria aparece a lo largo de la filogenia, y sólo predominó

en dos familias botánicas: Gesneriaceae (85,7% de las especies) y Bromeliaceae (75% de las especies).

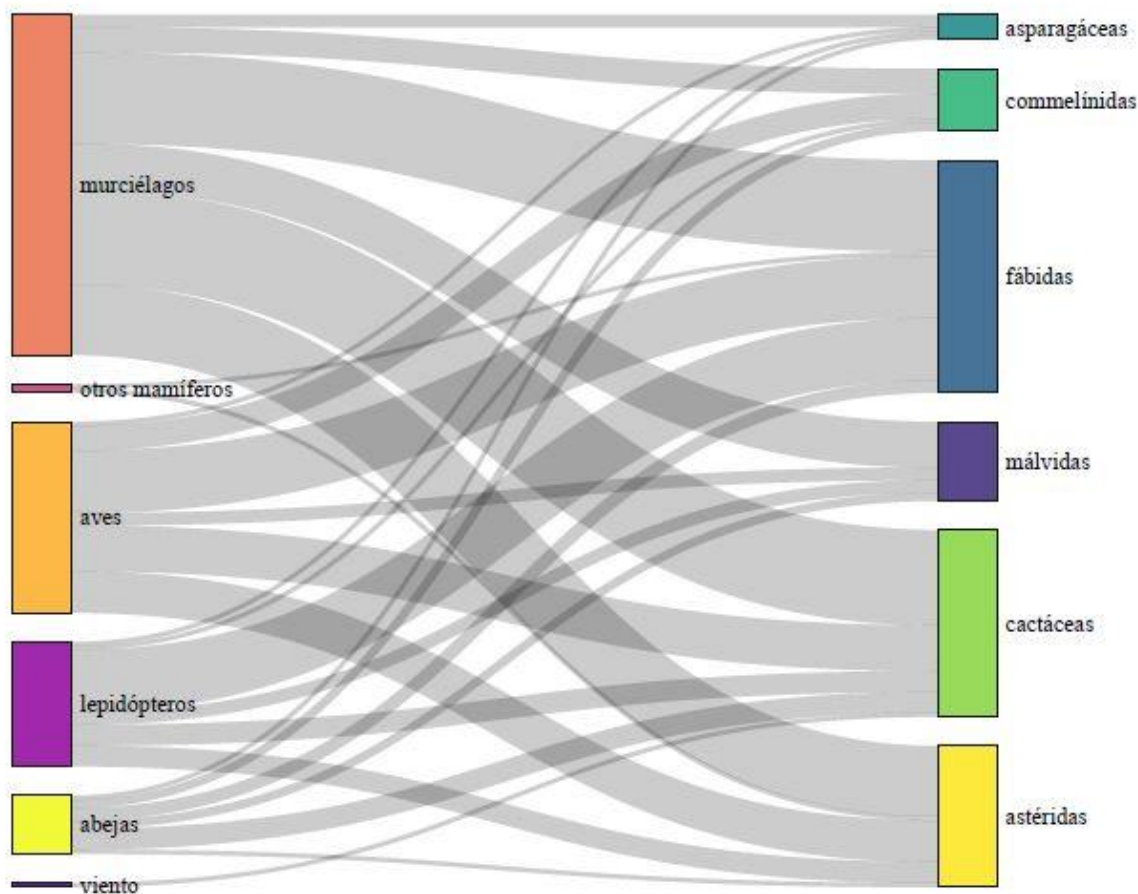


Figura 4. Interacciones entre 49 especies de angiospermas visitadas por murciélagos y otros agentes polinizadores. Las barras verticales de distintos colores representan los agentes polinizadores agrupados en diversas categorías zoológicas más el viento (a la izquierda) y los clados botánicos a los que pertenecen las especies de plantas (a la derecha). El tamaño de cada barra y el ancho de las conexiones se corresponden con el grado de interacción entre los grupos de plantas y de polinizadores.

En relación al sistema de cruzamiento, la mayoría (83,7%) de las especies estudiadas fueron alógamas obligadas (*i.e.* especies dependientes de polinizador) (Fig. 3; Anexo 2). Las familias con mayor cantidad de especies alógamas fueron Cactaceae (10), Fabaceae (5), Passifloraceae (3) y Bromeliaceae (3). En cambio, la autogamia espontánea está presente sólo en el 16,3% de las especies y se distribuye entre las familias Bromeliaceae, Capparaceae, Malvaceae, Caryocaraceae, Fabaceae, Cactaceae, Gentianaceae, Achantaceae y Gesneriaceae.

Al analizar la interacción entre el sistema de compatibilidad polínico y el sistema de cruzamiento se observa un predominio de especies que son a la vez autoincompatibles y alógamas (63,2%), seguido de las especies autocompatibles y alógamas (20,4%) y de las autocompatibles y autógamas (16,3%). No se encontraron especies de plantas reportadas como autoincompatibles y autógamas que sean polinizadas por murciélagos.

En términos de especialización hacia la polinización por murciélagos, el 32,6% de las especies estudiadas se han especializado exclusivamente en estos mamíferos (Fig 3; Anexo2). Esto se reporta en 9 de las 17 familias incluidas en este estudio. La especialización en vertebrados (*i. e.* murciélagos + otros mamíferos y murciélagos + aves) está presente en el 18,3 % de las especies de plantas (6 familias). El resto de las especies (45,1%) de plantas son generalistas y se distribuyen en 12 familias.

Interacción entre los sistemas reproductivos y la especialización a la quiropterofilia

Las especies de plantas polinizadas exclusivamente por murciélagos presentaron una combinación reproductiva de autoincompatibilidad y alogamia obligada (Fig. 3). Esta combinación representó el 93,7% de los casos, siendo *Cleome spinosa* (familia Capparaceae) la única especie en la que aparece un componente de autocompatibilidad.

El tipo de compatibilidad floral y el grado de especialización hacia los polinizadores se relacionan evolutivamente de manera significativa ($y = 1,53[0,33, 3,04] - 0,87[-1,67, -0,11]x$, $P = 0,009$; los intervalos de confianza se indican entre corchetes). Las especies autoincompatibles tienden a mostrar un alto grado de especialización hacia la polinización por murciélagos filostómidos, mientras que las especies autocompatibles tienden a ser generalistas. Por el contrario, no existe una relación evolutiva significativa entre el sistema de cruzamiento y el grado de especialización hacia los polinizadores ($y = 3,01[0,91, 4,16] - 0,98[-1,76, 0]x$, $P = 0,074$).

DISCUSIÓN

La polinización por murciélagos, un fenómeno eminentemente tropical (Ghanem y Voigt, 2012; Sritongchuay, Hughes y Bumrungsri, 2019), fue desconocido por la ciencia hasta inicios del siglo XX (Groom, 1904). Sin embargo, la quiropterofilia o polinización por murciélagos es un componente importante en el funcionamiento de extensos ecosistemas en América, África, Asia y Oceanía (Fleming, Geiselman y Kress, 2009; Krishnan *et al.*, 2020). Esto es especialmente relevante en el caso del Neotrópico, donde los murciélagos filostómidos son uno de los linajes más destacados de vertebrados en términos de biomasa y diversidad ecológica (Kunz *et al.*, 2011; Ghanem y Voigt, 2012).

No obstante, aún son pocos los estudios que han abordado la polinización por murciélagos desde una perspectiva integradora y comparativa, considerando tanto la historia evolutiva de las plantas, como sus diversas estrategias reproductivas, mecanismos genéticos responsables de una mayor diversidad genética, los grados de especialización en la polinización, entre otros factores (*p. ej.*, Martén-Rodríguez *et al.*, 2010; Kay, 2003; Barrett, 2013; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019; Aziz *et al.*, 2021).

Esta tesis evalúa por primera vez las interacciones entre filostómidos y plantas de diversos clados de angiospermas neotropicales. El estudio abarca un amplio contexto macroevolutivo, e incorpora el componente filogenético que aporta una mayor veracidad a los resultados. Como primer resultado se encontró que el sistema de compatibilidad polínica entre las plantas quiropterófilas, se relaciona significativamente con la especialización de las plantas adaptadas a este grupo de polinizadores (ver Fig. 3). Esta relación sugiere que plantas más especializadas a la polinización por filostómidos tienden a ser mayormente autoincompatibles. En cambio, el sistema de cruzamiento (i. e. especies autóгамas vs. especies alógamas) parece haber evolucionado independientemente del grado de especialización a la polinización por murciélagos. Estos dos hallazgos aparentemente se contradicen; sin embargo, varios factores podrían explicar la co-ocurrencia de ambos fenómenos durante la diversificación de los linajes de angiospermas visitadas por murciélagos en el Neotrópico, lo que se intenta discutir en las siguientes líneas.

En primera instancia, los resultados sugieren que las especies de plantas quiropterófilas autoincompatibles tienden a adquirir una mayor dependencia hacia la polinización por murciélagos (por especialización ecológica), mientras que las especies autocompatibles, tienden a ser mayormente generalistas (*i.e.* emplean otros agentes de polen adicionales a los murciélagos). En términos generales esto parece sugerir que el hecho de que una especie de planta se haya especializado en un grupo funcional de polinizadores, podría suponer que ese grupo haya sido probablemente muy eficiente y/o muy abundante como para garantizar el éxito reproductivo de la especie de planta durante su evolución. Por esto, cabría esperar que dicha especie de planta no amplíe el espectro de polinizadores, o desarrolle mecanismos de autopolinización (Lobo, Quesada y Stoner, 2005). En este sentido, en el caso particular de plantas al menos parcialmente quiropterófilas, se ha encontrado que los murciélagos son más eficientes que otros polinizadores o visitantes florales tales como colibríes u otras aves (*p.ej.* Muchhala y Thomson, 2010; Muchhala *et al.*, 2009; Ramírez *et al.*, 1984; Queiroz *et al.*, 2016), algunas abejas (*p.ej.* Srithongchuay, Bumrungsri y Sripao-rayá, 2008; Wayo *et al.*, 2018;) o que los esfíngidos nocturnos (*p.ej.* Arizaga *et al.*, 2000; Muchhala *et al.*, 2009; Vale *et al.*, datos no publicados, pero ver también Amorim, Galetto y Sazima, 2013). Además, varios estudios relacionados con el sistema de compatibilidad polínica respaldan que especies de plantas autoincompatibles, polinizadas por una o varias especies de murciélagos, pueden producir una descendencia abundante y de calidad,

como para garantizar su perpetuidad (*p. ej.*, Kress y Stone, 1993; Gribel, Gibbs y Queiroz, 1999; Varassin, Trigo y Sazima, 2001; Valiente-Banuet *et al.*, 2004; Verçozza *et al.*, 2012; Tremlett *et al.*, 2019). Este patrón se ha observado sobre todo en bosques tropicales de tierras bajas continentales, donde se presentan niveles muy bajos de autopolinización y altos niveles de dioecia. Esto resulta relevante si consideramos a la dioecia (*i.e.* existen especies de plantas con flores femeninas y masculinas en distintos individuos) como un caso extremo de autoincompatibilidad. Coincidentemente, este tipo de bosques y su flora exhiben relaciones mucho más especializadas con sus polinizadores, en comparación con las regiones templadas e insulares (Bond 1994; Lémuz-Jiménez y Ramírez, 2003).

Por otra parte, más allá del contexto de la polinización por murciélagos, la correlación entre el sistema de incompatibilidad polínica y el grado de especialización en la polinización ha sido encontrada para gremios de plantas de otras regiones en función de otros polinizadores. Johnson, Harris y Procheş, (2009) obtuvieron resultados similares a los de este estudio, al evaluar los sistemas de polinización característicos de 21 especies de plantas entomófilas de comunidades de pastizales del Sudáfrica. Los autores encontraron que la mayoría de las especies autoincompatibles parecían depender de una o unas pocas especies de polinizadores. Así mismo, Nadia, De Menezes, y Machado (2013), proporcionan evidencia de este patrón, pero en relación al otro extremo de la interacción entre ambas variables. Ellos mencionan que la autocompatibilidad y los sistemas de polinización generalistas son adaptaciones a la colonización de nuevas áreas, y son típicos de especies de plantas propias de manglares con escasez de polinizadores. Otros autores reportan que la autopolinización y los sistemas generalistas son frecuentes y aparentemente exitosos en otros ambientes y ecosistemas remotos, altamente perturbados, con escasa disponibilidad o predictibilidad de polinizadores (*p. ej.*, Baker, 1955; Anderson *et al.*, 2001; Shivanna, 2012; Faife, Ferrero y Navarro, 2014;).

Los resultados de esta tesis apoyan, por tanto, el “principio del polinizador más eficiente” (Stebbins, 1970), el cual propone que una especie de planta debe especializarse al polinizador más eficiente y/o más abundante cuando la disponibilidad o predictibilidad del polinizador son localmente altas. Por el contrario, una especie de planta tiende a la generalización cuando la actividad de los polinizadores varía de un año a otro (Stebbins, 1970; Waser *et al.*, 1996; Johnson y Steiner, 2000) o si la eficiencia de varios polinizadores disponibles es baja (Sahli y Conner, 2006). Este principio se alinea con el concepto de síndromes de polinización (*i. e.* conjuntos de caracteres florales destinados a atraer y/o interactuar de forma efectiva con un tipo particular de polinizador) que en las últimas tres décadas ha estado en crisis (Van der Pijl, 1961; Fenster *et al.*, 2004 versus Waser *et al.*, 1996; Gómez y Zamora, 2006). Ambos supuestos sugieren que, en las interacciones planta-polinizador altamente especializadas, este último puede ejercer una importante fuerza selectiva sobre varios caracteres morfo-

fisiológico de las flores (Thompson, 1994), siendo esta una situación mayormente asimétrica (*i.e.* un polinizador ejerce mayor fuerza sobre cada planta especialista, pero tiene que adaptarse a muchas especies de plantas a la vez). Esto puede proporcionar una gran ventaja para las plantas involucradas (Gómez y Zamora, 2006), entre ellas la de poder adquirir y mantener sistemas de autoincompatibilidad polínica (o de otros tipos), que pueden generar mayor diversidad genética, eficacia biológica y/o potencial evolutivo (Darwin, 1862; Lewis, 1949; Silva y Goring, 2001). Además, los sistemas de incompatibilidad una vez establecidos pueden mitigar las desventajas de la autofecundación relacionadas con la depresión endogámica (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Murcia, 1996), sobre la capacidad reproductiva de la planta, por lo que no se ven afectadas la fertilidad del polen ni la producción de semillas (Lande y Schemske, 1985; Porcher y Lande, 2005).

Por otra parte, si bien los sistemas de polinización generalistas también pueden promover variabilidad genética y, por lo tanto, mantener un cierto potencial evolutivo entre las plantas (Armbruster y Baldwin, 1998), su efectividad suele depender de un grupo más amplio de agentes de polen cuya eficiencia y predictibilidad individuales suelen variar considerablemente (Murcia, 1996; Waser *et al.*, 1996; Larsson, 2005; Faife-Cabrera, Ferrero y Navarro, 2018). A pesar de que se ha demostrado que la especialización tiene la capacidad de seleccionar fenotipos florales, los sistemas de polinización generalistas son muy comunes en la naturaleza (Waser *et al.*, 1996). Tal prevalencia de la generalización en la polinización podría deberse, a una alta impredecibilidad de los polinizadores más importantes, lo cual puede desembocar en dos posibles resultados: a) una dilución del proceso de selección cuando existe un flujo de genes entre poblaciones (Thompson, 1994), o b) una marcada selección de adaptaciones a diferentes polinizadores locales cuando existe un aislamiento genético entre poblaciones (Gómez y Zamora, 2006; Hazlehurst, 2016). En cambio, en ocasiones, la presencia de un sistema de polinización aparentemente generalista, puede deberse a eficiencias y abundancias muy parecidas para dos o más polinizadores, por lo que la planta muestra un síndrome mayormente mixto, en respuesta a más de un agente selectivo de sus atributos florales, lo que resulta en un fenotipo intermedio similar al de una planta generalista (Waser *et al.*, 1996; Muchhala *et al.*, 2009). En el conjunto de las especies que fueron objeto de estudio en este trabajo, se advierte la presencia de ejemplos de todos estos casos, lo cual evidencia que los murciélagos filostómidos participan en la polinización de grupos vegetales muy diversos y en diferentes contextos de paisaje de polinizadores (Christianini, Forzza y Buzato, 2013; Fleming, Geiselman y Kress, 2009; Molina-freaner y Eguiarte, 2003; Valdés, González-Torres y Palmarola, 2011).

Los resultados del presente estudio, difieren de otros autores que han explorado la relación entre los sistemas de compatibilidad polínica, sistemas de cruzamiento y la especialización hacia un determinado grupo funcional de polinizadores. Por ejemplo,

Martén-Rodríguez y Fenster (2010) evaluaron para la tribu Gesneriae (Familia Gesneriaceae), si plantas con sistemas de polinización especializados y visitas infrecuentes experimentan una mayor limitación de polen, frutos y semillas, en comparación con sus congéneres generalistas en zonas insulares del Caribe. Los autores encontraron que aquellas especies que tendían a la especialización hacia un determinado grupo funcional, tienen mayor probabilidad de presentar limitación de polen y de exhibir niveles significativos de autopolinización autónoma. Sin embargo, esto ocurrió mayormente para especies altamente especializadas en la polinización por colibríes y no en las especializadas en murciélagos. De hecho, varias de las especies ornitófilas de este estudio recibieron tasas de visitas florales muy bajas por parte de estas aves, mientras que las polinizadas por murciélagos, produjeron suficientes frutos y semillas a pesar de carecer de mecanismos de autopolinización autónoma (Martén-Rodríguez y Fenster, 2010).

Los autores sugieren que la alta incidencia de la autopolinización autónoma entre las especies ornitófilas podría ser una consecuencia de la morfología floral particular de las especies estudiadas y no una respuesta adaptativa al servicio de un polinizador poco eficiente (Martén-Rodríguez y Fenster, 2010). Sin embargo, también mencionan que, al comparar el cuajado de frutos de las polinizaciones manuales cruzadas con la polinización abierta, esta variable fue mayor en el segundo grupo, lo que sugiere que la autopolinización se utiliza como garantía reproductiva al aumentar el cuajado general de frutos y semillas. Por lo tanto, el estudio de Martén-Rodríguez y Fenster (2010) propone, además, que la limitación de polen pudo haber sido una fuerza selectiva impulsora de los cambios de la especialización a la generalización y en la evolución de mecanismos de autopolinización autónoma, los cuales garantizan la reproducción en entornos de polinización variables. Esta posible explicación podría aplicarse a la aparente no correlación entre el sistema de cruzamiento y el grado de especialización a la quiropterofilia aquí encontrado.

Teniendo en cuenta estas consideraciones, es probable que las transiciones entre los sistemas de polinización (de sistemas especializados a generalizados y viceversa) puedan impulsar un proceso de selección constante que aumente o mantenga el éxito reproductivo femenino de la planta, al desarrollar estrategias que mitigan la limitación de polen (Martén-Rodríguez y Fenster, 2008; Martén-Rodríguez y Fenster, 2010). Alternativamente, las transiciones pueden actuar sobre el éxito reproductivo masculino (lo cual, a su vez, puede favorecer la especialización en polinización), al presentarse una mayor eficiencia en la transferencia de polen (Fleming y Sosa, 1994; Liu *et al.*, 2013).

En este contexto, el hecho de que nuestros resultados no muestren relación entre la especialización a la polinización por murciélagos y el sistema de cruzamiento podría sugerir que esta última variable realmente evoluciona “desconectada” de las otras dos. Funcionaría por tanto, como una fuerza independiente al grado de especialización que como este, también propende a mantener el éxito reproductivo de

las especies de plantas (Fenster y Martén-Rodríguez, 2007), al mitigar factores como la limitación de polen (Lloyd, 1992; Murcia, 1996; Schoen *et al.*, 1996), la baja tasa de visitantes florales y la pérdida de polinizadores a causa de la degradación del hábitat (Murcia, 1996; Fenster y Martén-Rodríguez, 2007). De igual manera funcionarían como fuerzas selectivas para promover el cruzamiento externo y prevenir la depresión endogámica. Así, existen múltiples combinaciones entre el grado de especialización y el sistema de cruzamiento, según lo requiera, el éxito reproductivo de la planta.

De esta forma, se pueden presentar sistemas alógamos especialistas, que tienen la capacidad de promover el cruzamiento externo y prevenir la depresión endogámica (Charlesworth y Charlesworth, 1987) cuando el polinizador exclusivo o principal es abundante en tiempo y espacio; y sistemas de polinización especializados con características florales que promueven la autopolinización autónoma cuando hay variaciones sustanciales en la disponibilidad de este(estos) polinizador(es) exclusivo(s) o principal(es) (Fenster y Martén-Rodríguez, 2007). En el otro extremo del abanico de posibles interacciones tenemos especies de plantas con mecanismos de autopolinización autónoma y sistemas de polinización generalizados, como respuesta a la baja tasa de visitas por parte de polinizadores a causa de los cambios en las condiciones del hábitat (Shivanna, 2012).

Cabe resaltar que, para el caso de las especies evaluadas en el presente estudio, aquellas que son polinizadas exclusivamente por murciélagos, no presentan mecanismos de autopolinización autónoma, lo cual también es evidente en otras investigaciones (*p. ej.*, Fenster y Martén-Rodríguez, 2007; Martén-Rodríguez, 2008). De la misma manera, cuando existen especies de plantas con síndrome quiropterófilo, que son visitadas por grupos de polinizadores secundarios, estos tienden a disminuir la eficacia en la polinización por murciélagos (Arizaga *et al.*, 2000; Muchchala *et al.*, 2009; Ashworth *et al.*, 2015; Wayo *et al.*, 2018). Esto estaría confirmando a la vez, que las plantas con afinidad a la polinización exclusiva por murciélagos filostómidos, probablemente no requieran de mecanismos de autopolinización autónoma como un seguro reproductivo, ya que este grupo polinizador es lo suficientemente eficiente y fiel en sus visitas como para garantizar el éxito reproductivo de las especies vegetales que polinizan.

Por otra parte, la no relación entre la especialización a la polinización por murciélagos y el sistema de cruzamiento puede deberse a que existen varios estados intermedios en el grado de dependencia hacia los polinizadores por parte de las plantas que no pudieron ser detectados por los estudios originales. Por tal razón, estas no se limitarán únicamente a la autogamia o a la alogamia estrictas (Cruden y Lyon, 1989, Naghiloo, Bellstedt y Claßen-Bockhoff, 2019). De esta manera, muchas especies de plantas con capacidad de autofecundación tienden a mostrar un sistema de apareamiento autógamo facultativo (*i.e.* donde coexisten mecanismos de autofecundación, autofecundación autónoma y polinización cruzada), que puede variar

en distintos grados según los entornos de polinización predominantes (Plitmann y Levin, 1990; Ferrero *et al.*, 2013; Queiroz *et al.*, 2016; Shivanna, 2015). Las especies de plantas que presentan este tipo de sistema de reproducción exhiben una tendencia hacia un menor riesgo de extinción, lo que demuestra que esta es una estrategia de apareamiento exitosa (Shivanna, 2015), por lo cual, se puede decir que el sistema sexual de la mayoría de las especies no es rígido, sino que varía en diferentes grados según la composición genética y las condiciones ambientales (Good-Avila, Mena-Alí y Stephenson, 2008; Levin, 1996; Shivanna, 2015).

Ahora bien, en el análisis de la relación entre sistema de compatibilidad y el grado de especialización a la polinización por murciélagos esta tesis enfrentó una importante limitación. Los métodos comparativos filogenéticos disponibles al momento no permitieron evaluar la relación evolutiva de dos variables multiestado. Como parte del modelo logístico filogenético la variable de respuesta debe ser binaria, mientras que la variable independiente puede ser binaria o asumir múltiples estados. Debido a esto, la ausencia de relación entre ambas variables podría ser un artefacto del método. Es por esto que, si en análisis futuros se pudieran incorporar más estados a la variable de respuesta, aconsejamos considerar la inclusión de especies de plantas con depresión endogámica como un estado aparte en el sistema de compatibilidad polínica y a las especies con autogamia facultativa (*i.e.* especies mayormente alógamas con de seguro reproductivo autógeno) como otro estado en el sistema de cruzamiento. De esta forma, se pudiera obtener un patrón más detallado de la evolución de estos caracteres en relación con la especialización ecológica en la polinización por murciélagos. Igualmente es necesario resaltar la importancia de evaluar los sistemas de compatibilidad polínica, de cruzamiento y de polinización en su conjunto, con el fin de tener una mejor comprensión de las relaciones de estos mecanismos de reproducción que dan lugar a la diversificación floral en las angiospermas.

Por otra parte, el escenario de relaciones entre variables encontrado aquí para especies polinizadas por murciélagos en el Neotrópico, podría ampliarse en la medida que aparezca más información base sobre la ecología reproductiva e información filogenética sobre las plantas del Paleotrópico o hemisferio oriental del planeta. En este sentido, se debe reconocer que los murciélagos pteropódidos, la contraparte ecológica de los filostómidos, desempeñan un papel importante en la polinización de muchas especies de plantas tropicales y subtropicales del Viejo Mundo (Aziz *et al.*, 2021; Fujita y Tuttle, 1991; Hodgkison *et al.*, 2003) por lo que urge incorporar esta otra versión más oriental de las interacciones murciélago-planta.

En este orden de ideas, aunque centrado solo en el Neotrópico, este es el primer estudio que relaciona el sistema de reproducción con la especialización de las plantas a la polinización por murciélagos filostómidos a una escala macroevolutiva amplia. Si bien este estudio además de geográficamente, también estuvo limitado por la

disponibilidad de especies en la filogenia de Qian y Jin (2016), los resultados apoyan la hipótesis de que las plantas que se especializan en la polinización por murciélagos tienden a presentar autoincompatibilidad. Este patrón se distribuye a lo largo de las diferentes familias de plantas con flor, incluyendo aquellas con mayor diversidad de especies como lo son Asteraceae y Fabaceae, y de igual manera, abarca especies de plantas tanto eudicotiledóneas como monocotiledóneas. Esto indica que las relaciones especializadas con estos mamíferos voladores aparentemente aportan importantes ventajas ecológicas y reproductivas a la flora neotropical.

A pesar de que los murciélagos polinizan un menor número de géneros de plantas americanas en comparación con colibríes e insectos (Fleming y Muchhala, 2008), son agentes de polen sustancialmente más eficientes que otros grupos funcionales (Muchhala y Thomson, 2010).

Por último, dado que esta investigación compara datos provenientes de grupos vegetales tan diversos y abarca sistemas de polinización que incluyen tanto especialización como generalismo, los resultados en su conjunto, ofrecen un punto de vista mejor soportado sobre la polinización y las interacciones murciélago-planta y cómo ellas podrían afectar en un futuro cercano a la flora Neotropical y sus visitantes florales. Considerando que los cambios climáticos, y otros factores globales (*i.e.* degradación del hábitat y la fragmentación) podrían alterar la distribución, fenología y disponibilidad tanto de las flores como de sus principales y únicos polinizadores (Bond 1994), a largo plazo, esto podría ocasionar un colapso en la red de interacción. Si este colapso implica la pérdida o desacople geográfico o fenológico entre las plantas y sus principales grupos funcionales de polinizadores, las especies de plantas se deberán adaptar a la visita de otros vectores polínicos o a desarrollar mecanismos de autopolinización (Fenster y Martén-Rodríguez, 2007). Si esto no es posible, las especies vegetales tenderían a ser más propensas a diezmar sus poblaciones conllevando a extinciones locales, lo que provocaría alteraciones en los servicios ecosistémicos que estas puedan prestar (Nagendra, Reyers y Lavorel, 2013).

CONCLUSIONES

- El grado de especialización en la polinización por murciélagos entre las plantas del Neotrópico se correlaciona positivamente con el grado de incompatibilidad polínica (*i.e.* especies más especializadas en ser polinizadas por murciélagos tienen a ser autoincompatibles) pero no guarda relación con la presencia o ausencia de mecanismos de autogamia.
- La frecuente doble condición de una alta especialización en la polinización por murciélagos y una autoincompatibilidad polínica en la flora tropical visitada por murciélagos supone un reto adicional en el manejo de los ecosistemas tropicales frente al cambio climático, la fragmentación de hábitats y la pérdida de fauna.

BIBLIOGRAFÍA

- Ackerman, J. (2000). Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Plant Systematics and Evolution*, 222, 167-185.
- Aguilar-Rodríguez, P. A., Krömer, T., Tschapka, M., García-Franco, J. G., Escobedo-Sarti, J., y MacSwiney G, M. C. (2019). Bat pollination in Bromeliaceae. *Plant Ecology & Diversity*, 12(1), 1-19.
- Aizen, M. A., Ashworth, L., y Galetto, L. (2002). Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter?. *Journal of Vegetation Science*, 13(6), 885-892.
- Amorim, F. W., Galetto, L., y Sazima, M. (2013). Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant biology*, 15(2), 317-327.
- Anderson, G. J., Bernardello, G., Stuessy, T. F., y Crawford, D. J. (2001). Breeding system and pollination of selected plants endemic to Juan Fernández Islands. *American Journal of Botany*, 88(2), 220-233.
- Arizaga, S., Ezcurra, E., Peters, E., de Arellano, F. R., y Vega, E. (2000b). Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany*, 87(7), 1011-1017.
- Armbruster, W.S., y Baldwin, B. G. 1998. Switch from specialized to generalized pollination. *Nature*, 394: 632.
- Ashworth, L., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Lopezaraiza-Mikel, M., Avila-Sakar, G., Rosas-Guerrero, V., y Quesada, M. (2015). Pollination syndromes: a global pattern of convergent evolution driven by the most effective pollinator. In *Evolutionary biology: biodiversification from genotype to phenotype* (pp. 203-224). Springer, Cham.
- Aziz, S. A., McConkey, K. R., Tanalgo, K., Sritongchuay, T., Low, M. R., Yong, J., Mildenstein, T. L., Nuevo Diego, C. L., Lim, V. C., y Racey, P. A. (2021). The critical importance of Old World fruit bats for healthy ecosystems and economies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 181.
- Baker, H. G. (1955). Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution*, 9(3), 347-349.
- Barrett, S. C. (2013). The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1765).
- Barrett, S. C., y Helenurm, K. (1987). The reproductive biology of boreal forest herbs. I. Breeding systems and pollination. *Canadian Journal of Botany*, 65(10), 2036-2046.

- Bawa, K. (1990). Plant–pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 399-422.
- Benavidez, A., Ordano, M. A., y Valoy, M. (2013). Autocompatibilidad y selección mediada por polinizadores sobre el despliegue floral en una población de *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Lilloa*, 50 (1), 10–19.
- Bond, W. J. (1994). Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 344(1307), 83-90.
- Caballero-Martínez, L. A., Aguilera-Gómez, L. I., Rivas-Manzano, I. V., Aguilar-Ortigoza, C. J., y Lamus-Molina, V. (2012). Biología floral y polinización de *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult. (Convolvulaceae) en Ixtapan del Oro, Estado de México (México). *Anales de Biología*, 34, 65-76.
- Campbell, C. S., Quinn, J. A., Cheplick, G. P., y Bell, T. J. (1983). Cleistogamy in grasses. *Annual review of ecology and systematics*, 14(1), 411-441.
- Charlesworth, D., y Charlesworth, B. (1987). Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual review of ecology and systematics*, 237-268.
- Christianini, A. V., Forzza, R. C., y Buzato, S. (2013). Divergence on floral traits and vertebrate pollinators of two endemic *Encholirium* bromeliads. *Plant Biology*, 15(2), 360-368.
- Crepet, W. L. (1979). Insect pollination: a paleontological perspective. *BioScience*, 29(2), 102-108.
- Cruden, R. W., y Lyon, D. L. (1989). Facultative xenogamy: examination of a mixed mating system. En: J. H. Bock y Y Linhart (Eds.), *The evolutionary ecology of plants*, 171-208. CRC Press.
- Cruz Neto, O. (2007). Fenología, biología reproductiva e eficiência dos visitantes florais de espécies simpátricas de Inga (Leguminosae-Mimosoideae) em remanescente de floresta atlântica no Nordeste do Brasil (Master's thesis). Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
- Darwin, C. (1862). On the two forms, or dimorphic condition, in the species of *Primula*, and on their remarkable sexual relations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 6(22), 77-96.
- Faife-Cabrera, M., Ferrero, V., y Navarro, L. (2014). Unravelling the stylar polymorphism in *Melochia* (Malvaceae): reciprocity and ancillary characters. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 176(2), 147-158.
- Faife-Cabrera, M., Ferrero, V., y Navarro, L. (2018). Relationship between herkogamy, incompatibility and reciprocity with pollen–ovule ratios in *Melochia* (Malvaceae). *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 152(1), 80-89.

- Felsenstein J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., y Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 375-403.
- Fenster, C. B., y Marten-Rodriguez, S. (2007). Reproductive assurance and the evolution of pollination specialization. *International Journal of Plant Sciences*, 168(2), 215-228.
- Fleming, T. H., Geiselman, C., y Kress, W. J. (2009). The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of botany*, 104(6), 1017-1043.
- Ferrero, V., Castro, S., Costa, J., Acuna, P., Navarro, L., y Loureiro, J. (2013). Effect of invader removal: pollinators stay but some native plants miss their new friend. *Biological invasions*, 15(10), 2347-2358.
- Fleming, T. H., y Muchhala N. (2008). Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, 35(5), 764-780.
- Fleming, T. H., y Muchhala, N. (2008). Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, 35(5), 764-780.
- Fleming, T. H., y Sosa, V. J. (1994). Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy*, 75(4), 845-851.
- Fujita, M. S., y Tuttle, M. D. (1991). Flying foxes (Chiroptera: Pteropodidae): threatened animals of key ecological and economic importance. *Conservation Biology*, 5(4), 455-463.
- Ghanem, S. J., y Voigt, C. C. (2012). Increasing awareness of ecosystem services provided by bats. *Advances in the Study of Behavior*, 44, 279-302.
- Gómez, J. M., y Zamora R. (2006). Ecological factors than promote the evolution of generalization in pollination systems. En: Waser, N. M. (ed.), *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization* (145-166). University of Chicago Press, Chicago.
- Good-Avila, S. V., Mena-Alí, J. I., y Stephenson, A. G. (2008). Genetic and environmental causes and evolutionary consequences of variations in self-fertility in self-incompatible species. En *Self-incompatibility in flowering plants* (33-51). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Grant, V. (1949). Pollination systems as isolation mechanisms in flowering plants. *Evolution*, 3, 82-97.
- Gribel, R., Gibbs, P. E., y Queiróz, A. L. (1999). Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 247-263.

- Groom, P. (1904). Handbuch der Blütenbiologie. *Nature*, 71(1828), 26-26.
- Johnson, S. D., Harris, L. F., y Procheş, Ş. (2009). Pollination and breeding systems of selected wildflowers in a southern African grassland community. *South African Journal of Botany*, 75(4), 630-645.
- Hanley, M. E., Franco, M., Pichon, S., Darvill, B., y Goulson, D. (2008). Breeding system, pollinator choice and variation in pollen quality in British herbaceous plants. *Functional Ecology*, 22(4), 592-598.
- Hazlehurst, J. A., Tinoco, B., Cárdenas, S., y Karubian, J. (2016). Pollination ecology of *Oreocallis grandiflora* (Proteaceae) at the northern and southern ends of its geographic range. *Journal of Pollination Ecology*, 19(15).
- Herrera M, L. G., y Martínez Del Río, C. (1998). Pollen digestion by New World bats: effects of processing time and feeding habits. *Ecology*, 79(8), 2828-2838.
- Hodgkison, R., Balding, S. T., Zubaid, A., y Kunz, T. H. (2003). Fruit Bats (Chiroptera: Pteropodidae) as seed dispersers and pollinators in a lowland malaysian rain Forest. *Biotropica*, 35(4), 491-502.
- Holland, P. (2001) The biosphere and the role of vegetation. En A. P. Sturman Y R. A. Spronken-Smith (Ed.), *The Physical Environment: A New Zealand Perspective* (113-129). Melbourne, Australia: Oxford University Press.
- Johnson, S. D., y Steiner, K. E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in ecology & evolution*, 15(4), 140-143.
- Kay, E. E. (2003). Floral evolutionary ecology of *Passiflora* (Passifloraceae); subgenera *Murucuia*, *Pseudomurucuia* and *Astephia*. (Tesis de doctorado). Saint Louis University. Estados Unidos.
- Kearns, C. A., y Inouye, D. W. (1994). Fly pollination of *Linum lewish* (Linaceae). *American Journal of Botany*, 81(9), 1091-1095.
- Kress, W. J., y Stone, D. E. (1993). Morphology and floral biology of *Phenakospermum* (Strelitziaceae), an arborescent herb of the Neotropics. *Biotropica*, 290-300.
- Krishnan, S., Wiederkehr Guerra, G., Bertrand, D., Wertz-Kanounnikoff, S., & Kettle, C. J. (2020). *The pollination services of forests: A review of forest and landscape interventions to enhance their cross-sectoral benefits*.
- Krishnan, S., Wiederkehr Guerra, G., Bertrand, D., Wertz-Kanounnikoff, S., y Kettle, C. J. (2020). The pollination services of forests: A review of forest and landscape interventions to enhance their cross-sectoral benefits. Rome, FAO & Bioversity International.
- Kunz, T. H., de Torrez, E. B., Bauer, D., Lobova, T., y Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Europe*, 31, 32.

- Lande, R., y Schemske D. (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, 39(1), 24-40.
- Larsson, M. (2005). Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia*, 146(3), 394-403.
- Lemus-Jiménez, L. J., y Ramírez, N. (2003). Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 54(97), 114.
- Levin, D. A. (1996). The evolutionary significance of pseudo-self-fertility. *The American Naturalist*, 148(2), 321-332.
- Lewis, D. (1949). Incompatibility in flowering plants. *Biological reviews*, 24(4), 472-496.
- Liu, Z. J., Chen, L. J., Liu, K. W., Li, L. Q., Rao, W. H., Zhang, Y. T., Tang, G. D., y Huang, L. Q. (2013). Adding perches for cross-pollination ensures the reproduction of a self-incompatible orchid. *PloS one*, 8(1), e53695.
- Lloyd, D. G. (1992). Self-and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International journal of plant sciences*, 153(3, Part 1), 370-380.
- Lobo, J. A., Quesada, M., y Stoner, K. E. (2005). Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) populations in two tropical life zones in Costa Rica. *American Journal of Botany*, 92(2), 370-376.
- Marten-Rodriguez, S. (2008). Evolution of pollination and breeding systems of Antillean Gesneriaceae (Doctoral dissertation). Universidad de Maryland. Estados Unidos
- Martén-Rodríguez, S., Fenster, C. B., Agnarsson, I., Skog, L. E., y Zimmer, E. A. (2010). Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation. *New Phytologist*, 188(2), 403-417.
- Martén-Rodríguez, S., y Fenster, C. B. (2008). Pollination ecology and breeding systems of five *Gesneria* species from Puerto Rico. *Annals of botany*, 102(1), 23-30.
- Martén-Rodríguez, S., y Fenster, C. B. (2010). Pollen limitation and reproductive assurance in Antillean Gesneriaceae: a specialists vs. generalist comparison. *Ecology*, 91(1), 155-165.
- Martinelli, G. (1995). Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic rainforest of southeastern Brazil (Doctoral dissertation). University of St Andrews. Escocia.
- Molina-Freaner F, y Eguiarte LE (2003). The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany*, 90(7), 1016-1024.
- Muchhala, N. (2006). The pollination biology of *Burmeistera* (Campanulaceae): specialization and syndromes. *American Journal of Botany*, 93(8), 1081-1089.
- Muchhala, N., Caiza, A., Vizuete, J. C., y Thomson, J. D. (2009). A generalized pollination system in the tropics: bats, birds and *Aphelandra acanthus*. *Annals of Botany*, 103(9), 1481-1487.

- Muchhala, N., y Thomson, J. D. (2010). Fur versus feathers: pollen delivery by bats and hummingbirds and consequences for pollen production. *The American Naturalist*, 175(6), 717-726.
- Munguía-Rosas, M.A., Sosa, V.J., y Jácome-Flores, M.E. (2010). Pollination system of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus (tribe Cereeae) in eastern Mexico. *Plant Biology*, 12(4), 578-586.
- Muñoz, A. A., Arroyo, M. T. (2006). Pollen limitation and spatial variation of reproductive success in the insect-pollinated shrub *Chuquiraga oppositifolia* (Asteraceae) in the Chilean Andes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 38(4), 608-613.
- Murcia, C. (1996). Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. J Schelmas y R. Greenberg (Ed.). En *Forest patches in tropical landscapes*, (19-36). Island Press.
- Nadia, T. D. L, De Menezes, N. L., y Machado, I. C. (2013). Floral traits and reproduction of *Avicennia schaueriana* Moldenke (Acanthaceae): a generalist pollination system in the Lamiales. *Plant Species Biology*, 28(1), 70-80.
- Nagendra, H., Reyers, B., y Lavorel, S. (2013). Impacts of land change on biodiversity: making the link to ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5(5), 503-508.
- Naghiloo, S., Bellstedt, D. U., y Claßen-Bockhoff, R. (2019). The plasticity of breeding system in arid-adapted Zygophylloideae. *Journal of Arid Environments*, 162, 1-9.
- Nassar, J. M., 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(7), 918-927.
- Plitmann, U., y Levin, D. A. (1990). Breeding systems in the Polemoniaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 170(3), 205-214.
- Porcher, E., y Lande, R. (2005). Loss of gametophytic self-incompatibility with evolution of inbreeding depression. *Evolution*, 59(1), 46-60.
- Qian H y Jin Y. (2016). An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology*. 9(2), 233-239.
- Queiroz, J. A., Quirino, Z. G. M., Lopes, A. V., y Machado, I. C. (2016). Vertebrate mixed pollination system in *Encholirium spectabile*: a bromeliad pollinated by bats, opossum and hummingbirds in a tropical dry forest. *Journal of Arid Environments*, 125, 21-30.
- Ramírez N, Sobrevila C, de Enrech, N. X., y Ruiz-Zapata, T. (1984). Floral biology and breeding system of *Bauhinia benthamiana* Taub. (Leguminosae), a bat-pollinated tree in Venezuelan "Llanos". *American Journal of Botany*, 71(2), 273-280.

- Ratto, F., Simmons, B. I., Spake, R., Zamora-Gutierrez, V., MacDonald, M. A., Merriman, J. C., Tremlett, C. J., Poppy, G. M., Peh, K. S. H., y Dicks, L. V. (2018). Global importance of vertebrate pollinators for plant reproductive success: a meta-analysis. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16(2), 82-90.
- Sahley, C. (1996). Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 83(10), 1329-1336.
- Sahli, H. F., y Conner, J. K. (2006). Characterizing ecological generalization in plant-pollination systems. *Oecologia*, 148(3), 365-372.
- Sazima, M., & Sazima, I. (1978). Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in southeastern Brazil. *Biotropica*, 100-109.
- Schoen, D. J., Morgan, M. T., y Bataillon, T. (1996). How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1345), 1281-1290.
- Sekercioglu, C. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in ecology & evolution*, 21(8), 464-4.
- Shivanna, K. R. (2012). Reproductive assurance through unusual autogamy in the absence of pollinators in *Passiflora edulis* (passion fruit). *Current science*, 103(9), 1091.
- Shivanna, K. R. (2015). Reproductive assurance through autogamous self-pollination across diverse sexual and breeding systems. *Current Science*, 1255-1263.
- Silva, N. F., y Goring, D. R. (2001). Mechanisms of self-incompatibility in flowering plants. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*, 58(14), 1988-2007.
- Srithongchuay, T., Bumrungsri, S., y Sripao-roya, E. (2008). The pollination ecology of the late-successional tree, *Oroxylum indicum* (Bignoniaceae) in Thailand. *Journal of Tropical Ecology*, 477-484.
- Srithongchuay, T., Hughes, A. C., y Bumrungsri, S. (2019). The role of bats in pollination networks is influenced by landscape structure. *Global Ecology and Conservation*, 20, e00702.
- Stebbins, G. L. (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. 1. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 307-326
- Stebbins, G. L. (1981). Coevolution of grasses and herbivores. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 75-86.
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. Chicago Press, Chicago, IL, Estados, University Press of Chicago Press.

- Tremlett, C. J., Moore, M., Chapman, M. A., Zamora-Gutierrez, V., y Peh, K. S. H. (2020). Pollination by bats enhances both quality and yield of a major cash crop in Mexico. *Journal of Applied Ecology*, 57(3), 450-459.
- Uphof, J. T. (1938). Cleistogamic flowers. *The Botanical Review*, 4(1), 21-49.
- Valdés, D. B., González-Torres, L. R., y Bejerano, A. P. (2011). Biología de la polinización de *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae) en el Pan de Matanzas, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 163-168.
- Vale, Á., Rojas, D., Álvarez, J. C., y Navarro, L. (2013). Distribution, habitat disturbance and pollination of the endangered orchid *Broughtonia cubensis* (Epidendrae: Laeliinae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 172(3), 345-357.
- Valiente-Banuet, A., Gally, R. S., Arizmendi, M. C., y Casas, A. (2007). Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 68(1), 1-8.
- Valiente-Banuet, A., Molina-Freaner, F., Torres, A., Arizmendi, M. D. C., y Casas, A. (2004). Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany*, 91(6), 850-855.
- Van der Pijl, L. (1961). Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution*, 44-59.
- Varassin, I. G., Trigo, J. R., y Sazima, M. (2001). The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136(2), 139-152.
- Verçoza, F. C., Martinelli, G., Baumgratz, J. F. A., y Esbérard, C. E. L. (2012). Polinização e dispersão de sementes de *Dysochroma viridiflora* (Sims) Miers (Solanaceae) por morcegos no Parque Nacional da Tijuca, um remanescente de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Natureza on line*, 10(1), 7-11.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N. M., y Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4), 1043-1060.
- Wayo, K., Phankaew, C., Stewart, A. B., y Bumrungsri, S. (2018). Bees are supplementary pollinators of self-compatible chiropterophilous durian. *Journal of Tropical Ecology*, 34(1), 41.
- Wheelwright, N. T., Dukeshire, E. E., Fontaine, J. B., Gutow, S. H., Moeller, D. A., Schuetz, J. G., Smith, T. M., Rodgers, S. L., y Zink, A. G. (2006). Pollinator limitation, autogamy and minimal inbreeding depression in insect-pollinated plants on a boreal island. *The American Midland Naturalist*, 155(1), 19-38.
- Yumoto, T. (2005). Vertebrate-pollinated plants. In *Pollination ecology and the rain forest* (pp. 134-144). Springer, New York, NY.

Anexo 1. Especies de angiospermas obtenidas mediante la búsqueda de literatura primaria. Para cada una de las especies, se lista la categorización taxonómica (Clado, Orden, Familia y especie), sus respectivos polinizadores (en grupos funcionales y especies), el país en donde se llevó a cabo el estudio y la cita de la cual se obtuvo la información.

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	País	Cita
Asparagales	Asparagales	Asparagaceae	<i>Agave macroacantha</i>	Murciélago	<i>Choeronycteris mexicana</i>	México	Arizaga <i>et al.</i> , 2000a; Arizaga <i>et al.</i> , 2000b
				Murciélago	<i>Leptonycteris curasoe</i>		
				Polilla	Noctuidae		
Astéridas	Gentianales	Gentianaceae	<i>Irlbachia alata</i>	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>	Brasil	Machado, Sazima y Sazima, 1998
				Polilla	Sphingidae		
				Astéridas	Lamiales	Acanthaceae	<i>Aphelandra acanthus</i>
Murciélago	<i>Anoura geoffroyi</i>						
Colibrí	<i>Heliodaxa rubinoides</i>						
Astéridas	Lamiales	Acanthaceae	<i>Trichanthera gigantea</i>	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>	Panamá	McDade, 1993; Rosales, 1997; Steiner, 1981
				Marsupial	<i>Caluromys sp.</i>		
				Colibrí	No identificado		
				Abeja	No identificado		

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita
Astéridas	Lamiales	Bignoniaceae	<i>Amphitecna latifolia</i>	Murciélago	<i>Monophyllus redmanii</i>		Vale <i>et al.</i> , Datos no publicados; Helvesen <i>et al.</i> , 2003
			<i>Crescentia alata</i>	Murciélago Murciélago	<i>Glossophaga soricina leptonycteris curasoae</i>	México	Uribe-Villavicencio, 2007
		Gesneriaceae	<i>Gesneria fruticosa</i>	Polilla Murciélago	Sphingidae <i>Phyllonictis poeyi</i>	La Española	Martén-Rodríguez <i>et al.</i> , 2015
			<i>Gesneria pedunculosa</i>	Murciélago	<i>Monophyllus redmanii</i>	Puerto Rico	Martén-rodriguez y Fenster, 2008
			<i>Gesneria quisqueyana</i>	Murciélago	<i>Monophyllus redmanii</i>	La Española	Martén-Rodríguez <i>et al.</i> , 2015
			<i>Gesneria viridiflora subsp. sintenisii</i>	Murciélago	<i>Monophyllus redmanii</i>	Puerto Rico	Martén-rodriguez y Fenster, 2008
			<i>Rhytidophyllum auriculatum</i>	Murciélago	<i>Monophyllus redmanii</i>	Puerto Rico	Martén-Rodríguez <i>et al.</i> , 2015

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita	
Astéridas	Lamiales	Gesneriaceae	<i>Rhytidophyllum crenulatum</i>	Murciélago	<i>Monophyllus redmanii</i>	Cuba	Vale <i>et al.</i> , Datos no publicados	
				Colibrí	<i>Riccordia ricordii</i>			
				Polilla	No identificado			
				<i>Rhytidophyllum exsertum</i>	Murciélago	<i>Monophyllus redmanii</i>	Cuba	Martén- Rodríguez <i>et al.</i> ,2015
					Colibrí	<i>Riccordia ricordii</i>		
					Polilla	No identificado		
Solanales	Solanaceae	<i>Ipomoea marcellia</i>	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>	Brasil	Queiroz, Quirino y Machado, 2015		
			Murciélago	<i>Lonchophylla mordax</i>				
			Colibrí	<i>Heliomaster squamosus</i>				
		<i>Dyssochroma viridiflora</i>	Murciélago	<i>Anoura caudifer</i>	Brasil	Verçoza <i>et al.</i> , 2012		
Cactaceae	Caryophyllales	Cactaceae	<i>Carnegiea gigantea</i>	Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>	México	Alcorn, McGregor y Olin, 1961; Fleming, Tuttle y Horner, 1996	
				Murciélago	<i>Leptonycteris nivalis</i>			
				Otras aves	<i>Zenaida asiatica</i>			
				Colibrí	<i>Calypte costae</i>			
			Abeja	<i>Apis mellifera</i>				

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita
Cactaceae	Caryophyllales	Cactaceae	<i>Harrisia portoricensis</i>	Murciélago	<i>Monophyllus redmani</i>	Puerto Rico y la Española	Rojas-Sandoval y Ackerman, 2009; Rojas-Sandoval y Ackerman, 2011
				Viento			
			<i>Hylocereus undatus</i>	Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>	México	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 2007
				Abeja	<i>Choeronycteris mexicana</i> <i>Apis mellifera</i>		
			<i>Leptocereus scopulophilus</i>	Murciélago	<i>Monophyllus redmani</i>	Cuba	Valdés, González-Torres y Palmarola, 2011
			<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>	México	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1996
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>	México	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 2004			
	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>					

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita
Cactaceae	Caryophyllales	Cactaceae	<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	Murciélago	<i>Choeroniscus godmani</i>	México	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 2004
				Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>		
			<i>Pachycereus pringlei</i>	Otras aves	<i>Zenaida asiatica</i>	México	Fleming <i>et al.</i> , 1994
				Colibrí	<i>Calypte costae</i>		
				Abeja	<i>Apis mellifera</i>		
				Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>		
				Murciélago	<i>Leptonycteris nivalis</i>		
				Murciélago	<i>Artibeus jamaicensis</i>		
			<i>Pachycereus weberi</i>	Murciélago	<i>Choeronycteris mexicana</i>	México	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997
				Murciélago	<i>Leptonycteris nivalis</i>		
	Murciélago	<i>Artibeus jamaicensis</i>					
	Murciélago	<i>Choeronycteris mexicana</i>					
	Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>					
<i>Stenocereus griseus</i>	Murciélago	<i>Glossophaga longirostris</i>	Venezuela	Nassar, Ramírez y Linares, 1997			

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita
Cactaceae	Caryophyllales	Cactaceae	<i>Stenocereus queretaroensis</i>	Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>	México	Ibarra-Cerdena, Iñiguez-Dávalos y Sánchez-Cordero, 2005
				Colibrí	<i>Saucerottia beryllina</i>		
				Colibrí	<i>Cynanthus latirostris</i>		
				Otras aves	<i>Melanerpes chrysogenis</i>		
				Otras aves	<i>Icterus pustulatus</i>		
			Abeja	<i>Xilocopa sp.</i>			
			<i>Stenocereus stellatus</i>	Murciélago	<i>Leptonycteris nivalis</i>	México	Casas <i>et al.</i> , 1999
				Murciélago	<i>Choeronycteris mexicana</i>		
				Murciélago	<i>Artibeus jamaicensis</i>		
			<i>Stenocereus thurberi</i>	Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>	México	Bustamante, Casas y Búrquez, 2010; Fleming, Tuttle y Horner, 1996
				Polilla	<i>Agirus cingulata</i>		
				Polilla	<i>Erinnyis ello</i>		
				Polilla	<i>Hyles lineata</i>		
				Polilla	<i>Sphinx istar</i>		
Polilla	<i>Manduca sp.</i>						
Colibrí	<i>Cynanthus latirostris</i>						
Colibrí	<i>Calypte costae</i>						

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita
Cactaceae	Caryophyllales	Cactaceae	<i>Stenocereus thurberi</i>	Otras aves	<i>Zenaida asiatica</i>	México	Bustamante, Casas y Búrquez, 2010; Fleming, Tuttle y Horner, 1996
				Abeja	<i>Apis mellifera</i>		
Commelínidas	Poales	Bromeliaceae	<i>Billbergia horrida</i>	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>	Brasil	Marqués, Tagliati y Faria, 2014; Matallana et al., 2010
				Colibrí	<i>Thalurania glaucopis</i>		
			<i>Encholirium vogelli</i>	Murciélago	<i>Lonchophylla bokermanni</i>	Brasil	Christianini, Forzza y Buzato, 2013
				Colibrí	<i>Augastes scutatus</i>		
				Colibrí	<i>Eupetomena macroura</i>		
			<i>Pitcairnia albiflos</i>	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>	Brasil	Wendt et al., 2001
				Abeja	<i>Trigona sp.</i>		
			<i>Tillandsia heterophylla</i>	Murciélago	<i>Anoura geoffroyi</i>	México	Aguilar-Rodriguez et al., 2015
Colibrí	<i>Saucerottia cyanocephala</i>						

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita
Commelínidas	Poales	Bromeliaceae	<i>Tillandsia heterophylla</i>	Colibrí	<i>Saucerottia beryllina</i>	México	Aguilar-Rodriguez <i>et al.</i> , 2015
				Abeja	Augochlorini		
				Polilla	Noctuidae		
Fábidas	Fabales	Fabaceae	<i>Phenakospermum guyannense</i>	Murciélagos	<i>Phyllostomus hastatus</i>	Guayana Francesa	Kress y Stone, 1993
				Murciélagos	<i>Phyllostomus discolor</i>		
				Murciélagos	<i>Glossophaga soricina</i>		
				Polilla	Sphingidae		
				Murciélagos	<i>Glossophaga soricina</i>		
				Murciélagos	<i>Phyllostomus discolor</i>	Venezuela	Ramirez <i>et al.</i> , 1984
Colibrí	<i>Amazilia fimbriata</i>						
Colibrí	<i>Chlorostilbon mellisugus</i>						

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita		
Fábricas	Fabales	Fabaceae	<i>Hymenaea stilbocarpa</i>	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>	Brasil	Gibbs, Oliveira y Bianchi, 1999		
				Murciélago	<i>Platyrhinus lineatus</i>				
				Murciélago	<i>Carollia perspicillata</i>				
						Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>		
						Colibrí	<i>Amazilia fimbriata</i>		
						Colibrí	<i>Chrysuronia versicolor</i>		
						Colibrí	<i>Chlorostilbon aureoventris</i>		
						Colibrí	<i>Phaetornis ruber</i>		
						Colibrí	<i>Eupetomena macroura</i>		
						Colibrí	<i>Glaucis hirsuta</i>	Brasil	Cruz-Neto, 2007
						Colibrí	<i>Melanotrochilus fuscus</i>		
						Polilla	<i>Aellopos ceculus</i>		
						Polilla	<i>Callionima parce</i>		
						Polilla	<i>Cocytius antaeus</i>		
						Polilla	<i>Neogene dynaeus</i>		
			Polilla	<i>Pachygonidia caliginosa</i>					
			Polilla	<i>Xylophanes loelia</i>					
			<i>Inga vera</i>	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>	Brasil	Cruz-Neto, 2007		
				Colibrí	<i>Amazilia fimbriata</i>				

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita
Fábridas	Fabales	Fabaceae	<i>Inga vera</i>	Colibrí	<i>Amazilia versicolor</i>	Brasil	Cruz-Neto, 2007
				Colibrí	<i>Chlorostilbon aureoventris</i>		
				Colibrí	<i>Phaetornis ruber</i>		
				Polilla	<i>Aellopos ceculus</i>		
				Polilla	<i>Cocytius antaeus</i>		
				Polilla	<i>Manduca hannibal</i>		
				Polilla	<i>Neogene dynaeus</i>		
				Polilla	<i>Xylophanes loelia</i>		
				Polilla	<i>Ascalapha cf. Odorata</i>		
				Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>		
				Murciélago	<i>Anoura geoffroyi</i>		
	Malpighiales	Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i>	Murciélago	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	Brasil	Gribel y Hay, 1993
				Murciélago	<i>Carollia perspicillata</i>		
				Polilla	<i>Erinyis ello</i>		
Polilla				<i>Pseudosphinx tetrio</i>			
	Euphorbiaceae	<i>Mabea fistulifera</i>	Murciélago	<i>Artibeus lituratus</i>	Brasil	Vieira y Carvalho-Okan, 1996	

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita	
Fábidas	Malpighiales	Euphorbiaceae	<i>Mabea fistulifera</i>	Murciélago	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	Brasil	Vieira y Carvalho-Okan, 1996	
				Murciélago	<i>Sturnira lilium</i>			
				Marsupial	<i>Didelphis marsupialis</i>			
				Colibrí	<i>Eupetomena macroura</i>			
				Abeja	<i>Apis mellifera</i>			
				<i>Passiflora galbana</i>	Murciélago	Glossophaginae	Brasil	Varassin, Trigo y Sazima, 2001
				<i>Passiflora mucronata</i>	Murciélago	<i>Anoura caudifer</i>	Brasil	Varassin, Trigo y Sazima, 2001
			Murciélago		<i>Glossophaga soricina</i>			
			Murciélago		<i>Caorollia perspicillata</i>			
			Abeja		<i>Apis mielifera</i>			
	Abeja	<i>Trigona spinipes</i>						
			Colibrí	No identificado				
			<i>Passiflora penduliflora</i>	Murciélago	<i>Monophyllus redmani</i>	Jamaica	Kay, 2001	

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita	
Málvidas	Malvales	Brassicaceae	<i>Cleome spinosa</i>	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>	Brasil	Machado <i>et al.</i> , 2006	
				Murciélago	<i>Phyllostomus discolor</i>			
			<i>Ceiba pentandra</i>	Murciélago	<i>Phyllostomus hastatus</i>	Brasil		Gribel, Gibbs y Queiroz, 1999; Lobo, Quesada y Stoner, 2005
				Murciélago	<i>Phyllostomus discolor</i>			
				Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>			
			<i>Luehea speciosa</i>	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>	Brasil		Sazima, Fabián y Sazima, 1982
		Colibrí		<i>Eupetomena macroura</i>				
		Abeja		<i>Trigona spinipes</i>				
		Murciélago		<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>				
		<i>Pachira aquatica</i>	Murciélago	<i>Glossophaga soricina</i>	México	Hernández-Montero y Sosa, 2015		
			Murciélago	<i>Phyllostomus discolor</i>				
			Polilla	<i>Manduca rustica</i>				
			Polilla	<i>Cocytius duponchel</i>				
Polilla	<i>Eumorpha satellitia</i>							
Abeja	<i>Apis mellifera</i>							

Clado	Orden	Familia	Especie de planta	Polinizador (grupo funcional)	Polinizador (especie)	Pais	Cita
	Malvales	Malvaceae	<i>Pseudobombax munguba</i>	Murciélago	<i>Phyllostomus hastatus</i>	Brasil	Gribel y Gibbs, 2002
Málvidas	Myrtales	Combretaceae	<i>Combretum fruticosum</i>	Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>	Brasil, Argentina, México	Bernardello, Galetto y Rodríguez, 1994; Quirino y Machado, 2001; Stoner <i>et al.</i> , 2003
				Colibrí	<i>Chlorostilbon aureoventris</i>		
				Colibrí	<i>Hylocharis chrysur</i>		

- Aguilar-Rodríguez, P. A., Krömer, T., García-Franco, J. G., y MacSwiney G, M. C. (2016). From dusk till dawn: nocturnal and diurnal pollination in the epiphyte *Tillandsia heterophylla* (Bromeliaceae). *Plant Biology*, 18(1), 37-45.
- Alcorn, S. M., McGregor, S. E., y Olin, G. (1961). Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats, and honey bees. *Science*, 133(3464), 1594-1595.
- Arizaga, S., Ezcurra, E., Peters, E., de Arellano, F. R., y Vega, E. (2000a). Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. I. Floral biology and pollination mechanisms. *American Journal of Botany*, 87(7), 1004-1010.
- Arizaga, S., Ezcurra, E., Peters, E., de Arellano, F. R., y Vega, E. (2000b). Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany*, 87(7), 1011-1017.
- Bernardello, L., Galetto, L., y Rodriguez, I. G. (1994). Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 114(3), 293-308.
- Bustamante, E., Casas, A., y Búrquez, A. (2010). Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): Effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany*, 97(12), 2020-2030.
- 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(4), 534-542.
- Christianini, A. V., Forzza, R. C., y Buzato, S. (2013). Divergence on floral traits and vertebrate pollinators of two endemic *Encholirium* bromeliads. *Plant Biology*, 15(2), 360-368.
- Cruz Neto, O. (2007). Fenologia, biologia reprodutiva e eficiência dos visitantes florais de espécies simpátricas de *Inga* (Leguminosae-Mimosoideae) em remanescente de floresta atlântica no Nordeste do Brasil (Master's thesis). Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
- Uribe-Villavicencio, D. (2007). Biología floral y polinizadores del cuastecomate (*Crescentia alata*, Kunth, Bignoniaceae) en la costa de Jalisco, México. (Tesis de pregrado). Universidad de Guadalajara. México.
- Fleming, T. H., Maurice, S., Buchmann, S. L., y Tuttle, M. D. (1994). Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 81(7), 858-867.

- Fleming, T. H., Tuttle, M. D., y Horner, M. A. (1996). Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist*, 257-269.
- Gibbs, P. E., Oliveira, P. E., y Bianchi, M. B. (1999). Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae-Caesalpinioideae), a bat-pollinated tree of the Brazilian cerrados. *International Journal of Plant Sciences*, 160(1), 72-78.
- Gribel, R., y Gibbs, P. E. (2002). High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 163(6), 1035-1043.
- Gribel, R., y Hay, J. D. (1993). Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Journal of tropical ecology*, 199-211.
- Gribel, R., Gibbs, P. E., y Queiróz, A. L. (1999). Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 247-263.
- Heithaus, E. R., Opler, P. A., y Baker, H. G. (1974). Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology*, 55(2), 412-419.
- Hernández-Montero, J. R., y Sosa, V. J. (2016). Reproductive biology of *Pachira aquatica* Aubl. (Malvaceae: Bombacoideae): a tropical tree pollinated by bats, sphingid moths and honey bees. *Plant Species Biology*, 31(2), 125-134.
- Ibarra-Cerdeña, C. N., Iñiguez-Dávalos, L. I., 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(3), 503-509.
- Kay, E. (2001). Observations on the pollination of *Passiflora penduliflora*. *Biotropica*, 709-713.
- Kress, W. J., y Stone, D. E. (1993). Morphology and floral biology of *Phenakospermum* (Strelitziaceae), an arborescent herb of the Neotropics. *Biotropica*, 290-300.
- Lobo, J. A., Quesada, M., y Stoner, K. E. (2005). Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) populations in two tropical life zones in Costa Rica. *American Journal of Botany*, 92(2), 370-376.
- Machado, I. C. S., Sazima, I., y Sazima, M. (1998). Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 209(3), 231-237.

- Machado, I., Lopes, A., Leite, A., y de Brito-Neves, C. (2006). *Cleome spinosa* (Capparaceae): Polygamodioecy and pollination by bats in urban and Caatinga areas, northeastern Brazil. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 69-82.
- Marques, J. S., Tagliati, M. C., y Faria, A. P. G. (2015). Diurnal versus nocturnal pollination success in *Billbergia horrida* Regel (Bromeliaceae) and the first record of chiropterophily for the genus. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87(2), 835-842.
- Martén-Rodríguez, S., y Fenster, C. B. (2008). Pollination ecology and breeding systems of five Gesneria species from Puerto Rico. *Annals of botany*, 102(1), 23-30.
- Martén-Rodríguez, S., Quesada, M., Castro, A. A., Lopezaraiza-Mikel, M., y Fenster, C. B. (2015). A comparison of reproductive strategies between island and mainland Caribbean Gesneriaceae. *Journal of Ecology*, 103(5), 1190-1204.
- Matallana, G., Godinho, M. A. S., Guilherme, F. A. G., Belisario, M., Coser, T. S., y Wendt, T. (2010). Breeding systems of Bromeliaceae species: evolution of selfing in the context of sympatric occurrence. *Plant systematics and evolution*, 289(1), 57-65.
- McDade, L. A. (1983). Pollination intensity and seed set in *Trichanthera gigantea* (Acanthaceae). *Biotropica*, 122-124.
- Molina-Freaner F, y Eguiarte LE (2003). The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from north western Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany*, 90(7), 1016-1024.
- Muchhala, N., Caiza, A., Vizuete, J. C., y Thomson, J. D. (2009). A generalized pollination system in the tropics: bats, birds and *Aphelandra acanthus*. *Annals of Botany*, 103(9), 1481-1487.
- Nassar, J. M., 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(7), 918-927.
- Queiroz, J. A., Quirino, Z. G., y Machado, I. C. (2015). Floral traits driving reproductive isolation of two co-flowering taxa that share vertebrate pollinators. *AoB Plants*, 7.
- Quirino, Z. G., y Machado, I. C. (2001). Biologia da polinização e da reprodução de três espécies de *Combretum* Loefl. (Combretaceae). *Brazilian Journal of Botany*, 24(2), 181-193.

- Ramirez N, Sobrevila C, de Enrech, N. X., y Ruiz-Zapata, T. (1984). Floral biology and breeding system of *Bauhinia benthamiana* Taub. (Leguminosae), a bat-pollinated tree in Venezuelan "Llanos". *American Journal of Botany*, 71(2), 273-280.
- Rojas-Sandoval, J., y Meléndez-Ackerman, E. (2009). Pollination biology of *Harrisia portoricensis* (Cactaceae), an endangered Caribbean species. *American Journal of Botany*, 96(12), 2270-2278.
- Rojas-Sandoval, J., y Melendez-Ackerman, E. (2011). Wind facilitated self-pollination in *Harrisia portoricensis* (Cactaceae): A mechanism for reproductive assurance. *The International Journal of Plant Reproductive Biology*, 3, 1-5.
- Rosales, M. (1997). *Trichanthera gigantea* (Humboldt & Bonpland.) Nees: A review. *Livestock Research for Rural Development*, 9(4), 46-53.
- Steiner, K. E. (1981). Nectarivory and potential pollination by a neotropical marsupial. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 505-513.
- Stoner, K. E., Karla, A. S., Roxana, C. F., y Quesada, M. (2003). Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiversity & Conservation*, 12(2), 357-373.
- Valdés, D. B., González-Torres, L. R., y Bejerano, A. P. (2011). Biología de la polinización de *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae) en el Pan de Matanzas, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 163-168.
- Valiente-Banuet, A., del Coro Arizmendi, M., Rojas-Martínez, A., y Domínguez-Canseco, L. (1996). Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Gally, R. S., Arizmendi, M. C., y Casas, A. (2007). Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 68(1), 1-8.
- Valiente-Banuet, A., Molina-Freaner, F., Torres, A., Arizmendi, M. D. C., y Casas, A. (2004). Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany*, 91(6), 850-855.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., del Coro Arizmendi, M., y Dávila, P. (1997). Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 37(2), 331-341.

- Varassin, I. G., Trigo, J. R., y Sazima, M. (2001). The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136(2), 139-152.
- Verçoza, F. C., Martinelli, G., Baumgratz, J. F. A., y Esbérard, C. E. L. (2012). Polinização e dispersão de sementes de *Dysochroma viridiflora* (Sims) Miers (Solanaceae) por morcegos no Parque Nacional da Tijuca, um remanescente de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Natureza on line*, 10(1), 7-11.
- Vieira, M. F., y de Carvalho-Okano, R. M. (1996). Pollination biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in southeastern Brazil. *Biotropica*, 61-68.
- Wendt, T., Canela, M. B. F., Gelli de Faria, A. P., y Rios, R. I. (2001). Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *American journal of Botany*, 88(10), 1760-1767.

Anexo 2. Sistema de reproducción y grado de especialización en polinizadores de cada una de las especies de plantas evaluadas en el estudio. Por un lado, el sistema de compatibilidad polínica se codifica como autocompatible (SA) o autoincompatible (SI), mientras que el sistema de reproducción como autógeno (AU) o alógeno (AL). Por su parte el grado de especialización en polinizadores es clasificado como: Especializado en murciélagos (M), especialización en vertebrados (EV) o generalista (G).

Especie de planta	Sistema de compatibilidad	Sistema de reproducción	Grado de especialización en polinizadores
<i>Agave macroacantha</i>	SI	AL	G
<i>Agave subsimplex</i>	SI	AL	G
<i>Amphitecna latifolia</i>	SI	AL	M
<i>Aphelandra acanthus</i>	SA	AL	EV
<i>Bauhinia pauletia</i>	SA	AL	G
<i>Bauhinia unguolata</i>	SI	AL	EV
<i>Billbergia horrida</i>	SI	AL	EV
<i>Carnegiea gigantea</i>	SI	AL	G
<i>Caryocar brasiliense</i>	SA	AL	G
<i>Ceiba pentandra</i>	SI	AL	M
<i>Cleome spinosa</i>	SA	AL	M
<i>Combretum fruticosum</i>	SI	AL	EV
<i>Crescentia alata</i>	SI	AL	G
<i>Dysochroma viridiflora</i>	SI	AL	M

Especie de planta	Sistema de compatibilidad	Sistema de reproducción	Grado de especialización en polinizadores
<i>Encholirium vogelii</i>	SA	AL	EV
<i>Gesneria fruticosa</i>	SI	AL	M
<i>Gesneria pedunculosa</i>	SA	AL	EV
<i>Gesneria quisqueyana</i>	SA	AU	EV
<i>Gesneria viridiflora</i>			
<i>subsp. sintenisii</i>	SA	AL	G
<i>Harrisia portoricensis</i>	SA	AL	G
<i>Hylocereus undatus</i>	SA	AU	G
<i>Hymenaea stilbocarpa</i>	SI	AL	M
<i>Inga ingoides</i>	SI	AL	G
<i>Inga vera</i>	SI	AL	G
<i>Ipomoea marcellia</i>	SI	AL	EV
<i>Irlbachia alata</i>	SA	AU	G
<i>Leptocereus scopulophilus</i>	SI	AL	M
<i>Luehea speciosa</i>	SA	AL	G
<i>Mabea fistulifera</i>	SI	AL	G
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	SI	AL	M

Especie de planta	Sistema de compatibilidad	Sistema de reproducción	Grado de especialización en polinizadores
<i>Pachira aquatica</i>	SI	AL	G
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	SI	AL	M
<i>Pachycereus pringlei</i>	SA	AU	G
<i>Pachycereus weberi</i>	SI	AL	M
<i>Passiflora galbana</i>	SI	AL	M
<i>Passiflora mucronata</i>	SI	AL	G
<i>Passiflora penduliflora</i>	SI	AL	M
<i>Phenakospermum guyannense</i>	SI	AL	M
<i>Pitcairnia albiflos</i>	SA	AL	G
<i>Pseudobombax munguba</i>	SI	AL	M
<i>Rhytidophyllum auriculatum</i>	SA	AU	EV
<i>Rhytidophyllum crenulatum</i>	SA	AU	G
<i>Rhytidophyllum exsertum</i>	SA	AU	G
<i>Stenocereus griseus</i>	SI	AL	M
<i>Stenocereus queretaroensis</i>	SI	AL	G

Especie de planta	Sistema de compatibilidad	Sistema de reproducción	Grado de especialización en polinizadores
<i>Stenocereus stellatus</i>	SI	AL	M
<i>Stenocereus thurberi</i>	SI	AL	G
<i>Tillandsia heterophylla</i>	SA	AU	G
<i>Trichanthera gigantea</i>	SI	AL	G