

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA SEXUAL DE LA PLANTA INVASORA OJO DE POETA (*Thunbergia alata*) EN UNA POBLACIÓN DE BOSQUE ANDINO EN EL VALLE DEL CAUCA

Laura Ramírez-Uribe¹, Gustavo Kattan¹, Carolina Murcia¹

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

RESUMEN

Thunbergia alata es una planta trepadora nativa de la costa este de África que ha sido introducida en diferentes regiones del mundo especialmente en el neotrópico. Debido su amplia distribución en Colombia, su rápida proliferación y su forma de crecimiento el Instituto de Investigaciones en Biodiversidad Alexander von Humboldt la catalogó como una de las plantas con mayor riesgo de invasión en Colombia. Actualmente se desconoce el sistema de reproducción sexual y hasta qué grado la especialización de los polinizadores nativos y los mecanismos de compatibilidad limita o facilita el potencial invasor de la especie. Este estudio describe la biología reproductiva sexual de *T. alata*, la actividad de los visitantes flores, su efectividad en la función femenina y la producción y viabilidad de semillas en una población de bosque andino en el Valle del Cauca, Colombia. Se encontró que, en esta población del Valle del Cauca, *T. alata* presenta un sistema reproductivo con auto-compatibilidad parcial (0.84), que depende de la transferencia de polen por parte de los polinizadores para la producción de frutos y semillas. La actividad de los polinizadores es errática y de baja intensidad, pues tan solo se encontraron dos visitantes florales: *Eulaema polychrona* y *Trigona amalthea* y la viabilidad de semillas fue del 30%, lo que sugiere que *T. alata* aún no ha establecido relaciones mutualistas significativas con la entomofauna local y que la reproducción sexual no es la principal presión de invasión dentro del área de estudio, por el contrario, su principal estrategia reproductiva es la reproducción vegetativa. Se sugiere enfocar los planes de manejo y control en reducir el crecimiento vegetativo, sin embargo, debido a que la reproducción sexual puede ser diferente entre poblaciones, se debe incluir en los esfuerzos de monitoreo para que abarquen tanto el componente de reproducción vegetativo como el sexual.

Palabras claves: Polinización, auto-compatibilidad, invasiones biológicas, viabilidad de semillas.

ABSTRACT

Thunbergia alata is a climbing plant, native to Africa's west coast, which has been introduced to different regions of the world, especially the Neotropics. Due to its broad distribution, fast proliferation, and life form, Colombia's Biodiversity Institute (Alexander von Humboldt) classified this plant as one of high potential of invasion. Currently, there is no information how the plant's breeding system, level of self-compatibility and interactions with the native pollinator fauna affect the invasive potential of the species. This study describes the breeding system of *T. alata*, the activity of its floral visitors, their effect on the feminine function, and the production and viability of the seeds, in a population of and Andean forest in the Valle del Cauca, Colombia. In this population, *T. alata* has mechanisms that reduce self-pollination (herkogamy and dichogamy) and it is partially self-compatible (0.89). Therefore, pollen transfer and ovule fertilization depends on animal vectors. However, the plant is only visited by two hymenoperan species (*Eulaema polychrona* and *Trigona amalthea*) with low visitation rates and pollination success. Seed viability was 30%, suggesting that *T. alata* it has not yet established effective mutualistic relationships with the local entomofauna and, sexual reproduction is not the main driver of invasive potential in the study area. Therefore, its main reproductive strategy is vegetative reproduction. These results suggest that focus on controlling and reducing new vegetative growth would be an effective management plan. However, because sexual reproduction potential can vary among populations and change over time, this component should be incorporated in monitoring programs

Keywords: Pollination, self-compatibility, biological invasions, seed viability.

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas son una de las principales causas de la crisis de conservación a nivel mundial, debido a los cambios que provocan en la composición y estructura de los ecosistemas (Gurevitch y Padilla, 2004, Vilà, 2011, Emry, 2011). Son definidas como la introducción, establecimiento y propagación de una especie fuera de su rango de distribución (Prentis et al. 2008, Valéry et al. 2008). Aunque todas las especies tienen el potencial de expandir sus distribuciones geográficas, típicamente existen barreras físicas o ecológicas que limitan dicha expansión (Valéry et al. 2008). Sin embargo, las actividades antrópicas eliminan algunas de estas barreras naturales (Rai y Singh, 2020) y por tanto las invasiones biológicas no son consideradas un evento al azar, sino más bien el resultado de procesos facilitados o activamente ejecutados por los humanos (Rai y Singh, 2020, Hulme, 2009, Pejchar, et al. 2009).

Las especies invasoras se caracterizan por tener un alto potencial de adaptación, propagación y proliferación que les permite colonizar nuevas áreas y ecosistemas (Richardson et al. 2000, Valéry et al. 2008, Prentis et al. 2008). En el caso de plantas invasoras, estar fuera del rango de distribución las excluye de las relaciones mutualistas naturales que son vitales para su reproducción y establecimiento (p.ej., polinización, dispersión de semillas). Sin embargo, las plantas invasoras pueden producir descendencia gracias a los mecanismos de autofecundación o reproducción asexual (Razanajatovo y Van Kleunen, 2016). La reproducción asexual tiene un costo ecológico y evolutivo, ya que la reproducción sexual garantiza el intercambio genético y por tanto mantienen una mayor diversidad genética y mayor potencial de adaptación para las nuevas generaciones (Rodger et al. 2010).

El éxito reproductivo sexual de plantas con flores no sólo depende de la transferencia de polen, sino también de la biología floral de la planta (Dai y Galloway, 2011). Es común que las plantas

hermafroditas tengan adaptaciones que evitan la autopolinización y fomentan el entrecruzamiento. Estas adaptaciones pueden ser morfológicas como hercogamia (separación espacial de los órganos sexuales), fisiológicas como dicogamia (órganos sexuales con maduración diferencial en el tiempo) (Dai y Galloway, 2011, Jiménez-Durán y Cruz-García, F. 2011, Edlund et al. 2004), o genéticas mediante mecanismos de auto-incompatibilidad que consiste en la inhibición de la germinación del grano de polen en el estigma o del desarrollo del tubo polínico en el pistilo (Jiménez-Durán, y Cruz-García, 2011, Edlund et al. 2004).

La reproducción sexual de las plantas invasoras puede ser afectada por la ausencia de sus polinizadores naturales, sin embargo, ciertas plantas logran establecer relaciones con polinizadores efectivos fuera de su rango de distribución (Harmon-Threatt et al. 2009, Salgado-Negret et al. 2017, Morales y Aizen 2006). Se considera que el éxito reproductivo sexual de una planta invasora depende de tres factores principales: (1) capacidad de producir descendencia en ausencia de polinizadores (autofecundación); (2) capacidad de atraer polinizadores nativos; (3) efectividad de los nuevos polinizadores para transferir cantidad y calidad de polen suficiente para fecundar la planta y así tener una buena producción de frutos y semillas (Harmon-Threatt et al. 2009).

Es vital conocer la contribución de la reproducción sexual en especies invasoras, con el fin de adoptar diferentes estrategias de remoción de individuos y así controlarlas y reducir al máximo el tamaño de la población introducida (Emry, 2011). La frecuencia e intensidad de los esfuerzos para el control de las plantas invasoras depende tanto de la velocidad de crecimiento y regeneración de los individuos como de su potencial de propagación asexual (mediante esquejes y propágulos) y sexual (producción y dispersión de semillas) (Emry, 2011). Este estudio examina el potencial de reproducción sexual de una

planta invasora en Colombia, con el fin de determinar si su reproducción sexual contribuye a su potencial invasor y así informar futuras campañas de control y erradicación.

La planta *Thunbergia alata* Bojer ex Sims 1825, es una trepadora nativa de la costa este de África (Cárdenas-López et al. 2017). Debido a sus llamativas flores se utiliza como planta ornamental de jardines y cercas, razón por la cual ha sido introducida en diferentes regiones del mundo, especialmente en el Neotrópico donde tiene una proliferación exitosa. Se distingue por tener un crecimiento rápido, formar parches densos, homogéneos y establecerse en espacios abiertos con buena luminosidad, especialmente en áreas previamente transformadas por el hombre (p.ej. jardines, alambrados, cultivos, líneas eléctricas) y en bordes de bosque (Meyer y Lavergne, 2004, Cárdenas-López et al. 2017).

Típicamente, la presencia de *T. alata* dentro de jardines, no representa una amenaza para los ecosistemas, sin embargo, si escapa a zonas silvestres si representa una amenaza (Cárdenas-López et al. 2017; Mora-Goyes et al. 2015; Cabi, 2014). Se ha reportado que el crecimiento proliferado de plantas con hábitos trepadores en áreas con cierto grado de perturbación afecta significativamente el desarrollo y regeneración de las plantas nativas; por ejemplo, mediante la reducción en las tasas de crecimiento de los árboles, cambios en la biomasa de los ecosistemas y alteración en la disponibilidad de agua y nutrientes (Marshall et al. 2020).

Ojo de poeta (*T. alata*) es una especie invasora con menos de 100 años de historia en Colombia. El primer registro es del año 1939 (Cárdenas-López et al. 2017). Se trata de un espécimen depositado en el Herbario Nacional de Colombia, colectado en un jardín por Enrique Pérez Arbeláez y José Cuatrecasas en los alrededores de la Vega, Cundinamarca (Cárdenas-López et al. 2017). También fue colectada por José Cuatrecasas en el año 1943 (Valle del Cauca) en un borde de bosque. Hoy en día, en Colombia se encuentra distribuida en zonas andinas

y está reportada en 12 departamentos (Antioquia, Boyacá, Caldas, Cauca, Cesar, Cundinamarca, Huila, La Guajira, Meta, Quindío, Santander y Valle del Cauca) (Cárdenas-López et al. 2017).

Debido a la amplia distribución de la especie en Colombia, su rápida proliferación y el cubrimiento superficial, el Instituto Humboldt la catalogó como una de las plantas con mayor riesgo de invasión en Colombia (Cárdenas-López et al. 2010). Aún no existen planes concretos de control o erradicación de la especie ni se ha evaluado su potencial de reproducción sexual, ni hasta qué punto este fomenta o inhibe el potencial invasivo de la especie. Es importante estudiar los mecanismos de reproducción sexual de *T. alata* con el fin de comprender el papel de los rasgos reproductivos y hasta qué grado la especialización de los polinizadores y los mecanismos de compatibilidad, pueden ser una barrera para la invasión de la especie (Rodger et al. 2010, Hao et al. 2009, Barret, 2015). Las plantas del género *Thunbergia* se caracterizan por tener flores de vistosos colores y por ser polinizadas dentro de sus regiones nativas por himenópteros (Meyer y Lavergne, 2004).

Por otra parte, en el Oriente Antioqueño se registraron visitas de diferentes especies de himenópteros, pero la efectividad de los visitantes florales no fue evaluada (Quijano-Abril et al. 2019). En cuanto a la germinación de semillas se encontró un porcentaje de viabilidad entre el 70-100% (Quijano-Abril et al. 2019), sin embargo, también se ha reportado que las semillas en poblaciones fuera de su rango de distribución no son viables (Cárdenas-López et al. 2017). En este estudio se busca describir el sistema reproductivo sexual de *T. alata*, en una población del Valle del Cauca con el fin de determinar qué factores intrínsecos (biología reproductiva) y extrínsecos (interacciones con fauna local) favorecen o restringen la reproducción sexual de esta planta en una población de los Andes colombianos. Por último, este estudio busca describir la biología reproductiva sexual de la planta invasora Ojo de poeta (*Thunbergia alata*) en una población de bosque andino en el Valle del Cauca, Colombia, por

medio de cuatro objetivos específicos, (1) Describir la biología floral, (2) Determinar los mecanismos de compatibilidad, (3) Cuantificar la actividad de visitantes en *T. alata* y medir su efectividad para la función sexual femenina, (4) Cuantificar la producción y viabilidad de semillas producidas.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El Centro de Educación Ambiental La Teresita, se encuentra ubicado en la vertiente oriental de la cordillera Occidental sobre el área de amortiguación del Parque Nacional Natural Farallones de Cali, en la cuenca del río Felidia, dentro del corregimiento de La Leonera (3 ° 26 'N, 76 ° 38').

El estudio se concentró en bordes de bosque donde principalmente se establece *T. alata* y tuvo una duración de ocho meses (Febrero - Octubre 2019). Se seleccionaron 14 parches independientes (Fig 1). Cada parche representaba un área cubierta de forma homogénea por la especie y está separado de otras agregaciones de al menos 10 metros. Además, se incluyeron dos parches adicionales, a 250 y 1487 metros del área de estudio, para evaluar el efecto de la distancia en la biología reproductiva. Cada parche puede tener uno o más individuos y se supuso que los individuos del mismo parche eran genéticamente iguales.

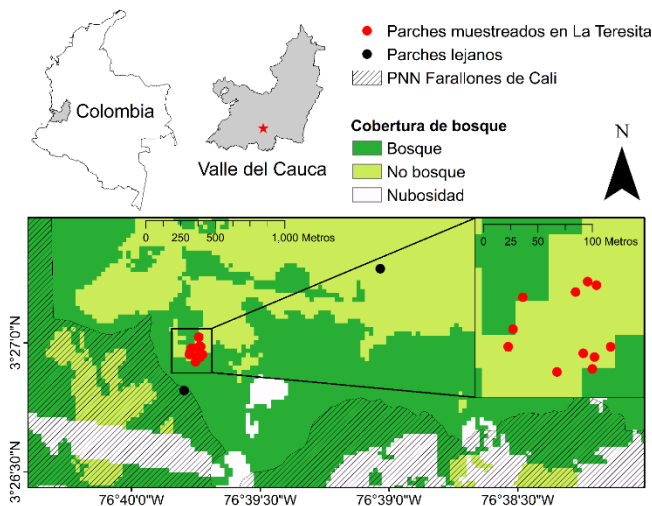


Figura 1. Mapa de estudio. Los puntos rojos indican los parches dentro de la Teresita. Los puntos negros indican la ubicación de los parches independientes al área de

estudio (250 y 1487 metros).

Biología y morfología floral de *T. alata*

Ojo de poeta (*T. alata*), produce abundantes flores solitarias perfectas (bisexuales), axilares, que duran varios días abiertas. Las flores son salveformes; es decir, tienen una porción tubular que se abre distalmente en un disco horizontal y perpendicular al tubo. El tubo mide 4.5 cm longitud y el disco de pétalos parcialmente fusionados tiene 4 cm de diámetro. Las flores tienen la corola naranja, con la cara interna del tubo, hasta la apertura de la corola, de color púrpura oscuro (casi negro). La función masculina de la flor está representada por cuatro anteras, distribuidas de forma simétrica, cada una sostenida por un filamento libre que las ubican un poco por debajo del estigma, 1.22 cm (Quijano-Abril et al. 2019). La función femenina, está representada por un ovario súpero (que contiene cuatro óvulos) y un pistilo blanco de 1.59 cm de longitud (Quijano-Abril et al. 2019), que termina en un estigma con dos lóbulos amplios.

Para describir la biología floral se hizo un seguimiento cronológico de la apertura de la flor. Se seleccionaron 10 flores en 10 parches. Cada flor, se marcó desde estado de botón y, con un pie de rey, se midió el diámetro de la corola cada día desde el inicio de la antesis floral. Se clasificó la vida de la flor en fases florales según el diámetro de la corola, el estado de dehiscencia de las anteras (que se observó por medio de una lupa botánica) y la receptividad estigmática.

Receptividad estigmática

Se marcaron flores antes de la antesis floral y se tomaron pruebas de receptividad del estigma a diferentes horas del día (9 am-12 pm y 2 – 4 pm), para cada hora se seleccionaron 100 flores y se continuó el monitoreo de receptividad hasta la senescencia de la flor. Para determinar la receptividad, se puso una gota de peróxido de hidrógeno en el estigma y se consideró receptivo si inmediatamente había formación de burbujas, indicativas de que hay peroxidasa en la superficie estigmática (Osborn et al. 1998).

Producción de néctar

La producción de néctar se midió en 25 flores en cada uno de los 12 parches de *T. alata*. Las medidas se hicieron con tubos micro-capilares de vidrio Drummond[®] de 0,3 µl que se insertaron hasta el fondo de la corola por la apertura principal, con cuidado de no dañar el ovario ni otras estructuras. Los microcapilares tienen un diámetro conocido, de manera que el volumen se calcula a partir del diámetro multiplicado por la longitud de la columna de néctar que asciende por el tubo por capilaridad. Para evitar que los visitantes florales modificaran la cantidad de néctar, las flores se cubrieron con bolsas de tul desde su fase de botón (Galletto y Bernardello, 2005). Una vez abrió cada flor, se midió la cantidad de néctar a partir de las 2 pm hasta las 4 pm del primer día y se continuó el monitoreo durante los cuatro días seguidos hasta la senescencia.

Sistema reproductivo

Para determinar el sistema reproductivo de la planta, se realizaron experimentos con polinizaciones manuales controladas. Cada flor fue previamente marcada y embolsada desde estado de botón con la asignación de los siguientes tratamientos:

1. **Polinización abierta:** Se marcaron flores antes de hacer antesis y se dejaron expuestas a la visita de polinizadores durante cuatro días post- antesis.
2. **Autopolinización espontánea:** Las flores se dejaron embolsadas sin recibir ningún tipo de manipulación. A las 72 horas los pistilos fueron recogidos
3. **Autopolinización:** Se polinizaron las flores con el polen de la misma flor y a las 24 horas se recogieron los pistilos.
4. **Geitonogamia:** Las flores fueron emasculadas, posteriormente se polinizaron con polen de flores del mismo parche.
5. **Xenogamia:** Las flores fueron emasculadas, posteriormente se polinizaron flores con polen de flores a diferentes distancias del sitio de estudio (250 y 1487 metros).

Las polinizaciones manuales se llevaron a cabo cuando el estigma estaba receptivo. Inmediatamente

después de aplicado el tratamiento, se embolsó de nuevo la flor, y 24 horas más tarde se recolectó el pistilo y se conservó de forma individual en tubos de micro centrifugación, previamente llenados con AFA (ácido acético, formol y alcohol) como preservante (Martin 1956). Posteriormente, en el laboratorio, los pistilos fueron puestos por 8 horas en una solución hiper-concentrada de NaOH (8 N), lavados en agua destilada por 1 hora y teñidos con azul de anilina por 4 horas (Martin 1956). Los pistilos se observaron bajo microscopio de epifluorescencia. Se cuantificó el número de granos depositados en el estigma y el número de tubos polínicos desarrollados hasta la base del estilo. Además, para cada uno de los tratamientos se siguió el desarrollo de los ovarios para cuantificar el número de frutos y semillas producidos como consecuencia de los diferentes tratamientos de polinización.

Actividad de visitantes y polinizadores

Se realizaron observaciones diurnas de visitantes y potenciales polinizadores de *T. alata*. Las observaciones se hicieron en dos bloques diarios de cuatro horas (9 am-1 pm y 2-5 pm), por un espacio de 24 días. El muestreo se realizó en días sin lluvia (Aguado et al. 2019) y se visitó cada parche durante 5 minutos cada hora. Se registró como polinizador aquel visitante que tuviera contacto con las estructuras reproductivas de la flor. Adicionalmente se hizo un pre-muestreo nocturno para evaluar la presencia de polinizadores nocturnos. Durante ese pre-muestreo no hubo presencia de polinizadores, por lo cual las observaciones se hicieron durante el día. La identificación taxonómica de los polinizadores se realizó con las guías de campo de González et al. (2005) y Bonilla-Gómez y Nates-Parra (1992).

Efectividad de los polinizadores en la función sexual femenina

Las flores que recibieron visitas por parte de los polinizadores se marcaron individualmente y se cubrieron con bolsas de tul. Posteriormente, a las 24 horas de la visita, los pistilos fueron colectados y fijados en AFA. Seguidamente se tiñeron con la metodología de Martín (1956), y se observaron en el

microscopio de epifluorescencia, donde se contó el número de granos de polen depositados en el estigma y el número de tubos polínicos que bajaron hasta la base del estilo. Por otra parte, se siguió el desarrollo de los ovarios, con el fin de cuantificar la producción de frutos y semillas en relación a la historia de cada flor.

Viabilidad de semillas

Para evaluar la viabilidad de las semillas de *T. alata*, se cubrieron de manera aleatoria con bolsas de tul 35 frutos por parche (N=420), hasta que los frutos hicieron dehiscencia. Puesto que no todos los frutos tuvieron una producción máxima de semillas, se obtuvieron 550 semillas. Estas fueron puestas en bandejas de germinación con cavidades cavidad individual sobre un sustrato comercial, con el fin de evitar la germinación de plantas diferentes a *T. alata*. El experimento de germinación se llevó a cabo durante los meses de abril y mayo en el centro de educación ambiental La Teresita. Las bandejas se ubicaron en el invernadero de la Teresita, que se encuentra al aire libre para mantener las plantas en el mismo régimen de temperatura de la población estudiada. El invernadero es una estructura sencilla cubierta en la parte superior con malla de polisombra y con los laterales abiertos lo cual protegía las bandejas del sol directo.

Análisis de datos

El análisis se basó en la comparación de las medias entre los distintos tratamientos de polinización. Se compararon las siguientes variables: desarrollo de tubos polínicos, conjunto de frutos o “fruit set” (número de frutos producidos/ número total de flores polinizadas), semillas producidas y la producción de semillas o “seed set” (número de semillas producidas por fruto / número total de óvulos de la planta). Para cada comparación, se hizo un ANOVA de un solo factor con permutación (10,000) que son pruebas no paramétricas que no asumen errores distribuidos normalmente (Mangiafico, 2015). Luego se hizo un análisis post hoc de prueba T por pares para hacer comparaciones múltiples por pares sobre medias, con el ajuste “fdr”, que se utiliza para controlar el error

de tipo I, que aumenta con múltiples comparaciones. Para evaluar la efectividad de los dos polinizadores, se realizó una prueba T con permutación (10000). Se comparó las medias entre el número de granos de polen depositados en el estigma por los polinizadores, desarrollo de tubos polínicos, número de frutos y producción de semillas. Todas las pruebas se corrieron en el software R, con un nivel de significación de 0.05 (R Core Team 2013).

A partir de los frutos producidos por las polinizaciones manuales se halló el índice de auto-compatibilidad, el cual se define como el conjunto de frutos producidos por autopolinización relativo al conjunto de frutos producidos por xenogamia (autopolinización/xenogamia) (Zapata y Arroyo, 1978, Taslimpour y Aslmoshtaghi 2012). Se considera que un valor mayor o igual a uno indica auto-compatibilidad, mientras que un valor menor de uno indica auto-compatibilidad parcial. Un valor igual a cero indica incompatibilidad total (Zapata y Arroyo, 1978, Taslimpour y Aslmoshtaghi 2012).

RESULTADOS

Biología floral de la planta

Las flores de *T. alata* son diurnas. Tienen dos mecanismos de reducción de endogamia: hercogamia con el pistilo un poco más largo que las anteras y dicogamia, donde la función masculina inicia primero, seguida de la función femenina. La vida de la flor se divide en cuatro fases definidas por el movimiento de los pétalos y la receptividad del estigma.

Fase F0: Pre-antesis: El botón floral se encuentra fuera de las brácteas, la corola está totalmente cerrada y cubre el gineceo y el androceo.

Fase F1: Empieza a partir de las 9 am con la antesis de la flor y tiene una duración aproximada de 1 hora. Durante esta fase los pétalos están aún imbricados, lo que confiere a la corola una forma tubular, pues aún no se ha abierto completamente el disco de la corola. La fase termina una vez los pétalos se han separado lo suficiente para dar accesos a los órganos sexuales. La apertura de la corola inicia con 1.1 cm (\pm 1.01).

Durante esta fase floral, hay un porcentaje pequeño de flores receptivas (14%) y las anteras ya han hecho dehiscencia.

Fase F2: Esta fase floral inicia desde las 10 am y dura aproximadamente hasta las 12 pm, y abarca todo el período de apertura del disco de la corola. Al inicio de esta fase, los pétalos inician con un diámetro de corola 3,0 cm (± 0.94) y al finalizar la fase los pétalos aún se encuentran imbricados. Durante esta fase la receptividad del estigma ha aumentado a 28%.

Fase F3: Esta última fase inicia a la 12 pm del primer día y termina a los cinco días cuando la flor entra en senescencia. El disco de la corola se encuentra en un solo plano e inicia con un diámetro de 3.4 cm (± 0.86) y alcanza su diámetro máximo de 4 cm (± 0.26) a las 4 pm. Por otra parte, hay un aumento significativo de la receptividad en la estructura sexual femenina (92%) que se mantiene los cuatro días siguientes hasta finalizar el ciclo de la flor.

La producción de néctar en *T. alata* es insignificante. Las muestras tomadas con los capilares no registraron producción de néctar. Sin embargo, se realizaron disecciones florales y se observó que hay una producción mínima de néctar la cual los capilares no pudieron detectar.

Sistema reproductivo

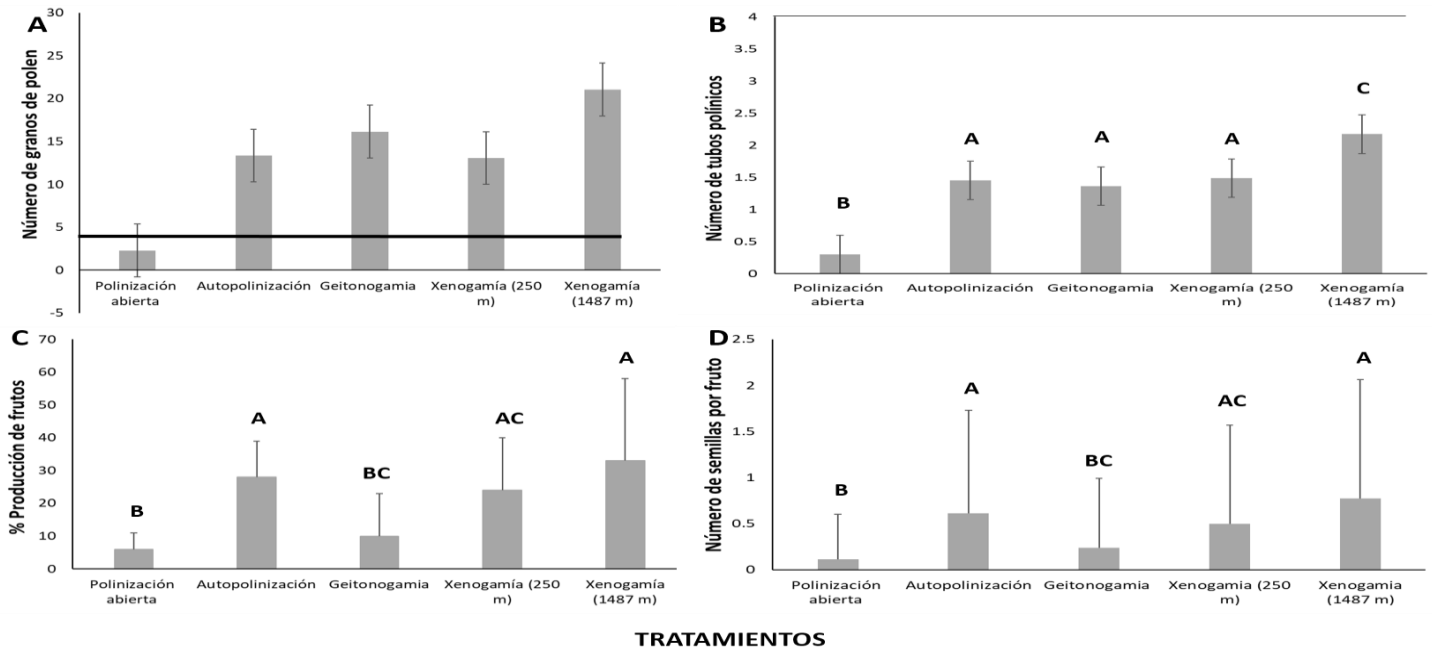
Granos de polen: La población de *T. alata* de La Teresita, no mostró capacidad de formar frutos por autopolinización espontánea (por lo cual ese tratamiento no se incluyó dentro de los análisis estadísticos) (Fig. 2A). Como se esperaba todos los tratamientos de polinización asistida recibieron un número de granos de polen mayor a cuatro (i.e., suficiente para fecundar los cuatro óvulos). El tratamiento que recibió mayor deposición de granos de polen fue xenogamia (1487 m) (Fig. 2A). Mientras que, el tratamiento de polinización abierta, (i.e., sin manipulación) recibieron en promedio un número de granos inferior a cuatro (Fig. 2A).

Tubos polínicos: Hubo diferencias estadísticamente significativas entre algunos de los tratamientos para la formación de tubos polínicos ($F_{4,55} = 16.04$, $P <$

0.01) (Fig. 2B). La prueba post-hoc mostró que los tratamientos de autopolinización, geitonogamia y xenogamia (250 m) no tenían diferencias estadísticamente significativas. En contraste, la polinización abierta fue el tratamiento con menor número de tubos polínicos, mientras que la xenogamia lejana (1487 m) fue el tratamiento con mayor número de tubos polínicos desarrollados. Para todos los tratamientos, el número de tubos polínicos no alcanzó niveles de polinización suficientes para fecundar los cuatro óvulos de la planta. Aunque xenogamia (1487 m) fue el tratamiento que recibió mayor número de granos de polen, no hay desarrollo suficiente de tubos polínicos. Al evaluar la relación entre el número de granos de polen y número de tubos polínicos de todos los tratamientos, se encontró que no hay una relación entre estas dos variables ($R^2 = 0.1042$, $P < 0.01$).

Producción de frutos: Hay diferencias significativas en la producción de frutos entre algunos tratamientos ($F_{3,44} = 6.01$, $P < 0.01$) (Fig. 2C). Autopolinización y xenogamia (1487 m) mostraron los niveles más altos pero equivalentes de producción de frutos. En contraste, la polinización abierta mostró los niveles más bajos de producción de fruto, mientras que la xenogamia (1487 m) y geitonogamia tuvieron niveles intermedio. El índice de autocompatibilidad basado en producción de frutos tuvo un valor de 0.84, lo que indica que la planta es parcialmente autocompatible.

Producción de semillas: La producción de semillas mostró diferencias estadísticamente significativas entre algunos de los tratamientos ($F_{3,44} = 5.40$, $P < 0.01$) (Fig 2D). La prueba *post hoc* validó que los niveles más altos y equivalentes en el número de semillas entre los tratamientos de autopolinización y xenogamia (1487 m). En contraste, la polinización abierta mostró valores significativamente más bajos que los demás tratamientos. La xenogamia de corta distancia y la geitonogamia mostraron niveles intermedios de producción de semillas. Se observa que la media promedio de flores tratadas de la población no producen más de una semilla por fruto.



Actividad de visitantes en *T. alata* y su efectividad para la función sexual femenina

Se observaron visitantes florales de solo dos especies de abejas nativas: *Eulaema polychroma* y *Trigona amalthea*. Los dos visitantes tienen efectos diferentes sobre la planta. Las flores visitadas por *T. amalthea* presentaron daño parcial o total del estigma y cortes en la base o mitad de la corola por donde accedían a las anteras. En contraste, no se observaron daños en las flores posteriores a las visitas de *E. polychroma*, cuyos individuos siempre accedieron a la flor a través de la apertura natural de la flor.

Durante los 24 días de muestreo (marzo - julio 2019) se registraron 129 individuos de *T. amalthea* (n= 42) y 87 de *E. polychroma* (n = 87). La actividad de los polinizadores inicia a las 9 am. Los polinizadores tienen mayor actividad entre las 10:00 am y las 2:00 pm. La actividad de los polinizadores en los 12 parches es muy heterogénea espacial y temporalmente. No todos los parches reciben visitas de polinizadores y aquellos que si son visitados tienen mucha variación de un día a otro. El número

de visitantes también es errático en el tiempo con mucha variación causada por un alto número de ceros.

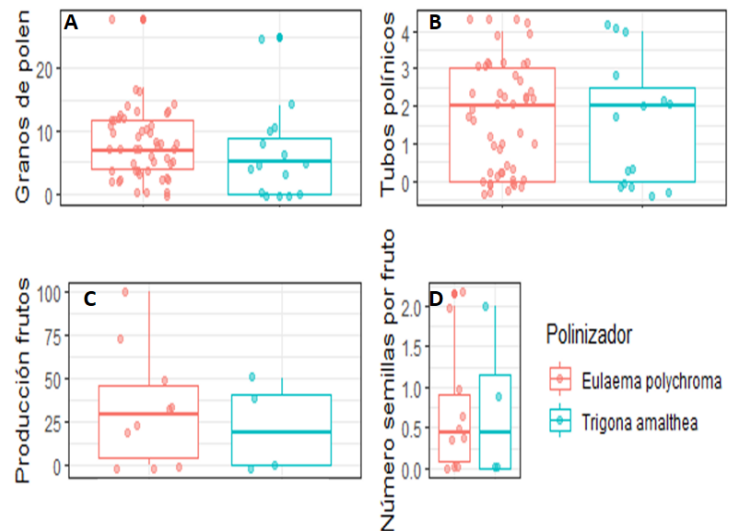


Figura 3. Impacto relativo de dos polinizadores de la planta *T. alata* en la reproducción sexual medida como dispersión, medianas y cuartiles para cuatro variables: **A.** Número de granos de polen depositados, **B.** Número de tubos polínicos, **C.** Producción de frutos “fruit set”, **D.** Número de semillas.

No se encontró relación entre el diámetro del parche y el número de visitas a los parches de *T. alata* ($R^2 = 0.0018$, $P = 0.89$). Suponiendo que el despliegue floral del parche es proporcional a su tamaño, estos resultados indican que las visitas no dependen del despliegue floral del parche.

Sin embargo, *E. polychroma* en promedio deposita mayor número de granos que *T. amalthea*. A pesar de esta diferencia, el número de tubos polínicos que se desarrollan no supera los dos tubos polínicos, lo cual es insuficiente para fecundar los cuatro óvulos, la producción de frutos no supera el 40% y por último, no se produce más de una semilla por fruto.

Producción de frutos y viabilidad de semillas

Tanto los frutos producidos por los diferentes tratamientos, como los frutos producidos por los visitantes florales, mostraron porcentajes significativos de aborto. En los tratamientos se encontró que se alcanzan porcentajes de aborto de hasta el 50% y que la producción de frutos con desarrollo completo no supera el 33% (Fig. 4A). La producción de frutos resultante de la visita de los polinizadores es baja; las flores visitadas por *E. polychroma* producen un 36% de fruto, mientras que la producción de frutos de *T. amalthea* es del 27%. Por otra parte, se encontró que la germinación de los frutos recogidos de forma aleatoria fue del 30%.

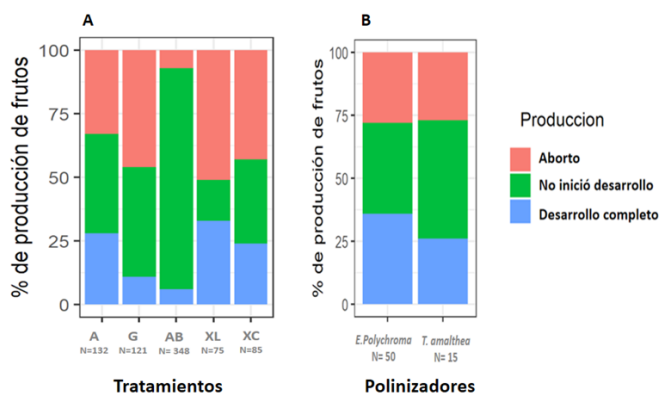


Figura 4. Variación del éxito en la producción de frutos en función del tipo de tratamiento y visitantes florales.

A. (A = Autopolinización, G = Geitonogamia, AB = Polinización abierta, XL = Xenogamia (1487m), XC = Xenogamia (250 m). **B.** *Eulaema polychroma*, *Trigona amalthea*.

DISCUSIÓN

La población estudiada de Ojo de poeta (*Thunbergia alata*) presentó un sistema reproductivo con hercogamia, dicogamia, autocompatibilidad parcial (0.84), con capacidad de producir frutos y semillas por autopolinización, geitonogamia y xenogamia. No hubo producción de frutos por polinización espontánea, lo cual indica que la producción de frutos y semillas de *T. alata* depende de la presencia de polinizadores. La polinización abierta y la actividad de los polinizadores es errática y de baja intensidad, lo que sugiere que *T. alata* aún no ha establecido relaciones mutualistas significativas con la entomofauna local y por lo tanto su principal estrategia reproductiva es la reproducción vegetativa.

De acuerdo con los resultados obtenidos, *T. alata* presenta un sistema reproductivo similar a otras plantas invasoras herbáceas, que a pesar de experimentar limitación de polinizadores el éxito de la invasión no es afectada (Petanidou, 2012, Baker, 1974, Barret et al 2008). En plantas angiospermas existe una amplia variedad en los sistemas reproductivos, ya que ciertas plantas incluyen de forma simultánea la reproducción asexual como sexual (Vallejo-Marín et al. 2010), así como *T. alata*, que cuenta una floración constante y abundante durante todo el año e invierte en la reproducción vegetativa (crecimiento clonal) (Meyer y Lavergne, 2004; Cárdenas-López et al. 2017). Utilizar ambos sistemas de reproducción puede ser una ventaja para la planta, pues el crecimiento vegetativo le da mayor capacidad de colonización sin depender exclusivamente de la reproducción sexual y su vez mejora la captación de luz y nutrientes en ambientes irregulares (Barrett 2015, Gianoli, 2015, Vallejo-Marín et al. 2010), mientras que la reproducción sexual contribuye a mantener la diversidad genética y aumentar el potencial de dispersión y colonización de sitios distantes (Albert et al. 2015, Roiloa, 2019).

Poseer tanto reproducción vegetativa como sexual puede traer ventajas para la planta, pero a su vez puede resultar en un efecto antagónico, pues presentar un crecimiento clonal da como resultado a

individuos que sean genéticamente idénticos con capacidad de crecer y de reproducirse independientemente (Vallejo-Marín et al 2010). Por lo cual, la transferencia de polen cruzado puede llegar a ser limitado y así reducir el número de parches genéticamente diferentes para el entrecruzamiento (Barret 2015). En el caso de plantas con reproducción vegetativa y con grandes exhibiciones florales, hay un aumento en la captura de polen de flores del mismo clon (geitonogamia), lo que da como resultado que la producción de semillas se vea reducida en cuanto a la cantidad y/o calidad (Vallejo-Marín et al 2010).

El éxito en la reproducción sexual reconocido por la cantidad y calidad de descendencia (Murcia, 2002) indica que la calidad de la polinización en la población estudiada es insuficiente para la reproducción sexual, pues la producción de frutos es baja y así mismo hay un porcentaje significativo de aborto de los frutos. Por otra parte, la producción de frutos en polinización abierta sugiere que la relación con los polinizadores del área no es eficiente y que la cantidad y calidad de polen que transfieren por visita es bajo relativo al número de óvulos en la flor, lo que indica que hay limitación de granos de polen (Ashman et al. 2004). Sin embargo, la producción de frutos es baja aún en las polinizaciones manuales en las cuales no parece haber una limitación de granos de polen para fecundar todos los óvulos, lo que sugiere que, o bien la variación genética de los individuos estudiados es baja o es una consecuencia de un mecanismo de autoincompatibilidad tardía a nivel del ovario (Seavey y Bawa 1986).

La hipótesis de aborto selectivo menciona que las plantas con presencia excesiva de flores abortan selectivamente aquellos frutos cuya calidad genética no sea buena (Guitian, 1993). Es posible que en *T. alata* exista un proceso de aborto selectivo, teniendo en cuenta el alto porcentaje de aborto para los diferentes tratamientos y la posibilidad de que la calidad genética de los granos de polen no es apropiada por exceso de similitud genética entre el donante y el receptor del polen. Los valores en polinización y producción de frutos de los cruces entre plantas muy distantes y en plantas auto polinizadas sugieren que una distancia de 1487 m aún no es suficiente para garantizar un

distanciamiento genético suficiente que supere la barrera de autoincompatibilidad.

El éxito reproductivo no solo depende de la transferencia de polen por parte de los polinizadores, sino también del número de individuos genéticamente diferentes de la población (Ashman et al. 2004). En especies invasoras, un solo individuo puede iniciar una invasión gracias a mecanismos de seguridad reproductiva, en el cual la planta puede producir semillas por medio de autofecundación autónoma o por medio de la reproducción clonal y dar con una colonización exitosa por parte de la especie (Mullarkey et al. 2013, Barret et al. 2008, Harmon-Threatt et al. 2009, Vallejo-Marín et al. 2010). Aunque no hay registros de fechas de introducción ni del número de individuos fundadores de *T. alata* en La Teresita, es posible que la población inicial fuera resultado de una sola introducción de pocos individuos, lo cual resultaría en una menor diversidad genética entre los parches de plantas. En poblaciones pequeñas, la producción y viabilidad de semillas es baja a causa de depresión por endogamia (Sakai, 2001), lo que sugiere que el grado de distanciamiento genético entre los parches seleccionados de *T. alata* es bajo y que la población es genéticamente homogénea.

El ojo de poeta (*T. alata*) tiene un sistema reproductivo similar a la planta invasora de Estados Unidos Kudzu (*Pueraria montana*), que tiene como principal estrategia de invasión la reproducción vegetativa y se caracteriza por formar parches homogéneos dentro de las regiones invadidas (Bentley y Mauricio, 2016). Se ha reportado que las poblaciones de Kudzu dependen de la actividad de polinizadores para la producción de frutos y semillas (Liu et al. 2006) y que ciertas poblaciones se encuentran limitadas por la actividad de polinizadores (Forseth y Innis, 2004) pues la producción máxima de semillas (seed set) no supera el 1.8%, aunque en las polinizaciones manuales el porcentaje de producción máxima aumenta al 14%, pero con una tasa baja de germinación (10-20%) (Bentley y Mauricio, 2016, Forseth y Innis, 2004). Otro caso similar, es el del buchón de agua (*Eichhornia crassipes*), una planta acuática con una estrategia de invasión similar a la *T. alata*, es decir, con reproducción tanto vegetativa como sexual

(Buchanan, 2015, Zhang, 2010). La principal estrategia de reproducción del buchón es clonal. Se ha reportado que dentro de las áreas invadidas presenta uniformidad genética, lo cual puede ser el resultado de cuellos de botella y de limitación en la reproducción sexual, por otro lado, la reproducción sexual puede variar entre poblaciones. Asimismo, la germinación de semillas de esta especie depende de características particulares que muchas veces no se cumplen en las zonas de colonización (Zhang 2010).

La producción de frutos y semillas en plantas invasoras puede variar entre poblaciones pues la limitación de polen depende también del contexto espacial (Bartomeus y Vilà, 2009, Ashman et al. 2004). En el caso de la planta invasora *Cytisus scoparius*, nativa de Europa y que invade el oeste de América del Norte, la cantidad de polen recibido en el estigma varía entre diferentes localidades de invasión. Por ejemplo, en poblaciones de California se ha reportado una actividad de visitas del 54-84%, mientras que en poblaciones de Washington las visitas variaban entre el 3-29% (Parker y Haubensak, 2002, Bartomeus y Vilà, 2009). En cuanto a la población estudiada de *T. alata*, se encontró que tan solo dos especies de polinizadores (*T. amalthea* y *E. polychroma*) visitan la planta. En contraste, en una población de *T. alata* del Oriente Antioqueño se encontró una mayor diversidad de especies potencialmente polinizadoras (*Bombus atratus*, *Apis mellifera*, *Augocholra* sp., *Paratrigona* sp.) (Quijano-Abril et al. 2019), quizás en relación con las características específicas del paisaje, clima o disponibilidad local de otros recursos florales.

La eficiencia de la polinización, definida como la capacidad que tiene un polinizador para fecundar flores (Murcia, 2002), indica que los visitantes florales que atrae *T. alata* no son efectivos, pues se encontró una producción de frutos resultante de las visitas (36%). *T. amalthea*, no es un visitante efectivo ya que es ladrona de polen y de néctar, más que polinizadora (Gutiérrez-Chacón et al. 2018). El comportamiento y abundancia de los polinizadores influye en el éxito reproductivo de las plantas con crecimiento clonal, ya que los polinizadores con forrajeo de vuelos cortos pueden aumentar las tasas de geitonogamia dentro de un mismo parche, mientras que los polinizadores con capacidad de

forrajeo a largas distancias pueden realizar una transferencia de polen que promueva la diversidad genética (Bittebiere et al. 2020).

Las plantas invasoras que se caracterizan por tener sistemas reproductivos mixtos (reproducción sexual y vegetativa), tienen diferentes estrategias de colonización de nuevos hábitats, por una parte la reproducción vegetativa tiene mayor tasas de crecimiento y cobertura y capacidad de colonizar nuevos hábitats cercanos, los cuales pueden ser potencializados por el uso antropogénico (ornamental) o por transporte accidental, mientras que la reproducción sexual permite a la planta colonizar territorios lejanos (Albert et al. 2015, Roiloa, 2019, Dong et al. 2006). Los bancos de semillas son importantes reservorios de semillas en el suelo que pueden ser persistentes a corto y lejano plazo (Gioria y Pyšek, 2015). Con los resultados obtenidos, se indica que la población estudiada, *T. alata* contribuye parcialmente al banco de semillas, pues se encontró un porcentaje de germinación del 30% y un éxito en la reproducción sexual relativamente bajo, en comparación a la población del Oriente Antioqueño, donde se encontró un mayor porcentaje de germinación de semillas 70- 100% (Quijano-Abril et al. 2019), que indica que posiblemente la transferencia de polen por parte de los visitantes sea de mejor calidad y cantidad. Por último, la reproducción sexual dentro de La Teresita, no es la principal presión de invasión o colonización para nuevos territorios. Sin embargo, teniendo en cuenta de que *T. alata* puede utilizar ambas estrategias reproductivas es pertinente que, en el momento de diseñar planes de manejo y erradicación de la especie, no se desconozca el riesgo de un potencial cambio en la estrategia de reproducción sexual.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguado, D., Gutiérrez-Chacón, C., y Muñoz, M. C. 2019. Estructura funcional y patrones de especialización en las relaciones planta-polinizador de un agroecosistema en el Valle del Cauca, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 24(2), 331-342.
- Albert, A., Brisson, J., Belzile, F., Turgeon, J., y Lavoie, C. 2015. Strategies for a successful plant

- invasion: the reproduction of *Phragmites australis* in north-eastern North America. *Journal of Ecology*, 103(6), 1529-1537.
- Ashman, T. L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., Morgan, M. T. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85(9), 2408-2421.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5 (1), 1-24.
- Bartomeus, I., y Vilà, M. 2009. Breeding system and pollen limitation in two supergeneralist alien plants invading Mediterranean shrublands. *Australian Journal of Botany*, 57(2), 109-115.
- Bentley, K. E., y Mauricio, R. (2016). High degree of clonal reproduction and lack of large-scale geographic patterning mark the introduced range of the invasive vine, kudzu (*Pueraria montana* var. *lobata*), in North America. *American Journal of Botany*, 103(8), 1499-1507.
- Bonilla-Gómez, M. A y Nates-Parra, G. 1992. Abejas Euglosinas de Colombia (Hymenoptera: Apidae) I. Claves ilustradas. *Caldasia*, 17(1):149-172.
- Barrett, S.C., Colautti, R. I., Eckert, C. G. 2008. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular ecology*, 17, 373-383.
- Barrett, S.C. 2015. Influences of clonality on plant sexual reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(29), 8859-8866.
- Bittebiere, A. K., Benot, M. L., Mony, C. 2020. Clonality as a key but overlooked driver of biotic interactions in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 43, 125510.
- Buchanan, A. L. 2015. Effects of damage and pollination on sexual and asexual reproduction in a flowering clonal plant. *Plant Ecology*, 216(2), 273-282.
- CABI (Centre for agriculture and Bioscience International). 2014. *Thunbergia alata* (Black eyed Susan) datasheet. *Invasive Species Compendium*. CAB International. Wallingford.UK. [Base de Datos en Línea]. Consultado en: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/53646#659B7ACB-2318-4ABF-AB38-C4BC835EAC85>. Fecha de Acceso: 19 noviembre 2019.
- Cárdenas-López, D., Marín Canchala, N.L., Cárdenas-Toro, J. 2017. Fichas especies exóticas de alto riesgo de invasión (*Thunbergia alata*). Pp 75-78 En: Cárdenas-López, D., Baptiste M.P y Castaño N (Eds). *Plantas exóticas con alto potencial de invasión en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C.; 295pp.
- Cárdenas-López, D., Castaño, N., Cárdenas-Toro, J. 2010. Análisis de riesgo de especies de plantas introducidas para Colombia. Pp 53.65. En: Baptiste MP, Castaño N., Cárdenas D., Gutiérrez FP, Gil DL y Lasso CA (Eds). *Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá. D.C.; Colombia. 199 pp.
- Dai, C., y Galloway, L. F. 2011. Do dichogamy and herkogamy reduce sexual interference in a self-incompatible species? *Functional Ecology*, 25(1), 271-278.
- Dong, M., Bao-Rong, L., Zhang, H., Chen, J., Li, Bo. 2006. Role of sexual reproduction in the spread of an invasive clonal plant *Solidago canadensis* revealed using intersimple sequence repeat markers. *Plant Species Biology*, 21(1), 13-18.
- Edlund, A. F., Swanson, R., y Preuss, D. 2004. Pollen and stigma structure and function: the role of diversity in pollination. *The Plant Cell*, 16 (Suppl 1), S84-97.
- Emry, D. J., Alexander, H. M., Tourtellot, M. K. 2011. Modelling the local spread of invasive plants: importance of including spatial distribution and detectability in management plans. *Journal of Applied Ecology*, 48(6), 1391-1400.
- Forseth, I. N., y Innis, A. F. 2004. Kudzu (*Pueraria montana*): history, physiology, and ecology combine to make a major ecosystem threat. *Critical reviews in plant sciences*, 23(5), 401-413.
- Galletto, L., y Bernardello, L. 2005. Nectar: pp. 261-328. En: *Practical pollination biology*. Dafni, A; P.

- G. Kevan y B. Husband (Eds.) Enviroquest Ltd., Cambridge, Ontario, Canadá.
- Gianoli E. (2015). The behavioural ecology of climbing plants. *AoB Plants*, 7, plv013. DOI:10.1093/aobpla/plv013.
- Gioria, M., y Pyšek, P. 2015. The legacy of plant invasions: changes in the soil seed bank of invaded plant communities. *BioScience*, 66(1), 40-53.
- Gonzalez VH, Ospina M, Bennett D. 2005. Abejas altoandinas de Colombia: Guía de campo. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. D.C.; Colombia. 80 pp.
- Guitian, J. 1993. Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits. *American Journal of Botany*, 80 (11), 1305-1309.
- Gurevitch, J., y Padilla, D. K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution*, 19(9), 470-474.
- Gutiérrez-Chacón, C., Pantoja-Santacruz, J., Klein, A. M. 2018. Floral larceny by the stingless bee *Trigona Amalthea* on *Granadilla* (*Passiflora ligularis* Juss). *Journal of Pollination Ecology*, 22(8): 75–81.
- Hao, J. H., Qiang, S., Liu, Q. Q., Cao, F. 2009. Reproductive traits associated with invasiveness in *Conyza sumatrensis*. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(3), 245-254.
- Harmon-Threatt, A. N., Burns, J. H., Shemyakina, L. A., Knight, T. M. 2009. Breeding system and pollination ecology of introduced plants compared to their native relatives. *American Journal of Botany*, 96(8), 1544-1550.
- Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Pyšek, P. 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45(2), 403-414.
- Hulme, P. E. 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 10-18.
- Jiménez-Durán, K., y Cruz-García, F. 2011. Incompatibilidad sexual, un mecanismo genético que evita la autofecundación y contribuye a la diversidad vegetal. *Revista fitotecnia mexicana*, 34(1), 1-9.
- Levine, J. M. 2008. Biological invasions. *Current Biology*, 18(2), R57-R60. DOI: 10.1016/j.cub.2007.11.030.
- Liu, H., Pemberton, R. W., Stiling, P. 2006. Native and introduced pollinators promote a self-incompatible invasive woody vine (*Paederia foetida* L) in Florida. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 133(2), 304-311.
- Marshall, A. R., Platts, P. J., Chazdon, R. L., Seki, H., Campbell, M. J., Phillips, O. L., Malhi, Y. 2020. Conceptualising the global forest response to liana proliferation. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 35. DOI:10.3389/ffgc.2020.00035
- Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes by means of fluorescence. *Stain Technology* 34:125-128.
- Mangiafico, S.S. 2015. An R Companion for the Handbook of Biological Statistics, version 1.3.2. rcompanion.org/rcompanion/.
- Meyer, J. Y., y Lavergne, C. 2004. Beautés fatales: Acanthaceae species as invasive alien plants on tropical Indo-Pacific Islands. *Diversity and Distributions*, 10(5-6), 333-347.
- Mora-Goyes, M. F., Rubio, J. A., Gutiérrez, R., Barrera-Cataño, J. I. 2015. Catálogo de especies invasoras del territorio. Pontificia Universidad Javeriana y Corporación Autónoma Regional De Cundinamarca–Car. Bogotá, DC.
- Morales, C. L., y Aizen, M. A. 2006. Invasive mutualisms and the structure of plant–pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, 94(1), 171-180.
- Mullarkey, A., Byers, D. L., Anderson, R. C. 2013. Inbreeding depression and partitioning of genetic load in the invasive biennial *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 100(3), 509-518.

- Murcia, C. 2002. Ecología de la polinización. pp. 493, En: Guariguata y Kattan (cEds) Ecología y conservación de bosques neotropicales. Libro Universitario Regional. San José, Costa Rica. -530.
- Osborn, M. M., Kevan, P. G., Lane, M. A. 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution*, 159(1-2), 85-94.
- Parker, I. M., y Haubensak, K. A. (2002). Comparative pollinator limitation of two non-native shrubs: do mutualisms influence invasions? *Oecologia*, 130(2), 250-258.
- Pejchar, L., y Mooney, H. A. 2009. Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(9), 497-504.
- Petanidou, T., Godfree, R. C., Song, D. S., Kantsa, A., Dupont, Y. L., Waser, N. M. 2012. Self-compatibility and plant invasiveness: comparing species in native and invasive ranges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(1), 3-12.
- Prentis, P. J., Wilson, J. R., Dormontt, E. E., Richardson, D. M., Lowe, A. J. 2008. Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, 13(6), 288-294.
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Jeschke, J. M. 2020. Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*. Vol 1–25. DOI: 10.1111/brv.12627.
- Quijano-Abril, M., Sierra Escobar, J., Gaviria Gutiérrez, B., Navarro Alzate, R., Castaño López, M., Sánchez Gómez, D. 2019. Historia, vida y poderes de una especie invasora: estrategia para su control y manejo. Fondo Editorial Universidad Católica de Oriente. Rionegro, Colombia.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Rai, P. K., y Singh, J. S. 2020. Invasive alien plant species: Their impact on environment, ecosystem services and human health. *Ecological Indicators*, 111, 106020.
- Ramírez, W., y Baptiste M.P. 2015. Servicios ecosistémicos y especies invasoras. Pp. 19-23 En: Cárdenas T.J., Baptiste M.P, Ramírez W. y Aguilar G, M. (Eds). Herramienta de decisión para la gestión de áreas afectadas por invasiones biológicas en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia. Bogotá, D. C., Colombia. 154 pp.
- Razanajatovo, M., y Van Kleunen, M. 2016. Non-invasive naturalized alien plants were not more pollen-limited than invasive aliens and natives in a common garden. *Functional Ecology*, 30(9), 1511-1520.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107.
- Rodger, J. G., Van Kleunen, M., Johnson, S. D. 2010. Does specialized pollination impede plant invasions? *International Journal of Plant Sciences*, 171(4), 382-391.
- Roiloa, S. R. 2019. Clonal traits and plant invasiveness: the case of *Carpobrotus* N.E. Br.(Aizoaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 125479.
- Salgado-Negret, B., Baptiste, M.P., Vásquez, M. 2017. Explorando los mecanismos que promueven las invasiones biológicas y su impacto sobre los ecosistemas: Importancias de las estrategias funcionales de las especies. Pp 57-63 En: Cárdenas-López, D., Baptiste M.P y Castaño N (Eds). Plantas exóticas con alto potencial de invasión en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá D.C.; 295pp.
- Saul, W. C., Roy, H. E., Booy, O., Carnevali, L., Chen, H. J., Genovesi, P., Jeschke, J. M. 2017. Assessing patterns in introduction pathways of alien species by linking major invasion databases. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 657-669.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., McCauley, D. E.

(2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 305-332.

Seavey, S. R., y Bawa, K. S. 1986. Late-acting self-incompatibility in angiosperms. *The Botanical Review*, 52(2), 195-219.

Taslimpour, M. R., y Aslmoshtaghi, E. 2012. Study of self-incompatibility in some Iranian olive cultivars. *Crop Breeding Journal*, 3(2), 123-127.

Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J. C., Simberloff, D. 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10(8), 1345-1351.

Vallejo-Marín, M., Dorken, M. E., Barrett, S. C. 2010. The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 193– 213.

Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pyšek, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14(7), 702-708.

Zapata, T. R., y Arroyo, M. T. K. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 221-230.

Zhang, Y. Y., Zhang D. Y., Barrett, S. C. 2010. Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant. *Molecular Ecology*, 19(9), 1774-1786.