

## Restricción y facilitación de transferencia de análogos de Polen Intra e Interspecífica

### Restriction and facilitation of Intra- and Interspecific transfer of Pollen analogues

Daniela Ramos - Chuquimia <sup>1</sup>✉ • Mariana Zelada <sup>2</sup> • Santiago Benitez - Vieyra <sup>3</sup>  
• Sissi Lozada - Gobillard <sup>1\*4</sup>

Recibido: 11 Enero 2024 / Revisado: 26 Febrero 2024 / Aceptado: 17 Marzo 2024 / Publicado: 15 Abril 2024

#### Resumen

Las flores han desarrollado diversas señales para atraer a los polinizadores, como el color y la forma. Además, algunas especies han desarrollado morfotipos que difieren en la posición de sus órganos sexuales (heterostilia). El objetivo de este estudio fue determinar si la transferencia de polen estará restringida por la especie, entre dos especies con flores morfológicamente similares, *Turnera krapovickasii* (Passifloraceae) y *Pavonia sidifolia* (Malvaceae), y si dentro de una misma especie, *T. krapovickasii*, la transferencia de polen está facilitada por la heterostilia. Para observar la transferencia de polen se utilizaron polvos fluorescentes como análogos. Se realizó una prueba de chi cuadrado para evaluar si la transferencia de análogos de polen fue mayor o menor de lo esperado al azar. Nuestros resultados muestran que la transferencia de análogos estuvo restringida por la especie siendo menor de lo esperado al azar. Por otro lado, la transferencia no fue facilitada por la presencia de heterostilia, la transferencia intra morfotipo fue mayor de lo esperado al azar. Los resultados reflejan la tendencia de los polinizadores a visitar las flores de un mismo individuo antes de moverse a otro, por lo menos durante la primera hora de exposición de los análogos. Se recomienda evaluar la transferencia de polen incrementando el tiempo de exposición de los

Mariana Zelada

<https://orcid.org/0009-0002-0726-1783>

Santiago Benitez - Vieyra

<https://orcid.org/0000-0003-4116-7969>

Sissi Lozada - Gobillard

<https://orcid.org/0000-0002-1177-4015>

✉ Daniela Ramos - Chuquimia / dr663515@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0003-1422-5959>

1 Universidad Mayor de San Andrés – Facultad Ciencias Puras y Naturales – Carrera de Biología

2 Universidad Mayor de San Simón

3 Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (Universidad Nacional de Córdoba - CONICET)

4 Biodiversity Unit, Department of Biology, Lund University

análogos de polen, evaluar el efecto de la distancia entre los parches de *T. krapovickasii* y *P. sidifolia* y además investigar más sobre los polinizadores que comparten.

**Palabras claves:** Deposición de polen, Heterostilia, *Pavonia*, *Turnera*.

#### Abstract

Flowers have evolved various signals to attract pollinators, such as color and shape. In addition, some species have evolved morphotypes that differ in the position of their sexual organs (heterostyly).

The objective of this study was to determine whether pollen transfer will be species-restricted between two species with morphologically similar flowers, *Turnera krapovickasii* (Passifloraceae) y *Pavonia sidifolia* (Malvaceae), and whether within species, *T. krapovickasii*, pollen transfer is facilitated by heterostyly. Fluorescent powders were used as analogs to observe pollen transfer. A chi-square test was performed to assess whether pollen analog transfer was higher or lower than expected at random. Our results show that the transfer of analogues was restricted by species and was lower than expected at random. On the other hand, transfer was not facilitated by the presence of heterostyly, intra-morphotype transfer was higher than expected at random. The results reflect the tendency of pollinators to visit flowers of the same individual before moving to another, at least during the first hour of exposure to the analogues. It is recommended to evaluate pollen transfer by increasing the exposure time of pollen analogues, to evaluate the effect of distance between *T. krapovickasii* and *P. sidifolia* patches, and to further investigate the pollinators they share.

**Keywords:** Pollen deposition, Heterostyly, *Pavonia*, *Turnera*.

## Introducción

Las interacciones planta-animal desempeñan un papel fundamental dentro de los ecosistemas (Banerjee et al., 2022), estas interacciones determinan la coexistencia de las especies y la persistencia y estabilidad de las comunidades (CaraDonna et al., 2021).

En la vasta diversidad de interacciones que existen una de las más estudiadas es la interacción de planta-polinizador (Mitchell et al., 2009; Sargent & Ackerly, 2008; van der Kooi et al., 2021).

La polinización zoófila es una interacción de tipo mutualista donde ocurre la transferencia de polen de las anteras de una planta al estigma

de otra (Khalifa et al., 2021). Esta transferencia habitualmente depende de las abejas y otros animales como aves, murciélagos, escarabajos y polillas (Khalifa et al., 2021). Las plantas utilizan rasgos florales como tamaño floral (Lozada-Gobilard et al., 2023), color (van der Kooi et al., 2019), aroma (Bisrat & Jung, 2022), etc., como señales para atraer a los polinizadores y a cambio los polinizadores reciben una recompensa, normalmente alimento (néctar o polen) (van der Kooi et al., 2023; Minnaar et al., 2019; Zariman et al., 2022).

Las plantas con flores tienen diferentes estrategias para evitar su autopolinización diferenciando el desarrollo y posición de sus órganos sexuales (Shivanna, 2015). Por ejemplo, algunas poblaciones de plantas están compuestas por dos o tres morfotipos que difieren en las alturas a las que se sitúan los estigmas y las anteras en las flores (Yuan et al., 2023), esto se denomina heterostilia. Este polimorfismo se asocia frecuentemente a un sistema de auto incompatibilidad e incompatibilidad entre morfotipos (Barrett, 2019).

Al hablar de polinización, también se debe tomar en cuenta la transferencia de polen entre flores de diferentes especies (Streher et al., 2020). En la naturaleza, el estigma de una flor abierta está expuesto al polen de su propia especie y de especies cercanas y lejanas (Huang et al., 2023). Al traslado de polen de una especie A (flor donadora) al estigma de una flor de especie B (flor receptora), se denomina transferencia de polen interespecífica, esto genera competencia de las flores por los polinizadores (Morales & Traveset, 2008).

La transferencia de polen interespecífica tiene efectos negativos en la flor receptora de polen disminuyendo su adecuación (Arceo-Gómez et al. 2019). Además, existe una pérdida de polen de parte de la flor donadora, ya que el polen recogido por el polinizador se va quedando en flores de otras especies (Ashman et al., 2020; Morales & Traveset, 2008).

Comprender cómo se desplaza el polen es fundamental para entender la especiación, diversificación y evolución de las plantas con flores (Moreira-Hernández & Muchhala, 2019).

Por lo que, nos planteamos las siguientes preguntas: ¿La transferencia de polen está restringida por la especie? y dentro de una misma especie ¿la transferencia de polen está facilitada por la heterostilia? Si la transferencia de polen está restringida por la especie esperamos observar mayor transferencia de polen intraespecífica que interespecífica.

Y si la transferencia de polen está facilitada por la heterostilia esperamos observar transferencia de polen de flores brevistilas a longistilas y viceversa.

## Materiales y métodos

### Área de estudio y selección de especies

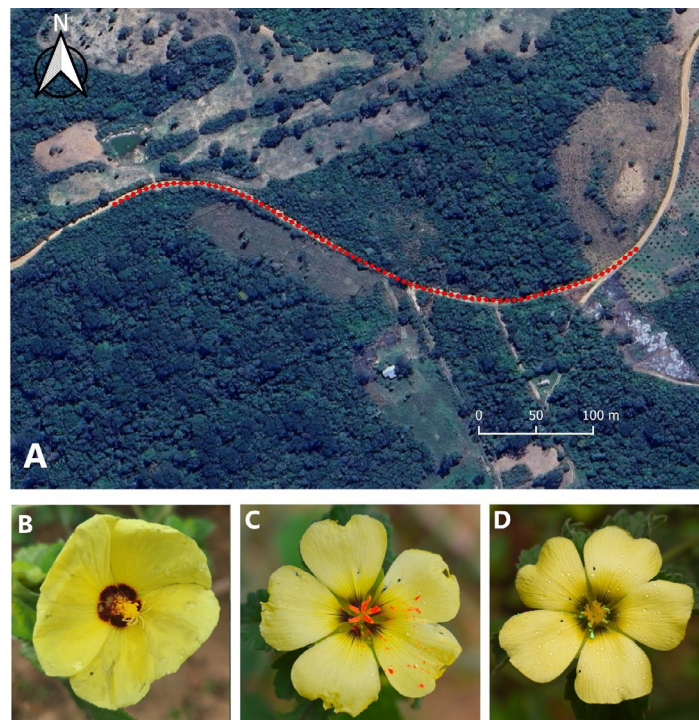
El estudio se realizó en uno de los caminos adyacentes a la Reserva Privada “Potrerillos del Güendá”, en Santa Cruz, Bolivia.

Se ubica dentro de una zona biogeográfica de transición entre las ecorregiones amazónica y chiquitana (Navarro et al. 1996).

Se definió un transecto de 500 m dentro del camino ( $17^{\circ}40'37.18''S$   $63^{\circ}26'1.01''O$  y  $17^{\circ}40'38.48''S$   $63^{\circ}25'45.41''O$ ) (Fig. 1A) y en base a la vegetación presente se seleccionaron dos especies de plantas con flores morfológicamente similares en cuanto a color y tamaño:

*Pavonia sidifolia* (Malvaceae) (Fig. 1B) y *Turnera krapovickasii* (Passifloraceae), esta última a su vez presenta heterostilia, con los dos morfotipos característicos, flores brevistilas: anteras por encima del estigma (Fig. 1C) y flores longistila: anteras por debajo del estigma (Fig. 1D).

**Figura 1.** (A) Transecto de estudio, camino adyacente a la reserva Potrerillos del Güendá. Especies seleccionadas para el estudio (B) *P. sidifolia*, (C) *T. krapovickasii* brevistila., (D) *T. krapovickasii* longistila. En las fotografías (C) y (D) pueden observarse análogos de polen



Fuente: (Fotos: (A) Mariana Zelada), (B) Sissi Lozada Gobillard, (C y D) Daniela Ramos)

## Movimiento de análogos de polen

Se definieron como parche a todos los brotes cercanos entre sí y se les asignó un código y número. Se utilizaron polvos fluorescentes como análogos del polen para observar si existía movimiento entre las dos especies de flores y entre morfotipos (Kearns e Inouye 1993).

Cada individuo recibió un polvo fluorescente de un color determinado: Amarillo para *P. sidifolia* (P), Naranja para *T. krapovickasii brevistila* (TB) y Verde para *T. krapovickasii longistila* (TL). Se colocaron polvos fluorescentes sobre la antera, utilizando un pincel de cerdas finas en aproximadamente 1/3 de las flores abiertas de cada parche.

Al cabo de una hora se recogieron el total de las flores abiertas presentes en el transecto, pintadas y no pintadas (n= 54 flores de *P. sidifolia*, 16 de *T. krapovickasii brevistila* y 44 de *T. krapovickasii longistila*; Tabla 1). Las flores se inspeccionaron con un estereoscopio (AmScope SE306) y luz de linternas UV para una mejor visualización de los polvos fluorescentes.

De este modo, determinamos la proporción de flores que recibieron análogos de polen del mismo o de diferente color. Consideramos la presencia de análogos del polen en una flor como indicador de transferencia.

## Análisis estadístico

Se elaboraron tablas de contingencia donde se incluyeron los pares de donadores y receptores. Una tabla consideró los pares de donador-receptor entre especies: T-P, T-T, P-T y P-P. Otra tabla consideró los pares de donador-receptor entre morfotipos de la misma especie con heterostilia: TL-TL, TL-TB, TB-TB y TB-TL.

Se realizó un modelo generalizado lineal nulo y un modelo generalizado lineal donde se incluyeron las interacciones entre los donadores y receptores de polen.

Mediante una prueba de Chi cuadrado se compararon los modelos generados. Los análisis estadísticos se hicieron en el ambiente R v. 4.2.2 (R Core Team, 2022).

## Resultados

Se encontraron 54 flores de *P. sidifolia* y 60 flores de *T. krapovickasii*, de las cuales se encontraron 23 y 28 flores donde se depositaron análogos de polen respectivamente. De las 60 flores de *T. krapovickasii*, 16 eran flores brevistilas y 44 flores longistilas, de las cuales se encontraron 8 y 20 flores respectivamente con depósito de análogos de polen después de una hora de exposición. (Tabla 1).

**Tabla 1.** Proporción de flores pintadas y no pintadas de las especies y morfotipos de estudio.

Especie/ morfotipo	Flores encontradas	Flores pintadas	Proporción de flores pintadas	Flores con depósito de análogos de polen	Proporción de flores con depósito de análogos de polen
<i>Pavonia sidifolia</i>	54	16	0,3	23	0,42
<i>Turnera krapovickasii</i>	60	30	0,5	28	0,47
<i>T. krapovickasii brevistila</i>	16	8	0,5	8	0,5
<i>T. krapovickasii longistila</i>	44	22	0,5	20	0,45

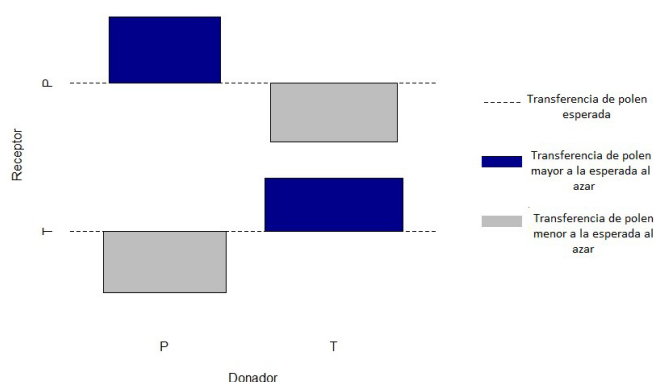
La transferencia de polen fue mediada significativamente por el factor especie ( $P= 7.786e-08$ ,  $DF= 1$ ,  $X^2= 28.859$ ; Fig. 2). Se observó mayor transferencia de polen de lo esperado entre flores de pares donador-receptor de la misma especie (T-T, P-P). Por el contrario, se observó menor transferencia de polen de lo esperado entre los pares donador-receptor de diferentes especies (T-P, P-T).

La transferencia de polen fue mediada

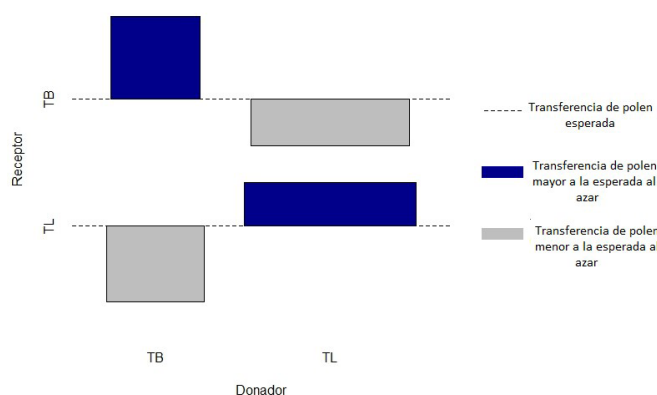
significativamente por la heterostilia presente en flores de *T. krapovickasii* ( $P= 0.00194$ ,  $DF= 1$ ,  $X^2= 9.6057$ ; Fig. 3).

Sin embargo, hubo mayor transferencia de polen de lo esperado entre flores de pares donador-receptor con el mismo morfotipo (TL-TL, TB-TB). Y una menor transferencia de polen de lo esperado entre los pares donador-receptor con diferente morfotipo (TL-TB, TB-TL).

**Figura 2.** Transferencia de polen observada entre flores de dos especies T= *T. krapovickasii* y P= *P. sidifolia*, el ancho de las barras representa la proporción de flores de cada especie.



**Figura 3.** Transferencia de polen observada entre flores de una especie con heterostilia TB= *T. krapovickasii brevistilia* y TL= *T. krapovickasii longistilia*. El ancho de las barras representa la proporción de flores de cada morfotipo.



### Discusión

El número de flores encontradas de *T. krapovickasii* y *P. sidifolia* fueron similares, por lo que el efecto de la abundancia no afectó a los resultados, posiblemente fueron otros los factores que afectan

la transferencia interespecífica de análogos de polen.

Sin embargo, la diferencia entre la abundancia de flores longistilas y brevistilas pudo tener

efecto en la transferencia de polen en las flores de *T. krapovickasii*. Estudios sugieren la tendencia de que a mayor abundancia de flores disminuye la transferencia de polen (Cohen et al., 2021; Monasterolo et al., 2022). Aún no se ha estudiado sobre cómo la diferencia en la abundancia de flores brevistilas y longistilas afecta la transferencia de polen.

La transferencia de polen interespecífica entre flores de *T. krapovickasii* y *P. sidifolia* fue menor de lo esperado. De manera similar, se observó menor transferencia de lo esperado de TL-TB y de TB-TL. Morales y Traveset (2008) reportaron la tendencia de los polinizadores de visitar las flores de un mismo individuo antes de pasar al siguiente individuo. Debido al tiempo de exposición en el estudio, es probable que los resultados reflejan esta tendencia, los polinizadores transfirieron el polen dentro del mismo parche o incluso dentro de la misma planta y no se movieron a otros parches.

Un factor que pudo haber afectado la transferencia de polen interespecífico es la distancia y la separación entre los parches de *T. krapovickasii* y *P. sidifolia*, los parches de *T. krapovickasii* se encontraban al lado izquierdo del transecto, mientras que los parches de *P. sidifolia*, en su mayoría, se encontraban al lado derecho. Estudios anteriores indican que la escala espacial y el grado de mezcla de flores de diferentes especies influyen en la transferencia de polen interespecífico (Morales & Traveset, 2008), no necesariamente tiene que ser una distancia muy grande, bastan metros para evitar la transferencia de polen interespecífica (Underwood et al., 2020).

El tiempo de espera de transferencia de polen durante este estudio fue de una hora. A pesar de que estudios como el de Brown & Mitchell (2001) indican que no es necesario tiempos muy largos para observar transferencia de polen interespecífico, es probable que el tiempo de espera haya sido corto para observar transferencia de polen interespecífica. Además, la transferencia de polen también pudo haber estado afectada por

el clima, durante la hora de espera hubo intervalos de lluvia que influyeron en la actividad de los insectos.

Diferentes estudios observaron efectos negativos en la adecuación de las plantas cuando el polen interespecífico se depositó antes del polen conespecífico (Caruso & Alfaro, 2000) aunque esto depende de cada especie (Hao et al., 2023; Streher et al., 2020). Es probable que la transferencia de polen interespecífico durante esta primera hora reduzca las posibilidades de la existencia de estos efectos negativos en la adecuación de nuestras especies.

Además, está reportado que más que la deposición de polen heteroespecífico, el factor que tiene más impacto en las poblaciones de plantas es la pérdida de polen conespecífico (Morales & Traveset, 2008). Para entender cuál de estos dos factores afecta más a las poblaciones de estas dos especies es importante realizar estudios dirigidos a este tema.

En base a nuestros resultados, sugerimos realizar estudios donde se evalúe si existe transferencia intraespecífica de polen entre individuos o si la transferencia de polen está restringida entre flores de un mismo individuo, para esto proponemos marcar solo un individuo de cada especie y morfotipo, además el marcar a un solo individuo permitiría evaluar la distancia de transferencia.

En paralelo, sugerimos realizar estudios para identificar a los polinizadores de estas especies y evaluar qué polinizadores comparten estas dos especies morfológicamente similares.

La transferencia de polen estuvo restringida por la especie, pero no fue facilitada por la presencia de heterostilia, se recomienda evaluar la transferencia de polen incrementando el tiempo de exposición de los análogos de polen, evaluar el efecto de la distancia entre los parches de *T. krapovickasii* y *P. sidifolia* y además investigar más sobre los polinizadores que comparten para comprender más sobre la transferencia de polen intra e interespecífica en esta zona.

## Agradecimientos

Agradecemos a los organizadores del Curso de campo: Ecología y evolución de las interacciones insecto – planta. A nuestros profesores: Carlos F. Pinto, Marcia Adler, Santiago Benítez-Vieyra y Sissi Lozada. A nuestras compañeras que nos acompañaron durante el trabajo de campo: Sara, Diana, Monica, Raquel, Aylin, Carol, Jhoseline, Margarita y Selmy. A Tony y Nena que nos permitieron trabajar dentro de la Reserva privada “Potrerillos del Güendá”.

Agradecemos de igual forma el financiamiento para la realización del curso por parte del Proyecto BOL:01 del IPICS.

## Bibliografía

- Arceo-Gómez, G., Kaczorowski, R. L., Patel, C., & Ashman, T.L. (2019). Interactive effects between donor and recipient species mediate fitness costs of heterospecific pollen receipt in a co-flowering community. *Oecologia*, 189(4), 1041–1047. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04379-z>
- Ashman, T. L., Alonso, C., Parra-Tabla, V., & Arceo-Gómez, G. (2020). Pollen on stigmas as proxies of pollinator competition and facilitation: Complexities, caveats and future directions. *Annals of Botany*, 125(7), 1003–1012. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa012>
- Banerjee, P., Stewart, K. A., Antognazza, C. M., Bunholi, I. V., Deiner, K., Barnes, M. A., Saha, S., Verdier, H., Doi, H., Maity, J. P., Chan, M. W. Y., & Chen, C. Y. (2022). Plant–animal interactions in the era of environmental DNA (eDNA)—A review. *Environmental DNA*, July 2021, 987–999. <https://doi.org/10.1002/edn3.308>
- Barrett, S. C. H. (2019). Tansley review ‘A most complex marriage arrangement’: recent advances on heterostyly and unresolved questions. 1051–1067. <https://doi.org/10.1111/nph.16026>
- Bisrat, D., & Jung, C. (2022). Roles of flower scent in bee–flower mediations: a review. *Journal of Ecology and Environment*, 46, 1–13. <https://doi.org/10.5141/jee.21.00075>
- Brown, B. J., & Mitchell, R. J. (2001). Competition for pollination: Effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia*, 129(1), 43–49. <https://doi.org/10.1007/s004420100700>
- CaraDonna, P. J., Burkle, L. A., Schwarz, B., Resasco, J., Knight, T. M., Benadi, G., Blüthgen, N., Dormann, C. F., Fang, Q., Fründ, J., Gauzens, B., Kaiser-Bunbury, C. N., Winfree, R., & Vázquez, D. P. (2021). Seeing through the static: the temporal dimension of plant–animal mutualistic interactions. *Ecology Letters*, 24(1), 149–161. <https://doi.org/10.1111/ele.13623>
- Caruso, C. M., & Alfaro, M. (2000). Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: Effect of *Castilleja linariaefolia* pollen on seed set of *Ipomopsis aggregata*. *Canadian Journal of Botany*, 78(5), 600–606. <https://doi.org/10.1139/cjb-78-5-600>
- Hao, K., Fang, Q., & Huang, S. Q. (2023). Do *Silene* species with exposed stigmas tolerate interference by heterospecific pollen? *American Journal of Botany*, 110(6), 1–11. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16147>
- Huang, J., Yang, L., Yang, L., Wu, X., Cui, X., Zhang, L., Hui, J., Zhao, Y., Yang, H., Liu, S., Xu, Q., Pang, M., Guo, X., Cao, Y., Chen, Y., Ren, X., Lv, J., Yu, J., Ding, J., ... Duan, Q. (2023). Stigma receptors control intraspecies and interspecies barriers in Brassicaceae. *Nature*, 614(7947), 303–308. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05640-x>
- Kearns C.A., Inouye D.W. (1993) Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado.
- Khalifa, S. A. M., Elshafiey, E. H., Shetaia, A. A., El-Wahed, A. A. A., Algethami, A. F., Musharraf, S. G., Alajmi, M. F., Zhao, C., Masry, S. H. D., Abdel-Daim, M. M., Halabi, M. F., Kai, G., Al Naggari, Y., Bishr, M., Diab, M. A. M., & El-Seedi, H. R. (2021). Overview of bee pollination and its economic value for crop production. *Insects*, 12(8), 1–23. <https://doi.org/10.3390/insects12080688>
- van Der Kooij, C. J., Dyer, A. G., Kevan, P. G., &

- Lunau, K. (2019). Functional significance of the optical properties of flowers for visual signalling. *Annals of Botany*, 123(2), 263–276. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy119>
- van der Kooi, C. J., Vallejo-Marín, M., & Leonhardt, S. D. (2021). Mutualisms and (A) symmetry in Plant–Pollinator Interactions. *Current Biology*, 31(2), R91–R99. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.11.020>
- van der Kooi, C. J., Reuvers, L., & Spaethe, J. (2023). iScience II Honesty, reliability, and information content of floral signals. *iScience*, 26(7), 107093. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.107093>
- Lozada-Gobilard, S., Nielsen, N., & Sapir, Y. (2023). Flower Size as an Honest Signal in Royal Irises (*Iris Section Oncocyclus*, Iridaceae). *Plants*, 12(16), 1–14. <https://doi.org/10.3390/plants12162978>
- Minnaar, C., Anderson, B., De Jager, M. L., & Karron, J. D. (2019). Plant-pollinator interactions along the pathway to paternity. *Annals of Botany*, 123(2), 225–245. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy167>
- Mitchell, R. J., Irwin, R. E., Flanagan, R. J., & Karron, J. D. (2009). Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany*, 103(9), 1355–1363. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp122>
- Monasterolo, M., Poggio, S. L., Medan, D., & Devoto, M. (2022). High flower richness and abundance decrease pollen transfer on individual plants in road verges but increase it in adjacent fields in intensively managed agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 333, 107952. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107952>
- Morales, C. L., & Traveset, A. (2008). Interspecific Pollen Transfer: Magnitude, Prevalence and Consequences for Plant Fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27, 221–238. <https://doi.org/10.1080/07352680802205631>
- Moreira-Hernández, J. I., & Muchhala, N. (2019). Importance of Interspecific Pollen Transfer for Angiosperm Evolution. Navarro, G.I., Vargas, G., Jardim, A., Toledo, M., Barra, N., y Nee, M. (1996). Clasificación y diagnóstico de la vegetación para la conservación de la región del Parque Nacional Amboró (Santa Cruz, Bolivia). Informe inédito a FAN/TNC y la DNCB
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Sargent, R. D., & Ackerly, D. D. (2008). Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(3), 123–130. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.003>
- Shivanna, K. R. (2015). Reproductive assurance through autogamous self-pollination across diverse sexual and breeding systems. *Current Science*, 109(7), 1255–1263. <https://doi.org/10.18520/v109/i7/1255-1263>
- Streher, N. S., Bergamo, P. J., Ashman, T. L., Wolowski, M., & Sazima, M. (2020). Effect of heterospecific pollen deposition on pollen tube growth depends on the phylogenetic relatedness between donor and recipient. *AoB PLANTS*, 12(4), 1–9. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plaa016>
- Underwood, N., Hambäck, P. A., & Inouye, B. D. (2020). Pollinators, herbivores, and plant neighborhood effects. *Quarterly Review of Biology*, 95(1), 37–57. <https://doi.org/10.1086/707863>
- Weiss, M. R. (1991). Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature*, 354, 227–229.
- Yuan, S., Zeng, G., Zhang, K., Wu, M., Zhang, D., Harder, L. D., & Barrett, S. C. H. (2023). Diverse mating consequences of the evolutionary breakdown of the sexual polymorphism heterostyly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120, 2017. <https://doi.org/10.1073/pnas>
- Zariman, N. A., Omar, N. A., & Nurul Huda, A. (2022). Plant Attractants and Rewards for Pollinators: Their Significant to Successful Crop Pollination. *International Journal of Life Sciences and Biotechnology*, 5(2), 270–293. <https://doi.org/10.38001/ijlsb.1069254>