

**EFFECTO DE LA ESPECIE INVASIVA *Bidens pilosa* L. EN
LA POLINIZACIÓN DE ESPECIES NATIVAS EN LA
VEGETACIÓN DE LA DUNA COSTERA DE YUCATÁN**

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO
PARA OBTENER EL GRADO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS
NATURALES TROPICALES**

POR:

**LICENCIADO EN BIOLOGÍA
ALEXANDER SUÁREZ MARIÑO**



POSGRADO INSTITUCIONAL
CIENCIAS AGROPECUARIAS Y MANEJO
DE RECURSOS NATURALES TROPICALES

Director: Dr. Victor Parra Tabla

Mérida, Yuc., México, Agosto de 2018



UADY
UNIVERSIDAD
AUTÓNOMA
DE YUCATÁN

**COORDINACIÓN GENERAL
DEL SISTEMA DE POSGRADO,
INVESTIGACIÓN Y VINCULACIÓN**

POSGRADO INSTITUCIONAL EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y MANEJO DE RECURSOS
NATURALES TROPICALES

**ALUMNO: LICENCIADO EN BIOLOGÍA
ALEXANDER SUÁREZ MARIÑO**

SÍNODEO DEL EXAMEN DE TESIS DE GRADO

**DR. MIGUEL ANGEL MUNGUÍA ROSAS
CINVESTAV**

**DR. LUIS ALEJANDRO ABDALA ROBERTS
CCBA-UADY**

**DRA. PAULA SOSENSKI CORREA
CCBA-UADY**

**DR. JUAN JAVIER ORTÍZ DÍAZ
CCBA-UADY**

**DR. JORGE LEIRANA ALCOCER
CCBA-UADY**

MÉRIDA, YUCATÁN, OCTUBRE DEL 2018

Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias
Km. 15.5 carretera a Xmatkuil | Teléfonos: 942 32 00, 02 y 04
Mérida, Yucatán, México | www.uady.mx

DECLARATORIO DE ORIGINALIDAD

“El presente trabajo no ha sido aceptado o empleado para el otorgamiento de título o grado diferente o adicional al actual. La tesis es resultado de las investigaciones del autor, excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la UADY para la reproducción del documento con el fin del intercambio bibliotecario siempre y cuando se indique la fuente”.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Yucatán y al Departamento de Ecología Tropical, ya que gracias a su apoyo se logró realizar este proyecto.

A CONACyT por otorgarme la beca para realizar mi estudio de posgrado.

A mi asesor el Dr. Victor Parra Tabla, a quien agradezco su acompañamiento y sus enseñanzas no solamente en el área académica sino también por su ejemplo como calidad humana.

A mis tutores Dra. Paula Sosenski, Dr. Luis Abdala-Roberts y Dr. Miguel Munguía-Rosas, por sus comentarios y observaciones constructivas.

Al Dr. Juan Javier Ortiz Díaz por ser parte del sínodo evaluador, gracia por sus comentarios y correcciones.

A mis amigos Ana Laura Velázquez, Teresa Quijano, Biiniza Pérez, Julia Canul, Brian Suárez, Diego Méndez, Rigel Silveira y Daniel Tzuc. Gracias a su compañerismo, amistad y apoyo he podido vivir grandes momentos.

A mi abuela Graciela Suárez Rúgeles por su crianza, apoyo y consejo en todo mi proceso educativo.

Por último gracias a mi novia Alejandra Cañizares por estar siempre a mi lado y apoyarme, y a mi mejor amiga Camila Hurtado por su amistad incondicional.

Resumen

Las especies de plantas invasoras (EI) son consideradas una de las mayores amenazas para la conservación de la diversidad del planeta. Las EI pueden alterar los servicios de polinización generando una reducción del éxito de polinización de especies nativas como consecuencia del aumento de la transferencia de polen heteroespecífico (PH), el cual interfiere con la deposición natural del polen conoespecífico (PC) y con el crecimiento de los tubos polínicos. Sin embargo, la frecuencia, el tiempo de arribo y el efecto del PH de EI sobre las especies nativas, ha sido poco documentado. Durante los últimos 30 años la especie invasora *Bidens pilosa* ha incrementado dramáticamente su abundancia en comunidades de duna costera en Yucatán, co-ocurre y comparte polinizadores con las especies nativas. En este trabajo se cuantificó en condiciones naturales la deposición del PC y del PH, así como su efecto en la germinación de tubos polínicos, de *B. pilosa* y de dos especies nativas características de las duna costera, *Cakile edentula* y *Scaevola plumieri*. De igual forma se evaluó experimentalmente el efecto del polen de *B. pilosa* y de su tiempo de arribo en la germinación de tubos polínicos en las dos especies nativas. Aunque la transferencia de PH en condiciones naturales sobre las plantas nativas fue baja (< 2%), se detectó un efecto negativo del PH de *B. pilosa* en la germinación de tubos polínicos en ambas especies nativas tanto en estas condiciones, como en el experimento de polinización manual. *B. pilosa* a pesar de recibir más PH en cantidad y riqueza no mostró ningún efecto en su éxito de polinización, lo que sugiere una mayor tolerancia de esta especie invasiva a la transferencia de PH al no presentar una reducción significativa en el número de tubos polínicos. Los resultados experimentales mostraron que los efectos de la deposición del polen de *B. pilosa* y de su tiempo de arribo, dependieron de la especie nativa receptora, sugiriendo un efecto variable de la transferencia de PH de las EI en el éxito de la polinización de las especies nativas. Nuestros resultados llaman la atención a estudiar con mayor detalle los efectos de la transferencia de PH de las EI sobre las especies nativas, poniendo especial atención en diferencias en la tolerancia al PH entre especies nativas y especies invasoras.

Palabras clave: duna costera, especies invasivas, especies nativas, éxito de la polinización, polen heteroespecífico, tolerancia al polen heteroespecífico.

Abstract

Invasive plant species (IPE) are considered one of the greatest threats to the conservation of diversity. The IPE can affect native species as consequence of increased of the heterospecific pollen transfer (HP), which interferes with the natural deposition of conspecific pollen (CP) and the growth of pollen tubes, affecting pollination success. However, the frequency and effect of the HP of IPE on native species has been scarcely documented. During the last 30 years the invasive species *Bidens pilosa* has dramatically increased its abundance in coastal sand dune communities in Yucatan, co-occurring and sharing pollinators with native species. In this work were quantified in natural conditions, the CP and HP deposition of *B. pilosa*, on two native species characteristic of the sand dunes, *Cakile edentula* and *Scaevola plumieri*. We also experimentally evaluated the effect of the HP of *B. pilosa* and its arrival time on the pollen germination in the two native species. Although the HP transfer in natural conditions was low (<2%), it was detected a negative effect of the HP of *B. pilosa* on the pollen tubes growing in the floral styles of both native species. Interestingly, although *B. pilosa* received the highest HP loads, and a highest pollen richness, it was not observed a significant effect on pollen germination, suggesting a high tolerance to HP, by not presenting a significant reduction in the number of pollen tubes. However, the results showed that the time of arrival and the magnitude of the effect of the HP deposition varied between the two native species. These results suggest that, although the transfer of HP of the IPE has a negative effect on the pollination success, its effect will not necessarily be the same in all the native species. Our results call attention to studying in greater detail the effects of the HP's transfer from the IPE on native species, paying special attention to differences in the HP tolerance between native and invasive species.

Keywords coastal dune, native species, pollination success, heterospecific pollen, heteroespecif pollen tolerance

Índice general

1. Introducción	1
2. Marco teórico	2
2.1 Especies invasoras	2
2.2 Interacciones planta-polinizador e impacto de las EI	4
2.3 Transferencia de polen heteroespecífico en comunidades naturales	6
2.4 Efecto del tiempo de arribo de polen heteroespecífico	7
3. Modelo de estudio.....	8
4. Objetivos	10
4.1 Objetivo general.....	10
4.2 Objetivos específicos	10
5. Hipótesis	10
6. Referencias.....	11
7. Artículo científico	17
7.1 Resumen.....	17
7.2 Introducción	18
7.3 Metodología.....	21
7.3.1 Área de estudio.....	21
7.3.2 Especies de estudio.....	22
7.3.3 Transferencia de polen conoespecífico y heteroespecífico entre especies nativas y <i>B. pilosa</i> y su efecto en el crecimiento de tubos polínicos en condiciones naturales	23
7.3.4 Efecto de la transferencia de polen de <i>B. pilosa</i> y del momento de su deposición sobre el éxito de la polinización en <i>Scaevola plumieri</i> y en <i>Cakile edentula</i>	24
7.3.5 Análisis de datos.....	26
7.3.5.1 Transferencia de polen conoespecífico y heteroespecífico entre especies nativas y <i>B. pilosa</i> y su efecto en el crecimiento de tubos polínicos en condiciones naturales .	26
7.3.5.2 Efecto de la transferencia de polen de <i>B. pilosa</i> y del momento de su deposición sobre el éxito de la polinización en <i>Scaevola plumieri</i> y en <i>Cakile edentula</i>	27
7.4 Resultados	27
7.4.1 Transferencia de polen conoespecífico y heteroespecífico entre especies nativas y <i>B. pilosa</i> y su efecto en el crecimiento de tubos polínicos en condiciones naturales	27

7.4.2	Efecto de la transferencia de polen de <i>B. pilosa</i> y del momento de su deposición sobre el éxito de la polinización en <i>Scaevola plumieri</i> y en <i>Cakile edentula</i>	31
7.5	Discusión	34
7.5.1	Transferencia de polen conespecífico y heteroespecífico entre especies nativas y <i>Bidens pilosa</i> y su efecto en el crecimiento de tubos polínicos en condiciones naturales	34
7.5.2	Efecto de la transferencia de polen de <i>Bidens pilosa</i> y del momento de su deposición sobre el éxito de la polinización en <i>Scaevola plumieri</i> y en <i>Cakile edentula</i>	36
7.6	Referencias.....	39
7.7	Material suplementario	46

Índice de figuras

- Fig. 1 a** Porcentaje de polen conespecífico (PC) y polen heteroespecífico (PH) depositado en los estigmas de la especie invasora *B. pilosa* (Bid) y en las especies nativas *S. plumieri* (Sca) y *C. edentula* (Cak). Porcentaje de PH donado a **b** *B. pilosa*, **c** *S. plumieri* y **d** *C. edentula* por otras especies. Nótese que el Porcentaje de granos de polen para **a** inicia en 80%. Ses, *Sesuvium portulacastrum*; Can, *Canavalia rosea*; Cro, *Croton punctatus*; Lan, *Lantana involucrata*; Ama, *Amaranthus greggii*; Mel, *Melanthera nivea*; Mal, *Malvaviscus arboreus*; Alt, *Alternanthera microcephala* 29
- Fig. 2** Resultados del experimento de polinización manual para evaluar el efecto del polen heteroespecífico de *Bidens pilosa* y de la secuencia de arribo del polen en el número de tubos polínicos / polen conespecífico en las especies nativas **a** *Scaevola plumieri* y **b** *Cakile edentula*: PC (solo PC), Nativa-Bid (secuencia de polinización PC-PH), Simultáneo (deposición simultánea de PC y PH) y Bid- Nativa (secuencia de polinización PH-PC). Letras diferentes indican diferencias en la especie a través de los tratamientos de polinización ($p < 0.05$)..... 33
- Fig. S 1** Polen heteroespecífico presente en los estigmas de las especies nativas **a** *Scaevola plumieri*, **b** *Cakile edentula* y **c** la especie invasora *Bidens pilosa*..... 49

Índice de tablas

Tabla 1 Promedios (± 1 EE) del polen conespecífico (PC), polen heteroespecífico total (PH), proporción de PC depositado en los estigmas ($PC = PC / (PC+PH)$), y riqueza de PH recibido en las tres especies estudiadas. Letras diferentes para cada variable muestran diferencias significativas entre especies ($p < 0.05$).....	30
Tabla 2 Resultados para el análisis del modelo lineal mixto generalizado que evaluó diferencias entre especies y el efecto del polen heteroespecífico (PH) y el despliegue floral sobre la proporción de tubos polínicos en las tres especies estudiadas	31
Tabla S1 Especies de plantas en co-floración en la comunidad vegetal costera de Telchac, Yucatán. Se muestra el número de individuos muestreados asociados a las plantas focales, así como el número promedio de flores por individuo (despliegue floral)	46
Tabla S2 Porcentaje de polen heteroespecífico donado a <i>B. pilosa</i> (recibe polen de 10 especies, comparte 6 con <i>S. plumieri</i> y 4 con <i>C. edentula</i>), <i>S. plumieri</i> (recibe polen de 7 especies de las cuales comparte 3 con <i>C. edentula</i>) y <i>C. edentula</i> (recibe polen de 5 especies).....	47

1. Introducción

Debido a su gran capacidad de adaptación y dispersión, las plantas invasivas son consideradas una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad (Hejda et al. 2009). Uno de los principales efectos las especies de plantas invasivas sobre las especies nativas, ocurre por la compartición de los polinizadores (Traveset y Richardson 2006), lo cual puede guiar eventualmente a una disminución en el éxito de polinización de las especies nativas (Brown y Mitchell 2001; Traveset y Richardson 2006; Vilà et al. 2006; Bjerknes et al. 2007). Sin embargo, también existen evidencias que sugieren que los efectos negativos o neutros depende de las características de cada especie (ver Charlebois y Sargent 2017).

Se han propuesto dos mecanismos no excluyentes que explican el efecto de las especies invasivas (EI de aquí en adelante) sobre las especies nativas: (a) una disminución en las tasas de visitas de sus polinizadores disminuyendo la transferencia de polen conoespecífico, y (b) la transferencia de polen heteroespecífico (Larson et al. 2006; Jakobsson et al. 2008). Si bien la transferencia de polen heteroespecífico (PH de aquí en adelante) de las EI ha sido menos estudiada, existen evidencias que muestran que puede ser un fenómeno frecuente en las comunidades naturales (Bartomeus et al. 2008b; Ashman y Arceo-Gómez 2013), y que puede ser el principal mecanismo que explica la disminución del éxito de la polinización y de la producción de frutos y semillas en especies nativas (e.g., Ashman y Arceo-Gómez 2013; pero ver Charlebois y Sargent 2017). La presencia de PH ocasiona un desplazamiento físico y efectos alelopáticos sobre el polen conoespecífico (PC de aquí en adelante), además de alterar la bioquímica del estigma (inhibiendo los receptores presentes en la superficie del estigma), lo cual afecta el crecimiento de tubos polínicos y finalmente el éxito de la polinización (Sukada y Jayachandra 1980).

Sin embargo, la llegada de PH al estigma de las flores de plantas nativas no asegura un efecto negativo inmediato o próximo, ya que esto puede variar dependiendo tanto del momento de arribo del PH a los estigmas de las flores (Bruckman y Campbell 2016), como de la identidad de las especies nativas receptoras (Fang y Huang 2013; Arceo-Gómez y Ashman 2016). De esta manera, aunque la transferencia de polen de las EI hacia las especie nativas sea alta, su efecto no necesariamente será el mismo en todas las especies. A pesar de que el efecto del tiempo de arribo del polen de las EI y la identidad de las especies receptoras podría explicar

la alta variación observada del efecto del PH en el éxito de la polinización (Charlebois y Sargent 2017). En general este efecto ha sido escasamente estudiado, y para EI prácticamente ha sido ignorado (e.g., Bruckman y Campbell 2016; Arceo-Gómez y Ashman 2016) y posiblemente podría ser una de las principales causas de que exista o no un efecto negativo.

En este trabajo se evaluó, a través de la transferencia de PH en condiciones naturales y experimentales, el impacto de la especie invasiva *Bidens pilosa* sobre el éxito de la polinización (la germinación y formación de tubos polínicos) de dos especies nativas de la zona costera de Yucatán. *B. pilosa* es una especie reportada como maleza invasora en México (Villaseñor y Espinosa 1998). En particular en la zona costera de Yucatán, ha invadido de manera intensa amplias zonas durante los últimos 30 años (Espejel 1984, 1987; Parra-Tabla et al. 2018). Adicionalmente, se ha observado que *B. pilosa* interactúa con una alta proporción de los polinizadores que visitan especies de plantas nativas en estos sitios (Parra-Tabla et al. sometido). Estas características hacen de esta especie un buen modelo de estudio para evaluar el impacto de las EI sobre la dinámica de transferencia de PH y el éxito reproductivo de plantas nativas ubicadas en uno de los ecosistemas actualmente considerados en peligro tanto por el desarrollo urbano (Jimenez-Orocio et al. 2015), como por la llegada de EI (Parra-Tabla et al. 2018).

2. Marco teórico

2.1 Especies invasoras

Las invasiones biológicas son consideradas un factor de riesgo que puede influir en la biodiversidad y conservación de los ecosistemas. Actualmente, las estimaciones sobre el número de especies introducidas en comunidades locales (Miller et al. 2002), sugieren que al menos 13,168 especies de plantas (3.9% de la flora vascular global) han invadido con éxito diferentes ecosistemas por todo el mundo y se están naturalizando fuera de su distribución original (van Kleunen et al. 2015). Además, se prevé que las invasiones de plantas seguirán aumentando como consecuencia del deterioro ambiental asociado a las actividades humanas (van Kleunen et al. 2015). La frecuencia e intensidad de los disturbios que ocasionan estas invasiones pueden: alterar la estructura de los niveles tróficos, los ciclos biogeoquímicos, y la supervivencia de las especies nativas con las que coexisten, al actuar como sus competidores, y ayudar a dispersar depredadores, parásitos o patógenos a los ecosistemas a

los que llegan (Goldburg y Triplett 1997). Con frecuencia, los términos “introducidas” y “exóticas” se usan indistintamente para referirse a especies que se encuentran fuera de su área de distribución natural. Lowe (2004) define una especie invasora como “aquella especie exótica o traslocada que ha sido introducida accidental o intencionalmente fuera de su distribución natural, y que tiene la capacidad de colonizar, invadir y persistir, y su introducción y dispersión amenazan la diversidad biológica, causando daños al ambiente, a la economía y a la salud humana”.

En cada invasión pueden reconocerse tres fases: introducción, establecimiento y dispersión (Shine et al. 2000). La introducción es la transferencia de una o más especies a una región, fuera de su área de distribución natural por efecto natural o antropogénico; en el establecimiento la especie se adapta a su nuevo entorno, colonizándolo y aumentando su población y la fase de dispersión se refiere a la capacidad de movilidad de la especie, en el caso de las plantas su mecanismo de dispersión es por medio de semillas (IUCN 1999).

La evidencia sugiere que las especies invasoras podrían perjudicar los servicios ambientales ocasionando un impacto en el ecosistema o comunidad. Esto ha sido confirmado en análisis realizados por Mooney y Hobbs (2000), Van Driesche (2000) y Todd (2001) sobre los principales efectos de las especies exóticas a escala global. De manera general se puede distinguir los efectos inmediatos y los efectos sobre los procesos ecosistémicos de las especies invasoras: dentro de los efectos inmediatos tenemos la introducción de semillas, propágulos, enfermedades, endo y ectoparásitos, y desequilibrio en las redes tróficas, mientras que en los procesos ecosistémicos se encuentra la competencia, la alteración de hábitats y los daños físicos y químicos al suelo.

Las características vegetativas y reproductivas de las plantas invasoras les confieren la capacidad para distribuirse y mantenerse en otros ambientes (Vilà et al. 2008). Las características vegetativas en las EI obedecen a una elevada capacidad competitiva que beneficia su potencial de invasión; su capacidad de propagación clonal les permite ocupar un mayor espacio y disponer de una mayor cantidad de recurso. La elevada superficie foliar le permite una mayor captura de luz lo cual optimiza su tasa fotosintética aumentando su capacidad para fijar carbono (utilizado para el crecimiento de tallos, hojas y raíz o el incremento del número de flores o frutos), acelerando su crecimiento y favoreciendo el

establecimiento y supervivencia de plántulas (Pysek y Richardson 2007). En cuanto a características reproductivas, las EI tienen la capacidad de reproducirse de manera autógena o asexualmente, en una invasión con ausencia de polinización esta característica les permite establecerse (Burns 2011). Pueden ser dioicas, pero con mayor frecuencia hermafroditas autocompatibles, lo cual evita problemas de fecundación en poblaciones introducidas donde exista un desequilibrio en la proporción de sexos (*Sex ratio*) (Sher y Hyatt 1999). Poseen elevados niveles de autopolinización asegurando la descendencia y la viabilidad de la población a partir de pocos individuos (Vilà 1999). A pesar de esta característica, esto no evita que compitan por polinizadores con las especies nativas (ver siguiente inciso). Su fenología de floración y fructificación tienden a ser más prolongadas que las de las nativas, aumentando su éxito reproductivo. Se caracterizan además por una dispersión de semillas a larga distancia a través del viento y/o animales facilitando nuevas zonas de invasión; las semillas pueden germinar rápidamente y en diferentes ambientes con una mayor densidad inicial de individuos, confiriéndoles una ventaja competitiva (Pysek y Richardson 2007).

2.2 Interacciones planta-polinizador e impacto de las EI

La interacción planta-polinizador es mutualista, se define como una relación que se establece entre dos o más especies de plantas y animales que implican un beneficio mutuo sobre su adecuación. Así, mientras la planta recibe el beneficio de la transferencia de sus gametos masculinos a los estigmas de las flores, los polinizadores generalmente obtienen algún tipo de recurso energético o de otro tipo que incrementa su supervivencia (e.g., néctar, polen, aromas, resinas para construcción de nidos). Esta interacción juega un papel esencial en el funcionamiento de las comunidades, las interacciones con otras especies, el mantenimiento de un ecosistema y los procesos de regeneración de la vegetación, llegando a determinar la estructura de una comunidad (Bronstein 2009; Kiers et al. 2010). El impacto que las EI pueden tener sobre las interacciones planta-polinizador en comunidades naturales, se debe en gran medida a que estas especies tienden a ser generalistas (Traveset y Richardson 2006; Vilà et al. 2008). De esta forma amplían sus posibilidades de ser visitadas por diferentes especies de polinizadores, integrándose fácilmente a las redes de interacción planta-polinizador de las comunidades (Traveset et al. 2008). Diversas características morfológicas y/o fenológicas de las EI también pueden facilitarles su integración en las redes de

polinización, por ejemplo: una larga duración de la floración, o una producción masiva de flores, la cual supone el aumento de la oferta de recursos (e.g., polen y/o néctar) que incrementan las probabilidades de interactuar con una mayor abundancia y/o riqueza de polinizadores (Vilà et al. 2008). En el caso de un polinizador que esté activo durante buena parte del año tendrá más posibilidades de encontrar recursos, al coincidir en el tiempo con una mayor cantidad de plantas disponibles, que otro cuya actividad se limite a tan sólo unos meses. De hecho, la mayoría de los sistemas de polinización y dispersión tienden a ser generalistas, lo que ha llevado a predecir que la integración de especies invasoras en las comunidades naturales debería verse facilitada (Traveset et al. 2008).

Una vez integrada en una red, una especie invasora puede influir en su estructura y, en consecuencia, afectar el éxito reproductivo y la permanencia de las especies nativas que integran dicha red. El aumento de una especie invasora puede afectar la conectancia (conexión-desconexión) de otras especies de la comunidad (Traveset et al. 2008). En el caso de una planta invasora integrada en una red de polinización, su presencia puede afectar la polinización de una especie nativa por medio de cambios tanto en el comportamiento, como en la abundancia de los polinizadores (Stout y Tiedeken 2017). La competencia por los polinizadores ha sido el proceso normalmente estudiado, bajo la hipótesis de que en presencia de una especie invasora más atractiva, o que ofrezca más recursos a los polinizadores, la especie nativa sufriría una reducción en la cantidad de visitas, con la consecuente disminución en los niveles de la polinización (baja tasa de visitas de insectos y transferencia de polen) y posterior reducción en la producción de semillas (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007; Traveset et al. 2008). Sin embargo, también, existen ejemplos donde se genera una atracción conjunta de los polinizadores en la comunidad, este tipo de relaciones pueden dar lugar a una interacción positiva o “facilitación” entre una especie nativa y una invasora. Un estudio realizado en la isla de Mallorca muestra como *Apis mellifera* y diferentes especies de abejorros fueron atraídos por la planta invasora *Oxalis pescaprae*, facilitando la visita a las flores de la nativa *Diplotaxis erucooides* (Traveset 2015), el mismo caso ocurrió con la nativa *Carpobrotus acinaciformis* y la invasora *Anthyllis cytisoides* (Traveset et al. 2008). De igual forma, un reciente meta-análisis del efecto de las especies invasivas sobre las especies nativas a través del uso compartido de polinizadores, ha sugerido por un lado que tal efecto no es siempre negativo y que puede depender tanto de la identidad de la especie como de las

abundancias relativas y patrones de distribución dentro de las comunidades (Charlebois y Sargent 2017). Aunque existe cierta controversia sobre el papel que juegan las EI en el éxito de la polinización en las especies nativas, es fundamental evaluar la intensidad de la transferencia del PH, considerando que esta podría ser una medida más directa del efecto de las EI (Charlebois y Sargent 2017; Stout y Tiedeken 2017).

2.3 Transferencia de polen heteroespecífico en comunidades naturales

La compartición de polinizadores puede generar transferencia heteroespecífica de polen que puede disminuir el éxito reproductivo de las plantas (Feinsinger et al. 1988; Feinsinger y Tiebout 1991; Bell et al. 2005; Morales y Traveset 2008; Mitchell et al. 2009). Las especies invasoras pueden afectar la calidad de las visitas de un polinizador en la comunidad si éste realiza visitas interespecíficas entre flores nativas o invasoras, ya que existe la posibilidad de que transfiera PH que interfiere con la deposición y/o germinación del polen conoespecífico (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007; Traveset et al. 2008; Gibson et al. 2013; LeVan et al. 2014). Existen dos mecanismos que influyen en el éxito reproductivo de las plantas: la “pérdida” de polen conoespecífico (PC) y la deposición de polen heteroespecífico (PH) (Wilcock y Neiland 2002; Morales y Traveset 2008; Mitchell et al. 2009). La reducción de la deposición de PC afecta directamente las oportunidades de fertilización, mientras que la recepción de PH puede reducir el éxito reproductivo femenino a través de varios mecanismos, por ejemplo: (a) interferir con la adhesión y la germinación del PC (Galen y Gregory 1989), o (b) inhibir el crecimiento de tubos polínicos a través de efectos alelopáticos, y así la fertilización de los óvulos y el desarrollo de las semillas (Thomson et al. 1981; Wilcock y Neilan 2002; Morales y Traveset 2008). Finalmente, algunos estudios pioneros (Macior 1970; Grabas y Laverty 1999), así como trabajos más recientes sobre patrones de transferencia de PH, han demostrado que su incidencia y magnitud en las comunidades puede ser alta (Montgomery y Rathcke 2012; Fang y Huang 2013), ya que pueden ocurrir en más del 50% de las flores de una planta y constituyen más del 60% de la carga polínica total sobre estigmas en algunas especies (ver Ashman y Arceo-Gómez 2013). Además, el efecto de PH en el éxito reproductivo de las plantas receptoras puede ser fuerte, reduciendo en un 20% la producción de semillas (Ashman y Arceo-Gómez 2013). También se ha observado que esta transferencia puede ser baja, por ejemplo en la planta invasiva *Carpobrotu spp* la transferencia de PH fue

apenas del 0.59% (Moragues y Traveset 2005), este porcentaje es bajo comparado con estudios donde la deposición de polen heteroespecífico ha sido variable (Fang y Huang 2013; Arceo-Gómez et al. 2016; Tur et al. 2016).

2.4 Efecto del tiempo de arribo de polen heteroespecífico

El efecto que tiene el polen heteroespecífico en los estigmas de las flores puede depender del momento en que éste se deposite. Se han realizado varios experimentos para medir el efecto que tiene el polen heteroespecífico (e.g., Mitchell et al. 2009; Ashman y Arceo-Gómez 2013; Celaya et al. 2015), pero muy pocos han evaluado el efecto de la temporalidad de la deposición o del tiempo de arribo del polen (e.g., Montgomery y Phillips 2015; Bruckman y Campbell 2016). Dependiendo del tipo de polinizadores, estos pueden depositar simultáneamente cargas mixtas de polen conoespecífico y heteroespecífico, o en algunos casos depositar solamente PH si acaban de visitar flores de otra especie o solo polen conoespecífico (Bruckman y Campbell 2016). Algunos autores han considerado que existe un efecto de “prioridad” donde el PH tiene un efecto mayor solo cuando se deposita primero que el PC (Galen y Gregory 1989; Caruso y Alfaro 2000); si el polen heteroespecífico se deposita primero podría disminuir la receptividad del estigma o generar un cierre estigmático, además el polen conoespecífico que se deposite después y que entre en contacto con él podría no germinar, debido a un efecto alelopático entre ambos tipos de polen. Factores como la composición de la comunidad vegetal así como los polinizadores que comparten las especies vegetales, pueden influir en los diferentes escenarios de deposición de polen, considerando que la deposición del PH se presente antes o después del PC, su efecto puede interferir no solo en la adhesión y germinación del polen conoespecífico, sino también en el crecimiento de tubos polínicos, disminuyendo el número de frutos y el conjunto de semillas (Caruso y Alfaro 2000; Montgomery y Phillips 2015).

Si bien existe un número relativamente importante de estudios donde se ha evaluado el efecto de la transferencia de PH entre especies nativas (e.g., Waser 1983; Campbell y Motten 1983; Bartomeus et al. 2008b; Ashman y Arceo-Gómez 2013), existen muy pocos trabajos que hayan evaluado dicha transferencia entre especies invasivas y especies nativas, y viceversa (Brown y Mitchell 2001; Bartomeus et al. 2008a; Charlebois y Sargent 2017; Stout y Tiedeken 2017). Dada la importancia que esto podría tener en nuestra comprensión del

impacto de la invasión en las comunidades naturales, es necesario acumular más estudios que evalúen el efecto de la transferencia de polen de una especie invasora dentro de una comunidad.

3. Modelo de estudio

En este trabajo se evaluó a través de la transferencia de PH el impacto de la especie invasiva *Bidens pilosa* L. (Asteraceae) sobre el éxito de la polinización de dos especies nativas *Scaevola plumieri* (Goodeniaceae) y *Cakile edentula* (Brassicaceae) de la zona costera de Yucatán. Se eligió a *B. pilosa* debido a que a pesar de que es una especie de distribución natural en México, es considerada como una maleza invasora (Villaseñor y Espinosa 1998). En especial en la zona costera de Yucatán no existen registros históricos de su presencia hace 30 años (Espejel 1984, 1987). Sin embargo, estudios recientes de diversidad y estructura de las comunidades de la zona de vegetación de pioneras de las dunas costeras, han mostrado que actualmente *B. pilosa* se encuentra ampliamente distribuida a todo lo largo de la franja costera de Yucatán, siendo además una de las especies más abundantes en muchas comunidades (Parra-Tabla et al. 2018). En particular en la comunidad de pioneras de Telchac puerto, *B. pilosa* es la sexta especie más dominante de la comunidad (de 30 especies totales) (Parra-Tabla et al. 2018). Aunque queda por ser estudiado, es probable que el incremento en la abundancia de *B. pilosa* se deba al alto incremento de la urbanización que ha sufrido la zona costera de Yucatán en los últimos 40 años, debido básicamente a actividades turísticas (Jiménez-Orocio et al. 2015).

Respecto a su sistema de polinización, se ha observado que en las comunidades costeras *B. pilosa* es visitada por una alta diversidad de insectos polinizadores (lepidópteros, himenópteros y dípteros), por lo que se le puede considerar como una especie con sistema de polinización generalista, similar a otras especies del mismo género (Huang et al. 2014) y característica de las especies invasivas (Traveset y Richardson 2006).

Scaevola plumieri y *Cakile edentula* son dos especies nativas características de la zona de pioneras en prácticamente toda la costa, y en particular, *S. plumieri* juega un papel importante en la estabilización de las dunas (Espejel 1984, 1986); en estudios de redes de polinización de las comunidades costeras se ha observado que estas especies comparten

visitantes florales como lepidópteros, himenópteros y dípteros (Parra-Tabla et al. sometido), además de co-ocurrir en el mismo perfil de vegetación con la especie invasora , lo que sugiere una alta probabilidad de que exista transferencia de PH entre ellas. Por lo cual se eligió evaluar el efecto de *B. pilosa* sobre la polinización de estas dos especies.

4. Objetivos

4.1 Objetivo general

Analizar el efecto de la especie invasora *Bidens pilosa* L. sobre el éxito de la polinización de dos especies nativas en la duna costera de Yucatán, México.

4.2 Objetivos específicos

Cuantificar en condiciones naturales la frecuencia de deposición de granos de polen conoespecífico (CP) y heteroespecífico (PH) entre *B. pilosa* y las plantas nativas *Cakile edentula* y *Scaevola plumieri*, así como el efecto de la transferencia del PH sobre la germinación de tubos polínicos.

Determinar experimentalmente el efecto de la transferencia y el orden de llegada de polen heteroespecífico de *Bidens pilosa* vs. polen conoespecífico sobre la germinación de tubos polínicos en las plantas nativas *Cakile edentula* y *Scaevola plumieri*.

5. Hipótesis

La transferencia de polen de *Bidens pilosa* a los estigmas de las especies nativas *S. plumieri* y *C. edentula* afecta negativamente el éxito de la polinización de estas dos especies.

En particular establecemos las siguientes predicciones:

- 1.- Se espera que el número de granos depositados de *B. pilosa* en los estigmas de *S. plumieri* y *C. edentula*, estará correlacionado con una disminución en el crecimiento de tubos polínicos en las dos especies de plantas nativas.
2. Bajo condiciones experimentales de polinización manual, se espera que, si el polen heteroespecífico de *B. pilosa* es depositado antes o de manera simultánea al polen conoespecífico, disminuirá el número de tubos polínicos, respecto a si ocurre primero la deposición del polen conoespecífico de las especies nativas.

6. Referencias

- Arceo-Gómez G, Ashman, TL, Rafferty N (2016) Invasion status and phylogenetic relatedness predict cost of heterospecific pollen receipt: implications for native biodiversity decline. *J Ecol* 104:1003-1008
- Ashman TL, Arceo-Gómez G (2013) Toward a predictive understanding of the fitness costs of heterospecific pollen Timing of invasive pollen deposition influences pollen tube growth receipt and its importance in co-flowering communities. *Am J Bot* 100:1061–1070
- Bartomeus I, Bosch JV, Vilà M (2008a) High invasive pollen transfer, yet low deposition on native stigmas in a *Carpobrotus*-invaded community. *Ann Bot* 102:417-24
- Bartomeus I, Vilà M, Santamaría L (2008b) Contrasting effects of invasive plants in plant–pollinator networks. *Oecologia* 155:761-770
- Bell JM, Karron JD, Mitchell RJ (2005) Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. *Ecology* 86:762–771
- Bjerknes AL, Totland Ø, Hegland SJ, Nielsen A (2007) Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species?. *Biol Conserv* 138:1-12
- Bronstein JL (2009) The evolution of facilitation and mutualism. *J Ecol* 97:1160–70
- Brown BJ, Mitchell RJ (2001) Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129:43-49
- Bruckman D, Campbell DR (2016) Timing of invasive pollen deposition influences pollen tube growth and seed set in a native plant. *Biol Invasions* 18:1701-1711
- Burns JH, Ashman TL, Steets JA, Harmon-Threatt A, Knight TM (2011) A phylogenetically controlled analysis of the roles of reproductive traits in plant invasions. *Oecologia* 166:1009–1017
- Campbell DR, Motten AF (1985) The Mechanism of Competition for Pollination between Two Forest Herbs. *Ecology* 66:554-563

- Caruso CM, Alfaro M (2000) Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: effect of *Castilleja linariaefolia* pollen on seed set of *Ipomopsis aggregata*. *Can J Bot* 78:600–606
- Celaya IN, Arceo-Gómez G, Alonso C, Parra-Tabla V (2015) Negative effects of heterospecific pollen receipt vary with abiotic conditions: ecological and evolutionary implications. *Ann Bot* 116:789–795
- Charlebois KA, Sargent RD (2017) No consistent pollinator-mediated impacts of alien plants on natives. *Ecol Lett* 20:1479–1490
- Espejel I (1984) La vegetación de las dunas costeras de la Península de Yucatán. I. Norte de Yucatán. *Biótica* 9:183–210
- Espejel I (1987) Phytogeographic relationships of the Yucatán Peninsula. *J Biogeogr* 14:499–519
- Fang Q, Huang SQ (2013) A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. *Ecology* 94:1176–1185
- Feinsinger P, Busby WH, Tiebout HM (1988) Effects of indiscriminate foraging by tropical hummingbirds on pollination and plant reproductive success: experiments with two tropical treelets (Rubiaceae). *Oecologia* 76:471–474
- Feinsinger P, Tiebout HM (1991) Competition among plants sharing hummingbird pollinators: laboratory experiments on a mechanism. *Ecology* 72:1946–1952
- Galen C, Gregory T (1989) Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: consequences of foreign pollen contamination for seed set in the alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 81:120–123
- Gibson MR, Pauw A, Richardson DM (2013) Decreased insect visitation to a native species caused by an invasive tree in the Cape Floristic Region. *Biol Conserv* 157:196–203
- Goldburg R, Triplett T (1997) Murky waters: Environmental effects of aquaculture in the United States. In: *The Environmental Defense Fund*, pp 49–62

- Grabas GP, Laverty TM (1999) The effect of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.; Lythraceae) on the pollination and reproductive success of sympatric co-flowering wetland plants. *Ecoscience* 6:230–242
- Hejda M, Pyšek P, Jarošík V (2009) Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *J Ecol* 97:393-403
- Huang YL, Kao WY (2014) Different breeding systems of three varieties of *Bidens pilosa* in Taiwan. *Weed Res* 54:162–168
- IUCN (1999) Especies invasoras exóticas, cuarta reunión del órgano subsidiario de asesoramiento científico, técnico y tecnológico. International union for conservation of nature. <https://erespecies-invasoras.wikispaces.com/file/view/UICN+especies+invasoras+Humbolt.pdf>. Consultado 6 de octubre 2016
- Jakobsson A, Padrón B, Traveset A (2008) Pollen transfer from invasive *Carpobrotus spp.* to natives - A study of pollinator behaviour and reproduction success. *Biol Conserv* 141:136-145
- Jimenez-Orocio O, Espejel I, Martínez ML (2015) La investigación científica sobre dunas costeras de México: origen, evolución y retos. *Rev Mex Biodiv* 86:486-507
- Kiers ET, Palmer TM, Ives AR, Bruno JF, Bronstein JL (2010) Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective. *Ecol Lett* 13:1459–1474
- Larson DL, Royer RA, Royer MR (2006) Insect visitation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. *Biol Conserv* 130:148–159
- LeVan KE, James Hung KL, McCann KR, Ludka JT, Holway DA (2014) Floral visitation by the Argentine ant reduces pollinator visitation and seed set in the coast barrel cactus, *Ferocactus viridescens*. *Oecologia* 174:163–171
- Lopezaraiza-Mikel MR, Hayes RB, Whalley MR, Memmott J (2007) The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecol Lett* 10:539–550

- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, Poorter M (2004) 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database. Grupo Especialista de Especies Invasoras (GEEI), Comisión de Supervivencia de Especies (CSE) de la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN). <http://www.iucngisd.org/gisd/pdf/100Spanish.pdf>. Consultado 12 septiembre 2016
- Macior LW (1970) The pollination ecology of *Pedicularis* in Colorado. *Am J Bot* 57:716–728
- Miller TE, Kneitel JM, Burns JH (2002) Effect on community structure on invasion success and rate. *Ecology* 83:898-905
- Mitchell RJ, Irwin RE, Flanagan RJ, Karron JD (2009) Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Ann Bot* 103:1355–1363
- Montgomery BR, Phillips CW (2015) Breeding system of *Linum rigidum* and effect of heterospecific pollen from introduced *Euphorbia esula*. *J Pollinat Ecol* 16:101–107
- Montgomery BR, Rathcke BJ (2012) Effects of floral restrictiveness and stigma size on heterospecific pollen receipt in a prairie community. *Oecologia* 168:449–458
- Mooney HA, Hobbs RJ (2000) *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington, D.C.
- Morales C, Traveset A (2008) Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *CRC Crit Rev Plant Sci* 27:221–238
- Parra-Tabla V, Albor-Pinto C, Tun-Garrido J, Angulo-Pérez D, Barajas C, Silveira R, Ortíz-Díaz JJ, Arceo-Gómez G (2018) Spatial patterns of species diversity in sand dune plant communities in Yucatan, México: the importance of invasive species in the species dominance patterns. *Plant Ecol Divers*. DOI: 10.1080/17550874.2018.1455232.
- Parra-Tabla V, Angulo-Pérez D, Campos-Navarrete MJ, Tun-Garrido J, Sosenski P, Alonso C, Ashman TL, Arceo-Gómez G (sometido) The role of alien plants in the structure of plant-pollinator networks along coastal communities in Yucatán, México

- Pyšek P, Richardson DM (2008) Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand?. In: Nentwig W. (eds) Biol Invasions. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), vol 193. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 97-125
- Sher A, Hyatt L (1999) The Disturbed Resource-Flux Invasion Matrix: a new framework for patterns of plant invasion. *Biol Invasion* 1:107–114
- Shine C, Williams N, Gündling L (2000) A guide to designing legal and institutional frameworks on alien invasive species. UICN, Gland, Switzerland
- Stout JC, Tiedeken EJ, Nicolson S (2017) Direct interactions between invasive plants and native pollinators: evidence, impacts and approaches. *Funct Ecol* 31:38-46
- Sukada DK, Jayachandra (1980) Pollen allelopathy – a new phenomenon. *New phytol* 84:739 -746
- Thomson JD, Andrews BJ, Plowright RC (1981) The effect of a foreign pollen on ovule development in *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae). *New Phytol* 90:777–783
- Todd K (2001) *Tinkering with Eden: A natural history of exotics in America*. W.W. Norton, Nueva York.
- Traveset A (2015) Impacto de las especies exóticas sobre las comunidades mediado por interacciones mutualistas. *Ecosistemas* 24:67-75
- Traveset A, Moragues E, Valladares F (2008) Spreading of the invasive *Carpobrotus affacinaciformis* in Mediterranean ecosystems: The advantage of performing in different light environments. *Appl Veg Sci* 11:45-54
- Traveset A, Richardson DM (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends Ecol Evol* 21:208-216.
- Tur C, Sáez A, Traveset A, Aizen MA (2016) Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: Evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecol Lett* 19:576–586

- Van Driesche J (2000) *Nature out of place: Biological invasions in the global age*. Island Press, Washington, D.C.
- van Kleunen M, Dawson W, Essl F, Pergl J, Winter M, Weber E (2015) Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525:100–103
- Vilà M (1999) efectos de la introducción de especies vegetales en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. *Montes* 55:26-30
- Vilà M, Bacher S, Hulme P, Kenis M, Kobelt M, Nentwig W, Sol D, Solarz W (2006) Impactos ecológicos de las invasiones de plantas y vertebrados terrestres en Europa. *Ecosistemas* 2:1–12
- Vilà M, Valladares F, Traveset A, Santamaría L, Castro P (2008) *Invasiones biológicas*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid
- Villaseñor JL, Espinosa FJ (1998) *Catálogo de malezas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica. México, D.F., pp 1-25
- Waser N (1983) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and academic editions, New York, pp 277-293
- Wilcock C, Neiland R (2002) Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends Plant Sci* 7:270–277

7. Artículo científico

Transferencia de polen heteroespecífico entre una especie invasiva y dos especies nativas, y efecto del tiempo de arribo del polen invasivo en el éxito de la polinización

Alexander Suárez-Mariño* y Víctor Parra-Tabla

Departamento de Ecología Tropical, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán. Km. 15.5 Carretera Mérida-Xtmakuil, Mérida Yucatán, México, 97000

*Autor para correspondencia: suarez.topo@gmail.com

El presente manuscrito se realizó bajo los lineamientos estipulados por la revista Biological Invasions, editorial Springer.

7.1 Resumen

Las especies de plantas invasoras (EI) son consideradas una de las mayores amenazas para la diversidad del planeta. Aunque existen evidencias de que las EI pueden alterar el éxito de la polinización como consecuencia del aumento de la transferencia de polen heteroespecífico (PH), este efecto parece ser dependiente tanto de la identidad de la especie receptora, como del momento de arribo del PH. En este trabajo se cuantificó en condiciones naturales la deposición de PH en dos especies nativas (*Cakile edentula* y *Scaevola plumieri*) y en una especie invasiva (*Bidens pilosa*), así como su efecto en el crecimiento de tubos polínicos. De igual forma se evaluó a través de un experimento de polinización manual, el efecto del polen de *B. pilosa* y de su tiempo de arribo en el crecimiento de tubos polínicos en las dos especies nativas. Los resultados mostraron que las especies nativas recibieron una menor riqueza de PH (de 5 y 7 especies, respectivamente) respecto a la especie invasiva (10). Sin embargo, aunque la transferencia de PH en condiciones naturales sobre las plantas nativas fue baja (< 2%), se observó un efecto negativo del PH en la germinación de tubos polínicos en ambas

especies nativas. En contraste, a pesar de que en condiciones naturales *B. pilosa* recibió no solo una mayor riqueza sino también una mayor proporción de PH (ca. 8%), no se observó ningún efecto en su éxito de polinización, sugiriendo una mayor “tolerancia” (i.e., que la llegada de PH no afecta la germinación y el crecimiento de tubos polínicos) de esta especie a la transferencia de PH. Por otro lado, los resultados del experimento de polinización manual mostraron efectos significativos del PH de *B. pilosa* y de su tiempo de arribo en la germinación de tubos polínicos en ambas especies nativas. Sin embargo, mientras que en *S. plumieri* solo la deposición simultánea de polen conespecífico (PC) y PH disminuyó significativamente la germinación de tubos polínicos, en *C. edentula* tanto la deposición simultánea de PC y PH, como deposición primero del polen de *B. pilosa* afectaron significativamente la germinación de tubos polínicos. Nuestros resultados llaman la atención a estudiar con mayor detalle los efectos de la transferencia de PH de las EI sobre las especies nativas, poniendo especial atención en diferencias en la tolerancia al PH entre especies nativas y especies invasoras, así como en los factores que determinan el tiempo de arribo del polen a los estigmas florales.

Palabras clave: duna costera, especies invasivas, especies nativas, éxito de la polinización, polen heteroespecífico, tolerancia al polen heteroespecífico.

7.2 Introducción

Debido a su gran capacidad de adaptación y dispersión, las especies de plantas invasivas (EI de aquí en adelante), pueden afectar a las especies nativas al competir por los recursos disponibles dentro de las comunidades naturales, modificando la diversidad, estructura y los patrones de distribución de las especies (Hejda et al. 2009; Parra-Tabla et al. 2018). Si bien ha sido ampliamente documentado que uno de los principales recursos por los que compiten las EI con las plantas nativas son los nutrientes disponibles en el suelo (e.g., Levine et al. 2003; Gioria y Osborne 2014), también existen evidencias de que pueden competir por el servicio de polinización ofrecido por animales, afectando su éxito de polinización y así su producción de frutos y semillas (e.g., Brown y Mitchell 2001; Traveset y Richardson 2006; Bjerknes et al. 2007; Vilà et al. 2011; Stout et al. 2017).

Los efectos de las EI sobre las interacciones planta-polinizador en especies nativas pueden producirse por dos mecanismos no excluyentes: (a) un cambio en la riqueza y abundancia de polinizadores que visitan las plantas nativas, y por ende en la *cantidad* de polen conespecífico depositado (e.g., Chitka y Schürkens 2001), y (b) un cambio en la *calidad* de las visitas producto del aumento del polen heteroespecífico de las EI depositado por polinizadores en los estigmas de las especies nativas (e.g., Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). Si bien este segundo mecanismo ha sido menos estudiado que el primero, existen evidencias que muestran que puede ocasionar disminuciones importantes en el éxito reproductivo de las especies nativas (Ashman y Arceo-Gómez 2013; Arceo-Gómez y Ashman 2016; Bruckman y Campbell 2016).

El polen heteroespecífico (PH de aquí en adelante), puede ocasionar un desplazamiento físico y efectos alelopáticos sobre el polen conespecífico (PC de aquí en adelante), además de alterar la bioquímica del estigma, con consecuencias negativas sobre el éxito de la polinización (Sukada y Jayachandra 1980). Se ha demostrado que el éxito de la polinización de una planta no solo depende de la cantidad y calidad del PC que dona y recibe por medio de los polinizadores, sino también de la transferencia y deposición del PH que ocurre cuando distintas especies en floración coexisten y comparten polinizadores (Herrera 1987; Alonso et al. 2013; Traveset y Richardson 2006; Vilá et al. 2011). Estudios recientes han demostrado que la transferencia de PH dentro de las comunidades puede ser un fenómeno frecuente, a pesar de lo cual su efecto en el éxito de la polinización ha sido poco estudiado (Traveset y Richardson 2006; Bartomeus et al. 2008; Fang y Huang 2013; Ashman y Arceo-Gómez 2013), siendo particularmente menos estudiado el efecto del polen de EI sobre especies nativas, a pesar de la importancia que esto puede tener en la conservación de poblaciones y comunidades de plantas (Bruckman y Campbell 2016; Arceo-Gómez y Ashman 2016).

La importancia de la transferencia del polen de EI en las comunidades de plantas depende de factores como (a) el solapamiento de nicho de los polinizadores, lo cual causa la competencia por polinizadores entre especies nativas y las EI (Brown et al. 2001; Lopezaraiza-Mikel et al. 2007; Cariveau y Norton 2009; Jakobsson et al. 2009); (b) de la abundancia (de individuos y flores) de las EI dentro de las comunidades que invade (Traveset y Richardson 2006), y (c) del nivel de especialización de la polinización, que en las EI se ha

caracterizado como generalista, lo cual incrementa las posibilidades de una mayor dispersión de su polen sobre las especies nativas (Valtonen et al. 2006; Morón et al. 2009; Traveset y Richardson 2014). Sin embargo, también se ha observado que la presencia de EI, aunque compartan polinizadores y sean abundantes dentro de las comunidades naturales, no resulta necesariamente en un efecto negativo sobre el éxito de la polinización de las especies nativas (Charlebois y Sargent 2017; Stout et al. 2017). Por ejemplo, en un estudio reciente en el que se analizó a través de un metanálisis el efecto de EI sobre la producción de frutos y semillas en más de 70 especies nativas, se observó que el efecto de la presencia de EI sobre el éxito de la polinización es altamente variable (Charlebois y Sargent 2017).

Entre los posibles factores que pueden explicar que exista o no un efecto negativo de la presencia de polen de las EI, el momento de arribo del polen de estas especies a los estigmas florales de las plantas nativas puede ser un factor determinante (Bruckman y Campbell 2016). Aunque en general se sabe que el tiempo de arribo del polen es muy importante para determinar el éxito de la polinización, prácticamente ha sido muy poco estudiado (pero ver; Waser y Fugate 1986; Caruso y Alfaro 2000; Jakobsson et al. 2009; Montgomery y Phillips 2015). Entre los efectos del tiempo de arribo del polen se han descrito desde efectos en la duración de la antesis (Abdala-Roberts et al. 2007) y emisión de aromas florales (Parra-Tabla et al. 2009), hasta efectos alelopáticos (Sukada y Jayachandra 1980). En particular para el efecto del tiempo de arribo del polen de especies invasivas, únicamente existe un estudio en el que se demostró que el arribo simultáneo de PC y PH afectó la germinación de número de tubos polínicos (Bruckman y Campbell 2016). Este resultado sugiere que la secuencia de arribo del polen, el cual estaría mediado por la conducta de forrajeo de los polinizadores (como el uso simultáneo de recursos florales), puede explicar las diferencias observadas en el efecto de las especies invasivas sobre las especies nativas.

En este trabajo primero describimos en condiciones naturales que tan importante es la recepción de PH en dos especies nativas características de la duna costera de Yucatán, México, *Cakile edentula* y *Scaevola plumieri*, y en una especie invasiva *Bidens pilosa*, así como el efecto del PH en el éxito de la polinización (i.e., germinación de tubos polínicos) de las tres especies. Posteriormente evaluamos, a través de un experimento de polinización manual, si la secuencia del tiempo de arribo del polen de la especie invasiva afectaba de la

misma manera el éxito de la polinización en las dos especies nativas. *B. pilosa* es una maleza invasora en México (Villaseñor y Espinosa 1998), y en el caso particular de la zona costera de Yucatán, no existían registros históricos de su presencia al menos hasta hace 30 años (Espejel 1984, 1987). Sin embargo, actualmente esta especie se encuentra distribuida prácticamente en toda la franja costera de Yucatán, siendo una de las especies más abundantes en estas comunidades (Parra-Tabla et al. 2018). De igual forma, se ha observado que *B. pilosa* interactúa con una alta proporción de los polinizadores que visitan especies de plantas nativas en estos sitios (Parra-Tabla et al. sometido). Estas características hacen de esta especie un buen modelo de estudio para evaluar el impacto de la transferencia de PH de una EI sobre el éxito de la polinización de plantas nativas en comunidades costeras, las cuales globalmente son consideradas como altamente amenazadas por la llegada masiva de EI (Castillo et al. 1996; Del Vecchio et al. 2015; Jimenez-Orocio et al. 2015; Parra-Tabla et al. 2018).

Específicamente intentamos responder las siguientes preguntas: a) ¿Cuál es la frecuencia de transferencia de PC y de PH entre *B. pilosa* y las especies de plantas nativas *Cakile edentula* y *Scaevola plumieri*?, b) ¿la transferencia de PH afecta el éxito de polinización de las tres especies?, c) ¿existe un efecto específico de la deposición de PH de *Bidens pilosa* sobre el crecimiento de tubos polínicos en las especies nativas?, y d) ¿el tiempo de arribo del polen de *B. pilosa* respecto al tiempo de arribo del PC a los estigmas de las especies nativas afecta la germinación de tubos polínicos?

7.3 Metodología

7.3.1 Área de estudio

La zona de estudio seleccionada está ubicada en la duna costera de Yucatán en el sitio denominado Telchac (21° 20' 11.7" N 89° 20' 12.5" O), el rango de altitud varía de los 0 a los 8 m.s.n.m. El clima de la zona es cálido seco asociado a un patrón estacional de lluvias y una época de nortes. Presenta una temperatura media anual de 26° C, con precipitaciones medias anuales de 760 mm (CONANP 2000). La época seca ocurre entre marzo a mayo y la de lluvias de septiembre a octubre (Gómez-Pompa et al. 1995). El estudio se llevó a cabo dentro de la zona de plantas pioneras de la duna costera que abarcaba entre la línea de costa y del matorral costero con un ancho de entre 15 y 30 m aproximadamente. La vegetación es

de baja altura y está dominada principalmente por especies de pastos y herbáceas, como *Cakile edentula*, *Alternanthera microcephala* y *Melanthera nivea*, y algunos arbustos como *Scaevola plumieri* y *Suriana maritima* (Parra-Tabla et al. 2018). En total en esta zona de pioneras se encuentran 30 especies, de las cuales 19 son nativas y 11 son no nativas (exóticas y/o invasivas). Dentro de las especies nativas más dominantes se encuentran *C. edentula* y *S. plumieri*, y la especie invasora *B. pilosa* es la tercera especies más dominante dentro de la comunidad (Parra-Tabla et al. 2018).

7.3.2 Especies de estudio

Bidens pilosa (Asteraceae) es originaria de Estados Unidos de América, pero actualmente está distribuida por las regiones tropicales y subtropicales de América, África y Asia. Es reconocida como maleza de 31 cultivos en más de 40 países (Denton 2004). Esta especie es una hierba anual de 30 a 100 cm de altura, autocompatible que presenta flores hermafroditas organizadas en capítulos que contienen de 5 a 7 flores femeninas liguladas en los extremos y en el centro de 20 a 40 flores (Vibrans 1995; Huang y Kao 2014; Muñoz y Yoselin 2014). Las flores son tubulares de color amarillo intenso y flores radicales con pétalos blancos. En México, *B. pilosa* es considerada como una maleza invasora (Villaseñor y Espinosa 1998). En la zona costera de Yucatán, estudios recientes muestran que durante los últimos 30 años ha invadido importantes porciones de la franja costera, convirtiéndose en una de las especies más dominantes (Espejel 1984, 1987; Parra-Tabla et al. 2018). En estas comunidades *B. pilosa* es visitada por una gran diversidad de insectos entre ellos, lepidópteros, himenópteros y dípteros, que son considerados los principales polinizadores de plantas nativas de la duna costera (Campos-Navarrete et al. 2013; Parra-Tabla et al. sometido). Entre los lepidópteros destacan especies como *Ascia josephina*, *Ascia monuste* (Pieridae) y *Agraulis vanillae* (Nymphalidae).

La especie nativa *Cakile edentula* (Brassicaceae) es una herbácea ampliamente distribuida en la zona costera del continente americano (Donohue 1998). Presenta flores actinomorfas con corolas blancas, rosadas o lilas. *C. edentula* es autocompatible y puede autopolinizarse de manera automática (Maun et al. 1990). Sin embargo, también es polinizada por insectos y puede ser polinizada por el viento (Maun et al. 1990). En la zona costera de Yucatán, esta especie es visitada por 19 especies de polinizadores (Parra-Tabla et al. sometido), entre los

que destacan especies de lepidópteros como *Ascia monuste* y *Cymaenes trebius*, dípteros de la familia Syrphidae y Bombyliidae (*Exoproza sp*, *Geron sp* y *Crysanthrax editilius*) e himenópteros como *Megachile zaptlana* y *Lassoiglossum sp*.

Por su parte, *Scaevola plumieri* (Goodeniaceae) es un arbusto perenne, autocompatible que puede reproducirse vía asexual y sexual; con un sistema de apareamiento mixto (Knevel y Lubke 2004). Presenta flores protándricas (en la que la maduración del androceo precede a la del gineceo) con flores zigomorfas color blanco o verdoso amarillento, ramificadas, dispuestas en inflorescencias axilares (Leins y Erbar 2006; Cumana et al. 2012). *S. plumieri* es polinizada por insectos (Knevel y Lubke 2004); en la zona costera de Yucatán se han observado a 21 especies de polinizadores, entre las que destacan especies de mariposas *A. josephina*, *A. monuste*, *A. vanillae*, y los géneros de himenópteros *Lasioglossum* y *Megachile*, así como a algunos dípteros de la familia Bombyliidae.

Tanto *C. edentula* como *S. plumieri* son especies muy comunes a lo largo de la duna costera de Yucatán y frecuentemente co-ocurren con *B. pilosa* a corta proximidad y en el mismo perfil de vegetación (Parra-Tabla et al. 2018). Las tres especies presentan fenologías reproductivas similares en cuanto a su periodo de floración (septiembre a noviembre), la antesis de las tres especies se presentan al mismo tiempo; las flores de *B. pilosa* cierran diariamente, mientras que las flores de las dos nativas pueden durar 2 días, además de ser de las especies de la vegetación de la duna que reciben el mayor número de visitantes florales (Parra-Tabla sometido). En la comunidad de Telchac se ha observado que *B. pilosa* comparte con *C. edentula* y con *S. plumieri* entre un 10% y el 20% de especies de polinizadores respectivamente (Parra-Tabla sometido).

7.3.3 Transferencia de polen conoespecífico y heteroespecífico entre especies nativas y *Bidens pilosa* y su efecto en el crecimiento de tubos polínicos en condiciones naturales

Para contabilizar la transferencia de polen heteroespecífico entre las especies nativas *C. edentula* y *S. plumieri* y *B. pilosa*, se establecieron dos transectos de 100 m de largo por 20 m de ancho paralelos a la línea de costa separados entre sí por 50 m. A lo largo de cada transecto se seleccionaron aleatoriamente plantas de *B. pilosa*, y alrededor de cada planta se

delimitó un perímetro de 5 m de radio; cada perímetro se consideró como una parcela en la cual se identificaron y contabilizaron los individuos de todas las especies en co-floración, así como su despliegue floral (número de flores). Dentro de cada perímetro se seleccionaron de 3-5 plantas de *C. edentula* y *S. plumieri* dependiendo de su disponibilidad. Se seleccionaron de 5 a 10 flores abiertas por especie que fueron colectadas al momento de su cierre (entre las 12:00-13:00). Para *S. plumieri* se colectaron flores que se encontraban en su fase femenina; de cada flor se obtuvieron los estilos que fueron individualmente fijados en solución FAA (5% de Formaldehído, 5% de Ácido acético glacial y 90% de Alcohol). Estas colectas se llevaron a cabo una vez por semana a lo largo de siete semanas consecutivas que abarcó el pico de floración de las tres especies (septiembre-noviembre). Las muestras fueron llevadas al laboratorio, donde se analizó la carga polínica de cada estigma y se contabilizaron los granos de PH tanto de *B. pilosa* como de las otras especies presentes y el polen conespecífico de *C. edentula*, *S. plumieri* y *B. pilosa*. Para identificar la presencia de polen de *B. pilosa*, se hicieron preparaciones de muestras patrón de polen tomado de botones florales de esta especie, así como de *C. edentula* y *S. plumieri*. Estas preparaciones se realizaron siguiendo la técnica descrita por Kearns e Inouye (1993), siendo fotografiadas con un microscopio óptico (Nikon e2010) equipado con una cámara digital que permitió hacer una caracterización morfológica de los granos de polen. Así, a través de comparaciones de las fotografías digitales y las preparaciones de las cargas polínicas en los estigmas, se identificó y contabilizó la presencia de polen PC y del PH en las tres especies.

Posteriormente para contabilizar el número de tubos polínicos en crecimiento en los estilos florales de las tres especies, estos se tiñeron con azul de anilina siguiendo la metodología descrita en Kearns e Inouye (1983), y fueron observados y contabilizados en un microscopio de fluorescencia (Nikon e2010).

7.3.4 Efecto de la transferencia de polen de *B. pilosa* y del momento de su deposición sobre el éxito de la polinización en *Scaevola plumieri* y en *Cakile edentula*

Para evaluar experimentalmente el efecto de la transferencia de polen de *B. pilosa* sobre el número de tubos polínicos en *C. edentula* y *S. plumieri*, se realizó un experimento de polinización manual en el que se manipuló la carga polínica de PC y PH, así como el momento de “arribo” del polen (secuencia de polinización de aquí en adelante). Se consideró

incluir dentro del experimento el momento de la deposición del PC y del PH, ya que esto simularía escenarios ecológicos alternativos en los que por la conducta de forrajeo de los diferentes polinizadores, la abundancia floral, el traslape fenológico o simplemente por producto del azar, cada tipo de polen podría llegar en diferentes momentos o de manera simultánea (ver Bruckman y Campbell 2016). De esta manera, el experimento siguió un diseño factorial en el que se tuvo como efectos principales el tratamiento de polinización manual con PC y/o PH con diferente secuencia de polinización y la especie receptora (*S. plumieri* y *C. edentula*). El tratamiento de polinización manual tuvo los siguientes cuatro niveles para cada especie nativa: (i) polinización solo con PC (Control), (ii) polinización con PC y ½ hora después se depositó PH (secuencia PC-PH de aquí en adelante), (iii) transferencia simultánea de mezcla de PC y PH (secuencia simultánea de aquí en adelante), y (iv) transferencia de PH y ½ hora después deposición de PC (secuencia PH-PC de aquí en adelante).

Los tratamientos de polinización se aplicaron en veinticinco individuos de *C. edentula* y *S. plumieri*, en un total de 20 flores por individuo (cinco flores por tratamiento de polinización). Los individuos seleccionados tuvieron características morfológicas similares (i.e., tamaño de la planta y despliegue floral), así como que estuvieran en condiciones similares de abundancia y de especies vecinas en floración. Para realizar las polinizaciones manuales, un día antes de la aplicación de los tratamientos, se marcaron y embolsaron botones florales de cada especie. Antes de la antesis las flores fueron emasculadas con fórceps para evitar la autopolinización. Para hacer las mezclas de polen se tomaron tres anteras de flores de *B. pilosa* y tres anteras de la especie focal (de diferentes individuos), que fueron dispuestas en un vial. Las flores se polinizaron al momento de su apertura frotando las anteras sobre la superficie estigmática, y posteriormente las flores se embolsaron de nuevo para evitar la deposición natural subsecuente de PC o PH. En las tres especies se ha observado que las flores son receptivas al momento de su apertura (Parra-Tabla. obs. pers.) que ocurre alrededor de las 6AM. En el caso específico de *S. plumieri* las flores elegidas fueron aquellas que se encontraban en su fase femenina. Para conocer el número aproximado de granos de polen que eran depositados en los estigmas de las flores, se hicieron muestras de polen de las anteras de cada especie siguiendo la metodología de Kearns e Inouye (1993) de deposición en las flores, pero en este caso depositando en un portaobjeto el polen en preparaciones con

glicerina, las cuales fueron fijadas y luego contadas en un microscopio óptico. El promedio de granos de PC y PH depositados en los estigmas de *S. plumieri* fue de 88.6 ± 9.48 y 31.89 ± 3.09 , respectivamente. En el caso de *C. edentula* se depositaron 23.85 ± 2.00 granos de PC y 17.89 ± 0.93 granos de PH. En ambas especies nativas la proporción de PC respecto al PH fue de alrededor de 8:1 para *S. plumieri* y 10:1 para *C. edentula*. Las flores fueron colectadas entre 5 - 6 horas después de aplicar los tratamientos de polinización manual y se almacenaron de manera individual en solución FAA hasta su disección. Posteriormente, a cada flor se le extrajo el pistilo, y se tiñó con azul de anilina para contabilizar el número de granos de PC y PH depositados en el estigma y para cuantificar sus tubos polínicos en un microscopio de fluorescencia (Nikon e2010).

7.3.5 Análisis de datos

7.3.5.1 Transferencia de polen conespecífico y heteroespecífico entre especies nativas y *B. pilosa* y su efecto en el crecimiento de tubos polínicos en condiciones naturales

En primer lugar, para describir la frecuencia de deposición de PC, PH y la riqueza del PH (i.e., número de granos de polen de diferente especie donadora) en los estigmas, y el número de tubos polínicos en condiciones naturales, se aplicó un modelo lineal generalizado mixto (GLM) para cada variable de respuesta. Como efecto fijo se consideró a la especie y como efectos aleatorios la parcela, el individuo anidado en la parcela, utilizando al despliegue floral como covariable. En los cuatro modelos (i.e., uno por variable), se utilizó error de tipo Poisson. Para evaluar la proporción de PC recibido sobre el total de polen transferido (i.e., PC + PH), se aplicó el mismo modelo pero utilizando en este caso un error tipo Binomial.

En segundo lugar, para evaluar el efecto de la transferencia del PH sobre la proporción de granos de polen que germinaron y formaron tubos polínicos en el estilo (i.e., número de tubos/número de granos de PC), se aplicó un GLM definiendo como efecto fijo a la especie y como efectos aleatorios la parcela, el individuo anidado en la parcela, y al despliegue floral y el PH como covariables. Para este análisis se incluyó la interacción PH \times especie, para detectar posibles diferencias entre especies del efecto del PH en la proporción de tubos polínicos. Todos estos análisis se corrieron con el paquete estadístico SAS ver. 9.4 (SAS 2009).

7.3.5.2 Efecto de la transferencia de polen de *B. pilosa* y del momento de su deposición sobre el éxito de la polinización en *Scaevola plumieri* y en *Cakile edentula*

Para evaluar el efecto de los distintos tratamientos de polinización manual sobre el éxito de la polinización de las especies nativas, se utilizó un GLM en el que se incluyó como efectos fijos el tratamiento de polinización, la especie y su interacción, y como efecto aleatorio la planta. Debido a la imposibilidad de controlar el número de granos de PC que era depositado en cada flor, la variable de respuesta se definió como la proporción de tubos polínicos creciendo en el estilo (i.e., número de tubos polínicos observados/número de granos de PC depositados). De igual forma, para considerar las diferencias en el número de granos de PH que se depositaron manualmente, éstos se incluyeron como covariable. Para este análisis se utilizó un error Binomial.

El análisis de los datos de este experimento se corrió con el paquete estadístico SAS ver. 9.4 (SAS 2009).

7.4 Resultados

7.4.1 Transferencia de polen conoespecífico y heteroespecífico entre especies nativas y *B. pilosa* y su efecto en el crecimiento de tubos polínicos en condiciones naturales

Durante las siete semanas de muestreo se registraron 108 individuos de *B. pilosa*, 129 individuos de *S. plumieri* y 79 individuos de *C. edentula*, los cuales variaron en su despliegue floral. Los individuos de *B. pilosa* presentaron un promedio de 29.36 ± 2.60 flores, los de *S. plumieri* 27.68 ± 2.07 y los de *C. edentula* 23.07 ± 1.61 . Adicionalmente, se encontraron 123 individuos de otras 15 especies de plantas en co-floración dentro de la comunidad (Tabla S1).

El número total de granos de PC observado en *S. plumieri* fue de 10,967 (258 flores), en *C. edentula* de 7,772 (237 flores) y para la invasora *B. pilosa* de 9,153 (324 flores) (Fig. 1a). Del total del PH recibido por *B. pilosa* (9.64%), el 0.28% correspondió a *S. plumieri* y el 1.61% a *C. edentula* (Fig. 1b; y ver Fig. S1). Por su parte, en *S. plumieri* se observó que del total de PH recibido (1.87%), el correspondiente a *B. pilosa* fue de 0.91% (Fig. 1c). En el caso de *C. edentula*, del porcentaje de PH recibido (3.15%), el 0.97% correspondió a *B. pilosa* (Fig. 1d). El total de PC y de PH que es transferido naturalmente, mostró diferencias significativas entre especies ($F_{2,202} = 189.76$, $F_{2,202} = 70.37$, respectivamente, $p < 0.001$ en

ambos casos). En ambos casos las tres especies difirieron entre sí; específicamente se observó una mayor carga de PC en los estigmas de *S. plumieri* y en *B. pilosa* la menor carga (Tabla 1). Respecto a la deposición de PH, *B. pilosa* fue la especie que más PH recibió y *S. plumieri* la que menos recibió (Tabla 1).

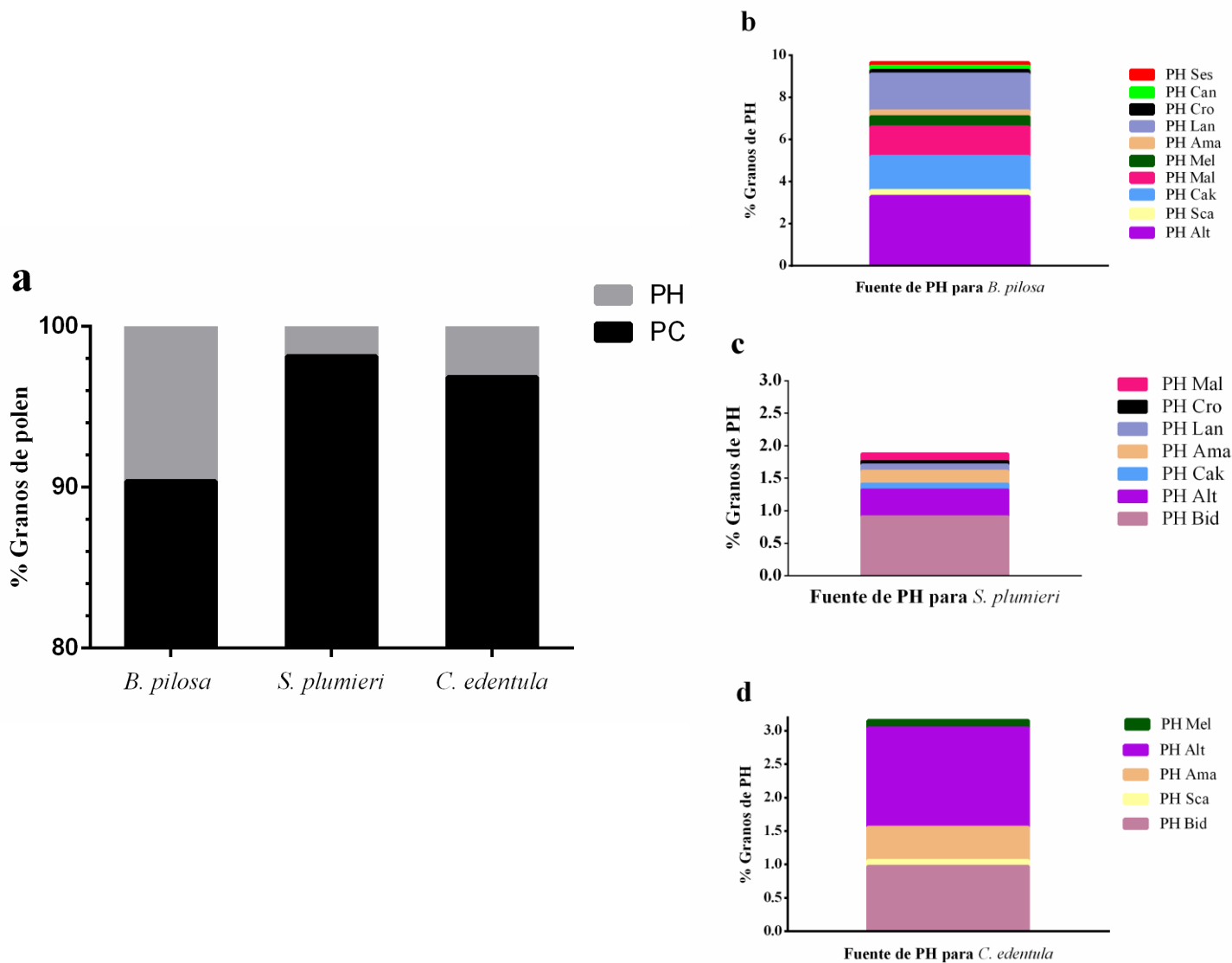


Fig. 1 a Porcentaje de polen conespecífico (PC) y polen heteroespecífico (PH) depositado en los estigmas de la especie invasora *B. pilosa* (Bid) y en las especies nativas *S. plumieri* (Sca) y *C. edentula* (Cak). Porcentaje de PH donado a **b** *B. pilosa*, **c** *S. plumieri* y **d** *C. edentula* por otras especies. Nótese que el Porcentaje de granos de polen para **a** inicia en 80%. Ses, *Sesuvium portulacastrum*; Can, *Canavalia rosea*; Cro, *Croton punctatus*; Lan, *Lantana involucrata*; Ama, *Amaranthus greggii*; Mel, *Melanthera nivea*; Mal, *Malvaviscus arboreus*; Alt, *Alternanthera microcephala*

En cuanto a la riqueza de PH, *B. pilosa* recibió PH de un total de 10 especies, *C. edentula* recibió de cinco especies y *S. plumieri* de siete (Tabla S2). El análisis estadístico mostró diferencias significativas entre las especies en la riqueza de PH recibido ($F_{2,202} = 21.75$, $p < 0.0001$), en el que *B. pilosa* difirió de las especies nativas, pero éstas no mostraron diferencias entre sí (Tabla 1). De las 10 especies “donadoras” de PH, en *B. pilosa* la especie más representada fue *Alternanthera microcephala*, y de esas 10 especies, comparte cinco con *S. plumieri* y cuatro con *C. edentula* (Tabla S2). Por su parte, *C. edentula* también recibió una mayor proporción de PH de la especie *A. microcephala*, y compartió tres especies “donadoras” con *S. plumieri* (Tabla S2). Finalmente, *S. plumieri* recibió la mayor cantidad de PH de la especie *B. pilosa* (Tabla S2).

Para ninguna de las variables el despliegue floral mostró efectos significativos ($p > 0.05$ en todos los casos).

Tabla 1 Promedios (± 1 EE) del polen conoespecífico (PC), polen heteroespecífico total (PH), proporción de PC depositado en los estigmas ($PC = PC / (PC+PH)$), y riqueza de PH recibido en las tres especies estudiadas. Letras diferentes para cada variable muestran diferencias significativas entre especies ($p < 0.05$)

Especie	PC	PH	Proporción de PC	Riqueza de PH
<i>Scaevola plumieri</i>	85.20 \pm 8.59 a	1.55 \pm 0.26 a	0.97 \pm 0.005 b	6.14 \pm 0.26 b
<i>Cakile edentula</i>	98.46 \pm 7.43 b	2.63 \pm 0.85 b	0.95 \pm 0.01 b	4.14 \pm 0.26 b
<i>Bidens pilosa</i>	84.75 \pm 9.48 c	10.34 \pm 2.35 c	0.90 \pm 0.01 a	8.81 \pm 0.34 a

El análisis para evaluar la proporción de tubos polínicos creciendo en el estilo, mostró diferencias significativas entre especies (Tabla 2), observándose que *S. plumieri* fue la que presentó la mayor proporción (0.38 \pm 0.12), seguida de *B. pilosa* (0.29 \pm 0.11) y finalmente de *C. edentula* (0.21 \pm 0.04). La comparaciones entre las tres especies mostraron que todas difirieron significativamente entre sí ($t \geq 3.5$, $p < 0.01$). Este análisis también mostró un

efecto significativo de la cantidad de PH (Tabla 2), sugiriendo que un incremento de PH en los estigmas afectó negativamente la proporción de tubos polínicos ($\beta = -0.12 \pm 0.018$, $t = -6.69$, $p < 0.0001$). Sin embargo, el análisis también mostró un efecto significativo de la interacción especie \times PH (Tabla 2), que se debió a que el efecto del PH no fue significativo para *B. pilosa* (0.18 ± 0.13 , $t = 1.29$, $p = 0.19$), pero sí para *S. plumieri* y *C. edentula* ($t \geq -3.0$, $p < 0.001$).

Tabla 2 Resultados para el análisis del modelo lineal mixto generalizado que evaluó diferencias entre especies y el efecto del polen heteroespecífico (PH) y el despliegue floral sobre la proporción de tubos polínicos en las tres especies estudiadas

Fuente de variación	Número de tubos polínicos / polen conoespecífico	
	F	P
Especie	7.73	<0.001
PH	51.91	<0.0001
Especie \times PH	25.92	<0.0001
Despliegue floral	3.87	0.051

7.4.2 Efecto de la transferencia de polen de *B. pilosa* y del momento de su deposición sobre el éxito de la polinización en *Scaevola plumieri* y en *Cakile edentula*

Los resultados del experimento de polinización manual mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{3,167} = 27.74$, $p < 0.0001$), entre especies ($F_{1,167} = 154.83$, $p < 0.0001$) y en la interacción tratamiento \times especie ($F_{3,167} = 37.25$, $p < 0.0001$), el polen heteroespecífico también fue significativo ($F_{1,167} = 89.86$, $p < 0.0001$). En promedio para la especie *S. plumieri*, el tratamiento de polinización manual mostró una mayor proporción de tubos cuando la secuencia fue solo con PC (0.41 ± 0.05), seguido de los tratamientos con las secuencias de polen PC-PH y PH-PC que fueron iguales (0.27 ± 0.05 , respectivamente) y el tratamiento de polinización simultánea (0.25 ± 0.04). En *C. edentula* el tratamiento de polinización manual mostró una mayor proporción de tubos cuando la secuencia de deposición de polen fue PC-PH (0.44 ± 0.04), seguido del tratamiento de deposición simultánea y del tratamiento con la secuencia de polen PH-PC (0.40 ± 0.05 y 0.39 ± 0.04 respectivamente) y el tratamiento con

solo PC (0.31 ± 0.05). Respecto a la comparación entre especies *C. edentula* tuvo una mayor proporción de tubos polínicos que *S. plumieri* (0.39 ± 0.04 y 0.30 ± 0.05 , respectivamente).

El efecto significativo de la interacción tratamiento \times especie, mostró que para ambas especies la deposición simultánea reduce la proporción de tubos polínicos respecto a la secuencia PC-PH (Fig. 2). No obstante, en la especie *S. plumieri* la secuencia de deposición PC-PH, no difirió ni del control ni de la secuencia PH-PC (Fig. 2a), sugiriendo que la llegada simultánea afecta más el crecimiento de tubos polínicos respecto a un primer arribo del PH. El tratamiento de deposición de solo PC en *S. plumieri* también mostró una mayor proporción de tubos respecto a la deposición simultánea pero tampoco difirió de la secuencia PH-PC (Fig. 2a). En contraste en *C. edentula* se observó que la secuencia de deposición PC-PH fue diferente a la secuencia simultánea y la secuencia PH-PC, sugiriendo que la deposición de polen heteroespecífico antes o en simultáneo disminuye la proporción de tubos polínicos. (Fig. 2b), el único tratamiento que difirió significativamente fue el tratamiento de deposición de PC, el cual presentó inexplicablemente una menor proporción de tubos polínicos (Fig. 2b).

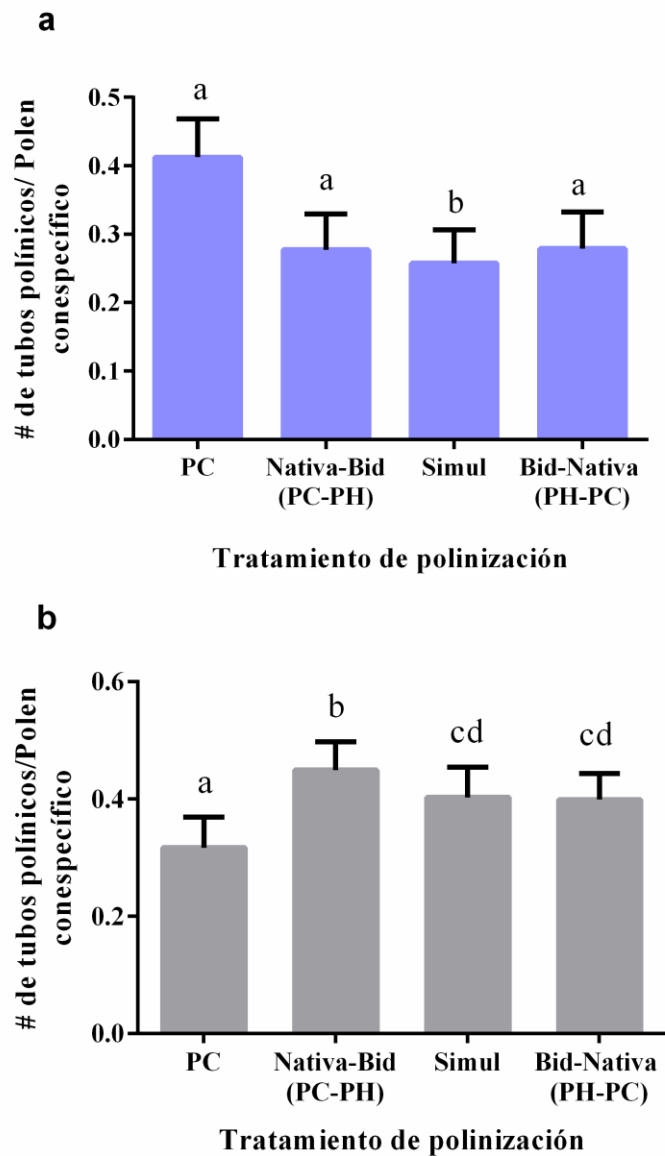


Fig. 2 Resultados del experimento de polinización manual para evaluar el efecto del polen heteroespecífico de *Bidens pilosa* y de la secuencia de arribo del polen en el número de tubos polínicos / polen conespecífico en las especies nativas **a** *Scaevola plumieri* y **b** *Cakile edentula*: PC (solo PC), Nativa-Bid (secuencia de polinización PC-PH), Simultáneo (deposición simultánea de PC y PH) y Bid-Nativa (secuencia de polinización PH-PC). Letras diferentes indican diferencias en la especie a través de los tratamientos de polinización ($p < 0.05$)

7.5 Discusión

Aunque existen evidencias de que la transferencia de polen heteroespecífico (PH) puede ser importante en las comunidades de plantas en co-floración que comparten polinizadores, existen pocos trabajos donde se haya evaluado en particular el efecto de la transferencia de PH de especies de plantas invasivas (EI) sobre el éxito de la polinización de especies nativas. En este trabajo observamos que la respuesta al PH es dependiente tanto de la especie, como del tiempo de arribo del PH. Los resultados en condiciones naturales sugirieron que la especie invasiva *B. pilosa* es más tolerante a la recepción de PH. En general nuestros resultados muestran la importancia de estudiar a mayor detalle los mecanismos que explican la transferencia de PH para comprender mejor el impacto de las EI en las comunidades naturales.

7.5.1 Transferencia de polen conespecífico y heteroespecífico entre especies nativas y *Bidens pilosa* y su efecto en el crecimiento de tubos polínicos en condiciones naturales

En este trabajo encontramos que en condiciones naturales la transferencia natural de PH que es depositado en los estigmas tanto de las especies nativas *C. edentula* y *S. plumieri*, como de la especie invasiva *B. pilosa*, fue bajo ($\approx 2-8\%$), aunque de manera inesperada se observó que *B. pilosa* no solo recibió entre tres y cuatro veces más PH que las especies nativas, sino que también recibió una mayor riqueza de PH. Los estudios de dispersión de PH en diferentes ecosistemas han mostrado que, aunque el porcentaje de PH encontrado en los estigmas puede ser muy variable, estos alcanzan valores mayores al 15% y hasta poco más de un 70% (Fang y Huang 2013; Arceo-Gómez et al. 2016; Tur et al. 2016). En uno de los pocos estudios comparativos entre diferentes tipos de comunidades vegetales, Arceo-Gómez et al. (2016) sugirieron que la mayor variación en la transferencia de PH ocurre entre especies dentro de una misma comunidad, más que la existe entre comunidades. Sin embargo, los pocos estudios publicados en sistemas costeros reportan valores más bajos de transferencia de PH (Moragues y Traveset 2005; Arceo-Gómez et al. 2016), que en otro tipo de comunidades (e.g., Fang y Huang 2013; Emer et al. 2015; Tur et al. 2016). Por ejemplo, en un estudio cercano a comunidades costeras, Arceo-Gómez et al. (2016) encontraron que la presencia de PH en los estigmas de cuatro especies de plantas herbáceas fue de entre 0.8% y 1.5%, y en otro estudio con cuatro especies nativas en una isla del Mediterráneo, se observó que la transferencia de

PH de la planta invasiva *Carpobrotu* spp, fue apenas del 0.59% (Moragues y Traveset 2005), siendo estos valores similares a los observados en este estudio. En general, la baja transferencia de PH en comunidades costeras podría deberse en parte a que en estos ecosistemas parece existir una fuerte limitación por polinizadores, probablemente debido a la alta exposición a vientos fuertes y otras condiciones climáticas extremas (Alonso et al. 2013; Campos-Navarrete et al. 2015; jTraveset et al. 2018). Esta baja actividad de los polinizadores podría reflejarse en bajas tasas de visita y en consecuencia en una baja transferencia de PH.

A pesar de que la transferencia de PH fue baja, la riqueza específica del polen que recibieron las tres especies fue proporcionalmente alta comparada con el número de las especies que se encontraron en co-floración en el sitio de estudio (N= 15 especies; Tabla S1). *B. pilosa* recibió la mayor riqueza de PH (10 especies), seguida de *S. plumieri* (7) y de *C. edentula* (5). Estos resultados se encuentran dentro del rango de riqueza de PH observado en otras comunidades (Bartomeus et al. 2008; Fang y Huang 2013; Arceo-Gómez et al. 2016). Aunque estos resultados sugieren que el uso compartido de polinizadores puede guiar a una intensa interacción planta-planta, también se debe considerar que algunas de las especies que más PH dispersan son aquellas polinizadas por el viento (Arceo-Gómez et al. 2018). Sin embargo, este estudio encontró PH de solo dos especies que son polinizadas por viento (*Alternanthera microcephala* y *Amaranthus greggii*), por lo que incluso descontando a estas especies, la riqueza de PH que recibieron en promedio las tres especies fue alta ($\approx 50\%$); no obstante fue evidente que la riqueza de PH recibido por la especie invasiva *B. pilosa* (72%), fue notablemente mayor a la observada en *S. plumieri* (45.5%) y en *C. edentula* (27.7%).

Se ha sugerido que la recepción de PH puede depender tanto de la morfología floral como de la identidad de los principales polinizadores y de su conducta (e.g., Grant 1994; Tong y Huang 2016; Morales y Travesett 2008). En comparaciones entre especies nativas y especies invasivas, se ha propuesto una asociación entre la similitud de caracteres florales y la intensidad del efecto de las especies invasivas (Bjerknes et al. 2007; Muñoz y Cavieres 2008; Morales y Traveset 2009). Sin embargo, un meta-análisis que incluyó 76 estudios (Charlebois y Sargent 2017), y otros estudios recientes (e.g., Goodell y Parker 2017), han mostrado que no existe una asociación clara entre rasgos florales y sus efectos sobre tasas de visitas y el

éxito de la polinización entre especies nativas e invasivas. No obstante, se debe notar que en particular las flores de *B. pilosa*, al estar organizadas en capítulos erectos, permitieron el aterrizaje y un tiempo de visita alto de los visitantes florales, los cuales prácticamente recorrían todas las flores, en contraste con lo que sucedía en *C. edentula* y en *S. plumieri* (Suárez-Mariño obs. pers.). Por esta razón, es importante considerar a mayor detalle otros factores, como la conducta de forrajeo de los polinizadores (e.g., manipulación del polen y la distribución del polen en diferentes partes del cuerpo, secuencia de visitas), para comprender mejor los mecanismos que explican la transferencia de PH (Grant 1994; Tong y Huang 2016).

Por otro lado, se sabe que el efecto del PH no depende únicamente de la cantidad de polen recibido, sino también de la riqueza e identidad de las especies donadoras de polen (Cawoy et al. 2012; Arceo-Gómez y Ashman 2016). En condiciones naturales, observamos que la transferencia total de PH afectó significativamente la proporción de tubos polínicos en las dos especies nativas, pero no en *B. pilosa*, a pesar de que esta especie recibió una mayor riqueza y cantidad de PH. Este resultado sugiere que en la red de transferencia de PH planta-planta, *B. pilosa* se encuentra en una situación “ventajosa” en la que su polen parece contribuir al efecto negativo en la polinización de las especies nativas, pero ella no se ve afectada. Este resultado es importante, ya que sugiere que las EI probablemente sean más tolerantes que las especies nativas a la llegada del PH, lo cual podría ser un mecanismo más de su éxito para invadir comunidades.

7.5.2 Efecto de la transferencia de polen de *Bidens pilosa* y del momento de su deposición sobre el éxito de la polinización en *Scaevola plumieri* y en *Cakile edentula*

El experimento de polinización manual mostró dos resultados relevantes: a) que la deposición de PH de *B. pilosa* disminuyó la proporción de tubos polínicos en *S. plumieri* y de *C. edentula* que se encontraban creciendo en los estilos florales y b) que si en la secuencia de polinización arriba primero o en simultáneo el PH, el efecto negativo será mayor.

Como se mencionó antes, se ha demostrado que el efecto del PH en la formación de tubos polínicos depende de factores como la identidad de la especie donadora, de la riqueza del PH que llega a los estigmas (Arceo-Gómez y Ashman 2011; Emer et al. 2015; Arceo-Gómez y

Ashman 2016; Tur et al. 2016) e incluso de factores micro-ambientales (Celaya et al. 2015). En general, y para especies invasivas en particular, el efecto del momento de arribo del PH ha sido muy poco estudiado, a pesar de que algunas evidencias muestran que puede ser un factor determinante en el éxito de la polinización (e.g., Galen y Gregory 1989; Caruso y Alfaro 2000; Bruckman y Campbell 2016). En este trabajo encontramos que en *S. plumieri* y *Cakile edentula* la deposición simultánea de PC y de PH, fue el tratamiento que mostró un mayor efecto de disminución de la proporción de tubos polínicos, incluso mayor a la secuencia en la que se simuló un primer arribo del PH. Estos resultados son similares a los observados en la especie nativa *Phacelia parryi*, en la que la deposición simultánea de PC y PH de la especie invasora *Brassica nigra*, disminuyó el número de tubos polínicos (Bruckman y Campbell 2016). Aparentemente, el efecto del arribo simultáneo se debe a que puede existir un efecto aleloquímico sinérgico mayor entre dos tipos de granos de polen que media la germinación y el crecimiento de tubos polínicos en la planta receptora (Bruckman y Campbell 2016). En contraste, en *C. edentula* se observó una mayor reducción de tubos polínicos en la secuencia de arribo donde solamente se depositó polen conoespecífico respecto a los tratamientos donde se depositó polen heteroespecífico. Es probable que la alta deposición de polen conoespecífico de manera manual generara una saturación en los estigmas de esta especie, reduciendo la germinación de granos de polen y en consecuencia el crecimiento de tubos. Sería ideal en este experimento añadir un tratamiento de manipulación de cargas polínica (PC-PC) y evaluar el efecto de la deposición de polen conoespecífico en diferentes momentos.

Es importante comentar que la proporción de polen conoespecífico y heteroespecífico depositado manualmente en las flores de *C. edentula* y *S. plumieri*, fue en promedio mayor que las cantidades encontradas en condiciones naturales. Por esta razón, es probable que el efecto observado del PH de *B. pilosa* en la proporción de tubos polínicos en condiciones experimentales, esté sobreestimando lo que ocurre en condiciones naturales. Sin embargo, los resultados de la presencia de PH de *B. pilosa* en los estigmas de ambas especies nativas, y el efecto significativo combinado con el de otras especies, sugiere que esta especie invasiva contribuye a la disminución en el éxito de la polinización de *S. plumieri* y *C. edentula*. En las condiciones actuales en las que se encuentran las poblaciones de *S. plumieri* y de *C. edentula*, un factor que puede intensificar de manera notable el impacto negativo de *B. pilosa*,

es el incremento acelerado en dominancia que esta especie está teniendo dentro de las comunidades costeras (Parra-Tabla et al. 2018). La relación entre incrementos en la densidad de especies invasivas y su efecto en el éxito reproductivo, ha sido experimentalmente probada en algunas especies. Por ejemplo, Muñoz y Cavieres (2008), observaron que el efecto de la especie invasiva *Taraxacum officinale* sobre dos especies nativas en bosques Andinos fue significativo sólo cuando se incrementó su densidad.

En general, los resultados de este trabajo muestran que la transferencia de PH de *B. pilosa* afecta el éxito de la polinización de las especies nativas, y que el tiempo de arribo del PH de las especies invasivas a los estigmas florales puede ser un factor determinante de dicho efecto. Sin embargo, los resultados mostraron que la identidad de la especie “receptora” también es un factor determinante para el efecto del PH, como ha sido sugerido por varios autores (Arceo-Gómez y Ashman 2011, 2013; Emer et al. 2015; Tur et al. 2016).

Finalmente, nuestros resultados llaman la atención a estudiar a mayor detalle los efectos de la transferencia de PH de las especies invasivas sobre las especies nativas y viceversa (e.g., tolerancia diferencial al PH entre especies nativas e invasivas, tiempo de arribo del polen, conducta de los polinizadores), si queremos avanzar en la comprensión de los mecanismos que explican el impacto de las especies de plantas invasivas en comunidades de plantas en co-floración.

Agradecimientos

ASM agradece al CONACyT por su apoyo a través de una beca para llevar a cabo sus estudios de maestría y al Departamento de Ecología Tropical de la Universidad Autónoma de Yucatán por las facilidades prestadas. Los autores agradecen los comentarios de Paula Sosenski, Luis Abdala-Roberts y Miguel Munguía-Rosas a versiones previas de este manuscrito. Este trabajo fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Ref. 248406) para VPT.

7.6 Referencias

- Abdala-Roberts L, Parra-Tabla V, Navarro J (2007) Is floral longevity influenced by reproductive cost and pollination success in *Cohniella ascendens* (Orchidaceae)?. *Ann Bot* 100:1367-1371
- Alonso C, Navarro-Fernández CM, Arceo-Gómez G, Meindl GA, Parra-Tabla V, Ashman TL (2013) Among-species differences in pollen quality and quantity limitation: implications for endemics in biodiverse hotspots. *Ann Bot* 112:1461–1469
- Arceo-Gómez G, Abdala-Roberts L, Jankowiak A, Kohler C, Meindl GA, Navarro-Fernández C, Parra-Tabla V, Ashman TL, Alonso C (2016) Patterns of among- and within-species variation in heterospecific pollen receipt: the importance of ecological generalization. *Am J Bot* 3:396-407
- Arceo-Gómez G, Ashman TL (2011) Heterospecific pollen deposition: does diversity alter the consequences?. *New Phytol* 192:738-746.
- Arceo-Gómez G, Ashman TL (2013) Coflowering community context influences female fitness and alters the adaptive value of flower longevity in *Mimulus guttatus*. *Am Nat* 183:50–63
- Arceo-Gómez G, Ashman TL (2016) Invasion status and phylogenetic relatedness predict cost of heterospecific pollen receipt: implications for native biodiversity decline. *J Ecol* 104:1003–1008
- Arceo-Gómez G, Jameel MI, Ashman TL (2018) Effects of heterospecific pollen from a wind-pollinated and pesticide-treated plant on reproductive success of an insectpollinated species. *Am J Bot* 105:1–6
- Ashman TL, Arceo-Gómez G (2013) Toward a predictive understanding of the fitness costs of heterospecific pollen receipt and its importance in coflowering communities. *Am J Bot* 100:1061–1070
- Bartomeus I, Bosch JV, Vilà M (2008) High invasive pollen transfer, yet low deposition on native stigmas in a *Carpobrotus*-invaded community. *Ann Bot* 102:417-24

- Bjerknes AL, Totland Ø, Hegland SJ, Nielsen A (2007) Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species?. *Biol Conserv* 138:1-12
- Brown BJ, Mitchell RJ (2001) Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129:43-49
- Brown BJ, Mitchell RJ, Graham SA (2001) Competition for pollination between an invasive species (*Purple loosestrife*) and a native congener. *Ecology* 83:2328–2336
- Bruckman D, Campbell DR (2016) Timing of invasive pollen deposition influences pollen tube growth and seed set in a native plant. *Biol Invasions* 18:1701-1711
- Campos-Navarrete M, Parra-Tabla V, Ramos-Zapata J, Díaz-Castelazo C, Reyes-Novelo E (2013) Structure of plant-Hymenoptera networks in two coastal shrub sites in Mexico. *Arthropod Plant Interact* 7:607-617
- Cariveau DP, Norton AP (2009) Spatially contingent interactions between an exotic and native plant mediated through flower visitors. *Oikos* 118:107-114
- Caruso CM, Alfaro M (2000) Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: effect of *Castilleja linariaefolia* pollen on seed set of *Ipomopsis aggregata*. *Can J Bot* 78:600–606
- Castillo SA, Moreno-Casasola P (1996) Coastal sand dune vegetation: and extreme case of species invasion. *J Coastal Conserv* 2: 13-22
- Cawoy V, Jonard M, Mayer C, Jacquemart AL (2012) Do abundance and proximity of the alien *Impatiens glandulifera* affect pollination and reproductive success of two sympatric co-flowering native species? *J Pollinat Ecol* 10:130–139
- Celaya IN, Arceo-Gómez G, Alonso C, Parra-Tabla V (2015) Negative effects of heterospecific pollen receipt vary with abiotic conditions: ecological and evolutionary implications. *Ann Bot* 116:789–795
- Charlebois KA, Sargent RD (2017) No consistent pollinator-mediated impacts of alien plants on natives. *Ecol Lett* 20:1479-1490

- Chitka L, Schürkens S (2001) Successful invasion of a floral market. An exotic Asian plant has moved in on Europe's river-banks by bribing pollinators. *Nature* 411:653-653
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2000). Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Ría Celestún. <https://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10530>. Consultado el 14 enero del 2017
- Cumana L, Sanabria M, Leopardi C, Guevara de Franco Y (2012) Floristic survey and key to the species in IRBR Herbarium from halophilic and psammophile coastal land grasslands in Sucre state, Venezuela. *Pittieria* 36:117-140
- Del Vecchio S, Pizzo L, Buffa G (2015) The response of plant community diversity to alien invasion: evidence from a sand dune time series. *Biodivers Conserv* 24:371-392
- Denton OA (2004) Plant resources of tropical Africa, 2: Vegetables. Backhuys Publishers, Netherlands/CTA, Wageningen
- Donohue K (1998) Effects of Inbreeding on Traits that Influence Dispersal and Progeny Density in *Cakile edentula* var. *lacustris* (Brassicaceae). *Am J Bot* 85:661-668
- Emer C, Vaughan IP, Hiscock S, Memmott J (2015) The impact of the invasive alien plant, *Impatiens glandulifera*, on pollen transfer networks. *PLoS One* 10:e0143532
- Espejel I (1984) La vegetación de las dunas costeras de la Península de Yucatán. I. Norte de Yucatán. *Biótica* 9:183–210
- Espejel I (1987) Phytogeographic relationships of the Yucatán Peninsula. *J Biogeogr* 14:499–519
- Fang Q, Huang SQ (2013) A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. *Ecology* 94:1176–1185
- Galen C, Gregory T (1989) Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: consequences of foreign pollen contamination for seed set in the alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 81:120–123

- Gioria M, Osborne BA (2014) Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. *Front Plant Sci* 5:1-21.
- Gómez-Pompa A, Dirzo R, Fernández BH, Becerra EG (1995) Las Reservas de la Biosfera y otras Áreas Naturales Protegidas de México. SEMARNAP. INE. CONABIO. <http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/reservasBiosfera1.pdf>. Consultado el 14 enero del 2017
- Goodell K, Parker IM (2017) Invasion of a dominant floral resource: effects on the floral community and pollination of native plants. *Ecology* 98:57-69
- Grant V (1994) Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proc Natl Acad Sci USA* 91:3–10
- Hejda M, Pyšek P, Jarošík V (2009) Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *J Ecol* 97:393-403
- Herrera CM (1987) Components of pollinator 'quality': comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50:79-90
- Huang YL, Kao WY (2014) Different breeding systems of three varieties of *Bidens pilosa* in Taiwan. *Weed Res* 54:162–168
- Jakobsson A, Padrón B, Traveset A (2009) Competition for pollinators between invasive and native plants: effects of spatial scale of investigation. *Ecoscience* 16:138-141
- Jimenez-Orocio O, Espejel I, Martínez ML (2015) La investigación científica sobre dunas costeras de México: origen, evolución y retos. *Rev Mex Biodiv* 86:486-507
- Kearns CA, Inouye DW (1993) *Techniques for Pollination Biologists*. University Press of Colorado, Niwot, CO. 583 pages
- Knevel I, Lubke R (2004) Reproductive Phenology of *Scaevola plumieri*; A Key Coloniser of the Coastal Foredunes of South Africa. *Plant Ecol* 175:137-145
- Leins P, Erbar C (2006) Secondary pollen presentation syndromes of the Asterales – a phylogenetic perspective. *Bot Jahrb* 127: 83–103

- Levine JM, Vilà M, Antonio CMD, Dukes JS, Grigulis K, Lavorel S (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 270:775-781
- Littell RC, Milliken GA, Stroup WW, Wolfinger RD (1996) SAS system for mixed models. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Lopezaraiza-Mikel ME, Hayes RB, Whalley MR, Memmott J (2007) The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecol Lett* 10:539-550
- Maun M, Boyd RS, Olson L (1990) The Biological Flora of Coastal Dunes and Wetlands. 1. "*Cakile Edentula*" (Bigel.) Hook. *J Coast Res* 6:137-156
- Montgomery BR, Phillips CW (2015) Breeding system of *Linum rigidum* and effect of heterospecific pollen from introduced *Euphorbia esula*. *J Pollinat Ecol* 16:101–107
- Moragues E, Traveset A (2005) Effect of *Carpobrotus spp.* on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biol Conserv* 122:611–19
- Morales C, Traveset A (2008) Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *CRC Crit Rev Plant Sci* 27:221–238
- Morón D, Lenda M, Skórka P, Szentgyörgyi H, Settele J, Woyciechowski M (2009) Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes. *Biol Conserv* 142:1322–1332
- Muñoz AA, Cavieres LA (2008) The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *J Ecol* 96:459-467
- Muñoz C, Yoselin A (2014) Estudio de los beneficios de la planta *Bidens pilosa* L. (romerillo) en gastritis y úlcera péptica, en pacientes del Hospital Universitario. Tesis. Universidad de Guayaquil. <http://repositorio.ug.edu.ec/handle/redug/8045>

- Parra-Tabla V, Abdala-Roberts L, Rojas JC, Navarro JA, Salinas-Peba L (2009) Floral longevity and scent respond to pollen manipulation and resource status in the tropical orchid *Myrmecophila christinae*. *Plant Syst Evol* 282:1-11
- Parra-Tabla V, Albor-Pinto C, Tun-Garrido J, Angulo-Pérez D, Barajas C, Silveira R, Ortíz-Díaz JJ, Arceo-Gómez G (2018) Spatial patterns of species diversity in sand dune plant communities in Yucatan, México: the importance of invasive species in the species dominance patterns. *Plant Ecol Divers*. Doi:10.1080/17550874.2018.1455232.
- Parra-Tabla V, Angulo-Pérez D, Campos-Navarrete MJ, Tun-Garrido J, Sosenski P, Alonso C, Ashman TL, Arceo-Gómez G (sometido) The role of alien plants in the structure of plant-pollinator networks along coastal communities in Yucatán, México
- Stout JC, Tiedeken EJ, Nicolson S (2017) Direct interactions between invasive plants and native pollinators: evidence, impacts and approaches. *Funct Ecol* 31:38-46
- Sukada DK, Jayachandra (1980) Pollen allelopathy – a new phenomenon. *New Phytol* 84:739-746
- Tong ZY, Huang SQ (2016) Pre- and post-pollination interaction between six co-flowering *Pedicularis* species via heterospecific pollen transfer. *New Phytol* 211:1452–1461
- Traveset A, Castro-Urgal R, Rotllàn-Puig X, Lázaro A (2018) Effects of habitat loss on the plant–flower visitor network structure of a dune community. *Oikos* 127:45-55.
- Traveset A, Richardson DM (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends Ecol Evol* 21:208-216
- Traveset A, Richardson DM (2014) Mutualistic interactions and biological invasions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 45:89–113
- Tur C, Sáez A, Traveset A, Aizen MA (2016) Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: Evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecol Lett* 19:576–586

- Valtonen A, Jantunen J, Saarinen K (2006) Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges. *Biol Conserv* 133:389–396
- Vibrans H (1995) *Bidens pilosa* L. y *Bidens odorata* Cav. (Asteraceae: Heliantheae) en la vegetación urbana de la Ciudad de México. *Acta Bot Mex* 32:85-89
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P (2011) Ecological impact of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14:702-708
- Villaseñor JL, Espinosa FJ (1998) Catálogo de malezas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica. México, D.F., pp 1-25
- Waser NM, Fugate ML (1986) Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 70:573–577

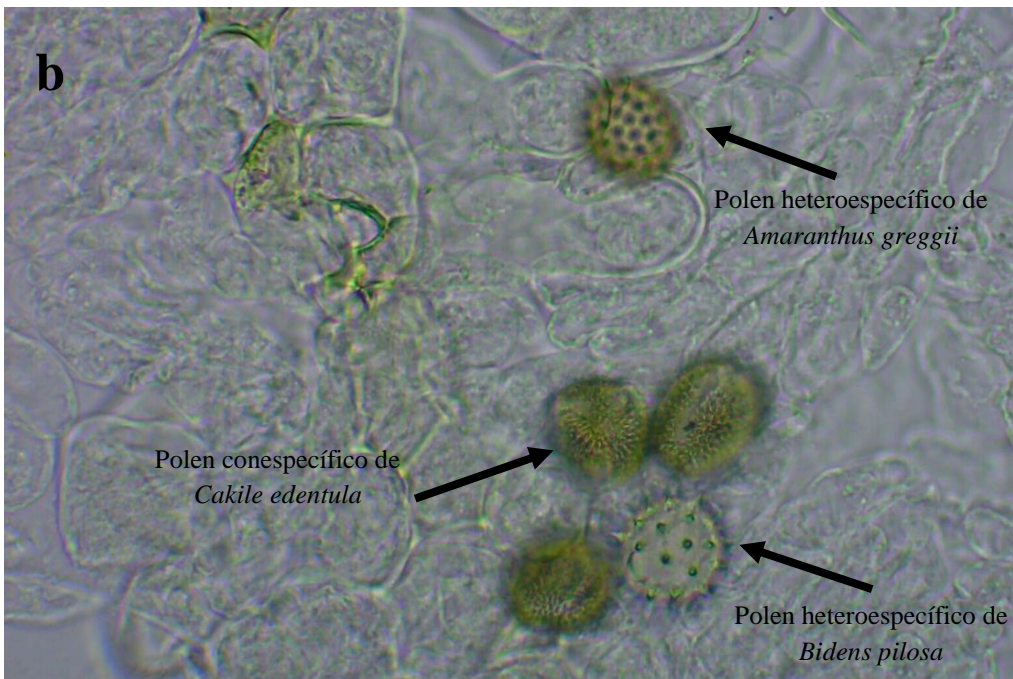
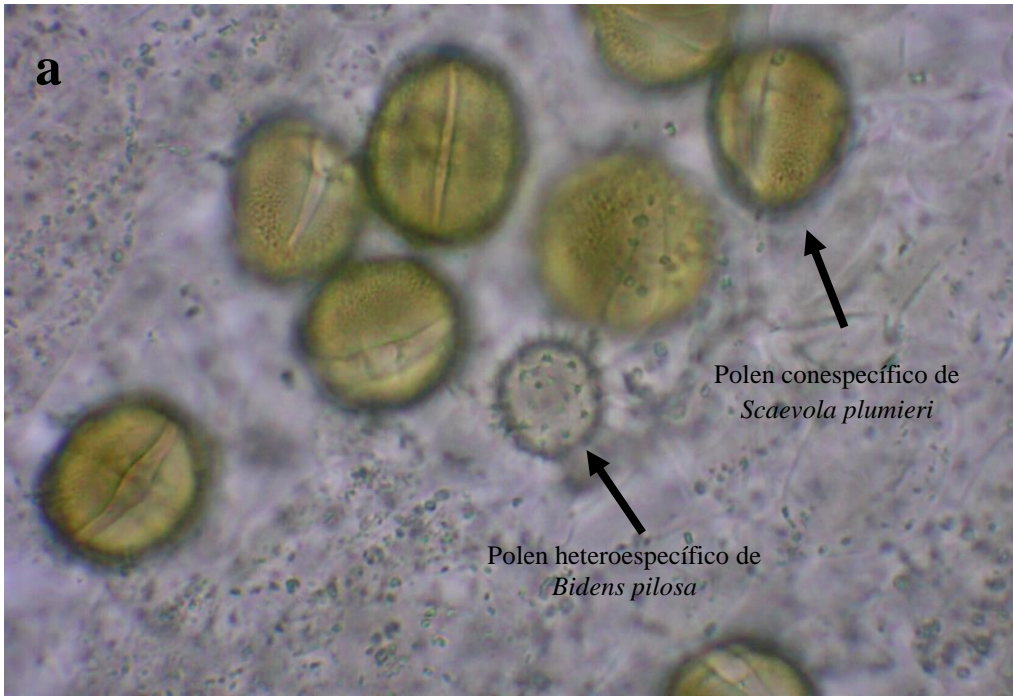
7.7 Material suplementario

Tabla S1 Especies de plantas en co-floración en la comunidad vegetal costera de Telchac, Yucatán. Se muestra el número de individuos muestreados asociados a las plantas focales, así como el número promedio de flores por individuo (despliegue floral)

Especie	Familia	No. Individuos	Despliegue floral Promedio por individuo
<i>Alternanthera microcephala</i>	Amaranthaceae	10	78.75
<i>Canavalia rosea</i>	Fabaceae	34	26.25
<i>Croton punctatus</i>	Euphorbiaceae	8	73.25
<i>Echites umbellatus</i>	Apocynaceae	1	1
<i>Euphorbia mesembryanthemifolia</i>	Euphorbiaceae	2	12
<i>Lantana involucrata</i>	Verbenaceae	8	68.83
<i>Lycium carolinianum</i>	Solanaceae	1	1
<i>Malvaviscus arboreus</i>	Malvaceae	3	5
<i>Melanthera nivea</i>	Asteraceae	14	11.33
<i>Passiflora foetida</i>	Passifloraceae	9	9.33
<i>Porophyllum punctatum</i>	Asteraceae	17	18.16
<i>Portulaca oleracea</i>	Portulceae	1	2
<i>Suriana maritima</i>	Surianaceae	1	5
<i>Tribulus cistoides</i>	Zygophyllaceae	2	2
<i>Waltheria rotundifolia</i>	Malvaceae	12	99.83

Tabla S2 Porcentaje de polen heteroespecífico donado a *B. pilosa* (recibe polen de 10 especies, comparte 6 con *S. plumieri* y 4 con *C. edentula*), *S. plumieri* (recibe polen de 7 especies de las cuales comparte 3 con *C. edentula*) y *C. edentula* (recibe polen de 5 especies)

Especie	Especie donadora de polen (%)
<i>Bidens pilosa</i>	<i>Alternanthera microcephala</i> (34)
	<i>Lantana involucrata</i> (18.1)
	<i>Cakile edentula</i> (16.7)
	<i>Malvaviscus arboreus</i> (14.4)
	<i>Melanthera nivea</i> (5.11)
	<i>Scaevola plumieri</i> (2.96)
	<i>Amaranthus greggii</i> (2.86)
	<i>Canavalia rosea</i> (2.14)
	<i>Croton punctatus</i> (1.74)
	<i>Sesuvium portulacastrum</i> (1.74)
<i>Scaevola plumieri</i>	<i>Bidens pilosa</i> (48.5)
	<i>Alternanthera microcephala</i> (21.9)
	<i>Amaranthus greggii</i> (10.4)
	<i>Malvaviscus arboreus</i> (6.19)
	<i>Lantana involucrata</i> (5.23)
	<i>Cakile edentula</i> (4.76)
	<i>Croton punctatus</i> (2.85)
<i>Cakile edentula</i>	<i>Alternanthera microcephala</i> (47.03)
	<i>Bidens pilosa</i> (30.8)
	<i>Amaranthus greggii</i> (15.8)
	<i>Melanthera nivea</i> (3.55)
	<i>Scaevola plumieri</i> (2.76)



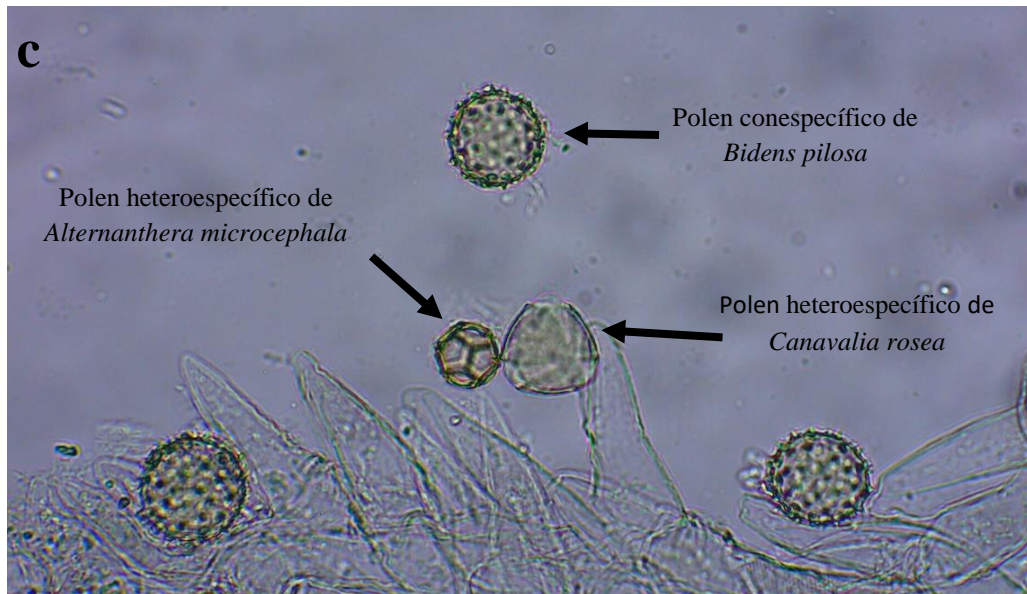


Fig. S 1 Polen heteroespecífico presente en los estigmas de las especies nativas **a** *Scaevola plumieri*, **b** *Cakile edentula* y **c** la especie invasora *Bidens pilosa*