

La ecología reproductiva de las plantas: estrategias reproductivas, fuerzas ecológicas y evolutivas

R. Torices^{1,*}

(1) Centro de Ecología Funcional. Universidad de Coimbra. 3000-456. Coimbra. Portugal.

* Autor de correspondencia: R. Torices [rubentorices@gmail.com]

> Recibido el 15 de diciembre de 2014 - Aceptado el 15 de diciembre de 2014

Torices, R. 2014. La ecología reproductiva de las plantas: estrategias reproductivas, fuerzas ecológicas y evolutivas. *Ecosistemas* 23(3):1-5. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.01

Para las personas no familiarizadas con las plantas, puede ser difícil imaginarse que estos organismos aparentemente tan pasivos muestren una gran diversidad de formas para reproducirse eficientemente. Sin necesidad de viajar a lugares exóticos, sólo tenemos que visitar un jardín o adentrarnos en un solar abandonado de nuestra ciudad para descubrir una buena muestra de la variedad de mecanismos reproductivos que son capaces de desplegar las plantas. En lugares tan prosaicos como estos, fácilmente podremos observar especies de plantas que se reproducen tanto asexualmente como sexualmente, y dentro de estas unas que se reproducirán sólo una vez para después morir, mientras que otras lo harán durante varios años seguidos. Observaremos especies hermafroditas, y otras con sus órganos sexuales masculinos y femeninos separados en diferentes flores y/o individuos, incluso otras que cambian de sexo con el tiempo. Algunas de ellas serán capaces de autofecundarse y, por lo tanto, no dependerán de otros individuos en la población para producir una descendencia viable. En cambio, otras desplegarán sofisticados sistemas para conseguir que se reduzca al máximo el número de semillas producidas por autofecundación y evitar así, a toda costa, los cruzamientos endogámicos. Todos estos rasgos reproductivos y muchos otros no mencionados influyen decisivamente en el éxito reproductor y en la eficacia biológica de los individuos que los portan y, por lo tanto, tienen una importancia crucial en la diversidad genética y en el potencial evolutivo de sus poblaciones ([Silvertown y Charlesworth 2001](#)).

La gran diversidad de rasgos reproductivos en plantas es, al menos en parte, consecuencia de su naturaleza sésil y modular, pero también de su metabolismo como productores primarios. Es innegable que la falta de movilidad en la mayor parte de su ciclo vital ha condicionado la evolución de una gran parte de las características de las plantas, incluidos sus rasgos reproductivos ([Harper 1977](#)). En lo que corresponde a la reproducción sexual, la imposibilidad de salir corriendo en busca de un compañero con el cual fusionar sus gametos condiciona las soluciones evolutivas que bajo diferentes contextos ecológicos resulten en mecanismos eficaces para dejar una descendencia cuantiosa con ciertas probabilidades de persistir y reproducirse a su vez. Al carácter sésil se debe sumar la naturaleza modular de las plantas ([Cox 1988](#)). A pesar de estar constituidas por un conjunto aparentemente sencillo de órganos (raíces, tallo, hojas, flores y frutos), el hecho de que estos órganos

estén multiplicados por decenas, centenas o incluso millares en un solo individuo abre la puerta a la diversificación de estrategias con diferentes propósitos ([Herrera 2009](#)). Es llamativo la frecuencia con la que la multiplicidad de órganos resulta en variación entre diferentes unidades del mismo órgano dentro de un mismo individuo. Por ejemplo, la modularidad de las plantas permite que algunas especies produzcan varios tipos de frutos con expectativas de dispersión totalmente diferentes ([Imbert 2002](#)). El caso más llamativo quizá sea el de las plantas anficárpicas, en las cuales una parte de los frutos son subterráneos y por lo tanto no se dispersan, mientras que el resto de los frutos son aéreos y sus semillas son dispersadas fuera del entorno de la planta madre ([Rubio de Casas 2014](#)). Por último, las plantas como productores primarios, tienen una limitación de recursos específicos ([Rubio et al. 2003](#)) que determinan la disponibilidad temporal y espacial de recursos disponibles para invertir en sus diferentes estructuras reproductoras y que, por lo tanto, tendrá importantes implicaciones en los compromisos existentes en la evolución de las estrategias reproductivas ([Karlsson y Méndez 2005](#)).

A pesar de su implicación directa en la eficacia biológica y en la evolución de estrategias de vida en plantas, algunos de los rasgos reproductivos de las plantas todavía son considerados como carentes de importancia funcional. Esta podría deberse a que las características reproductivas en plantas han sido utilizadas de forma recurrente para su clasificación taxonómica desde el inicio de los sistemas de clasificación modernos ([Fig. 1](#)). La gran mayoría de los rasgos reproductivos de las plantas siguen siendo importantes rasgos diagnósticos que permiten la identificación de diferentes taxones ([Castroviejo 1986-2012](#); [Flora of North America 1993](#); [Tutin et al. 2001](#)). Este hecho ha podido suscitar la idea equivocada de que estos rasgos son generalmente invariables, característicos de las especies y por tanto homogéneos entre los individuos de una población o entre poblaciones de una misma especie. Además, el desarrollo de una riquísima terminología botánica categorizando toda la variación posible (p.ej. [Font Quer 2001](#)) ha podido favorecer la falsa impresión de una inflación terminológica botánica que nombra variación morfológica que no tiene realmente implicaciones funcionales (p.ej. [Crawley 1996](#)). O que las estrategias reproductivas de las plantas no son comparables con las de otros grupos biológicos. Sin embargo, no hay evidencias que indiquen que los rasgos



Figura 1. Ilustración de Georg Dionysius Ehret (1736) que se publicó en "Systema Naturæ" de Carlos Linneo. En esta lámina se mostraban los rasgos principales que usaba el sistema de clasificación propuesto por Carlos Linneo para su taxonomía del Reino Vegetal. Basada en la expresión sexual de los órganos de reproducción sexual, en la presencia y número de órganos femeninos y masculinos y en su distribución en una misma flor, diferentes flores, o diferentes individuos.

reproductivos de las plantas no hayan sido moldeados por los mismos procesos ecológicos, genéticos y evolutivos a los que están sujetos todos los organismos vivos (Harper 1977; Lovett-Doust y Lovett-Doust 1988; Silvertown y Charlesworth 2001) y por lo tanto no deberíamos negarles a priori su potencial relación con la eficacia biológica ni obviar su carácter funcional.

Las principales fuerzas evolutivas que condicionan el origen y mantenimiento de los rasgos reproductivos son comunes entre distintos grupos de organismos (Lovett-Doust y Lovett-Doust 1988). En las plantas está ampliamente aceptado que dos fuerzas selectivas determinan especialmente la evolución de sus rasgos reproductivos (Barrett 2002): la asignación óptima de recursos (Charnov 1982) y la reducción de la consanguinidad (Charlesworth y Willis 2009). Sin embargo, otras fuerzas selectivas que se han demostrado vitales para explicar comportamientos reproductivos en otros grupos de organismos, especialmente en animales, tales como la selección sexual (Bell 2008) y la selección de parentesco ("kin selection", Hamilton 1964; Frank 1998) han permeado menos hacia las líneas de investigación llevadas a cabo por los ecólogos que estudian el comportamiento reproductivo de las plantas. La selección sexual parece haber recibido más aceptación con algún ejemplo claro de competición entre machos por el acceso a las hembras (Willson 1979; Moore y Pannell 2011; Cocucci et al. 2014). La selección de parentesco no ha sido casi explorada (aunque ver Haig y Westoby 1988; Obeso 2004); no obstante, en los últimos años su estudio ha recuperado un cierto vigor (File et al. 2012). La dificultad para imaginar que las plantas pudieran reconocer a parientes genéticos entre los individuos que las rodeaban había limitado la idea del impacto real que la selección de parentesco podría haber tenido

en la evolución de los rasgos en plantas, a pesar de su importancia en animales (Griffin y West 2002; Abbot et al. 2011). No obstante, cada vez se acumulan más pruebas que demuestran que las plantas pueden ser capaces de reconocer familiares a través de diferentes mecanismos y responder adecuadamente, por ejemplo, reduciendo la competición por los recursos (Dudley y File 2007; Chen et al., 2012; Gagliano et al. 2012; Dudley et al. 2013; Karban et al. 2013). Estos nuevos avances revitalizan las ideas lanzadas entre los años 70 y 80 de que la selección de parentesco y otros procesos clásicamente asociados con el comportamiento animal, podrían no estar limitados solo a los animales y deberían ser considerados en otros grupos como las plantas (Lovett-Doust y Lovett-Doust 1988). Además, el uso de las plantas u otros organismos no animales como modelos de estudio nos ayudará a comprender mejor los contextos ecológicos en los cuales la selección sexual y la selección de parentesco tienen una mayor importancia y cómo rasgos tan sorprendentes como la cooperación y el altruismo pueden evolucionar.

En este monográfico sobre la ecología reproductiva de las plantas, se incluyen diez artículos, nueve de los cuales son artículos de revisión, que, liderados en su gran mayoría por jóvenes ecólogos, tratan diversos aspectos de la ecología reproductiva de las plantas, haciendo especial hincapié en los tipos de estrategias reproductivas y las fuerzas ecológicas asociadas. Estos artículos ayudarán a comprender mejor el apasionante mundo de la reproducción de las plantas para aquellos no familiarizados con ellas. Además, se plantean nuevas ideas que pretenden aportar soluciones innovadoras a alguna de las grandes preguntas de la ecología de este campo.

El tiempo es un factor clave en ecología y también en la reproducción de las plantas. El número de eventos reproductivos determina una de las características clave en el éxito de cualquier estrategia vital (Harper 1977; Stearns 1992). Cristina F. Aragón revisa en su artículo los modelos teóricos que predicen bajo qué condiciones serán favorecidos eventos reproductivos únicos tras los cuales el individuo muere (semelparidad) en comparación con estrategias con múltiples eventos reproductivos distribuidos a lo largo de sus vidas (iteroparidad). Es destacable la desproporción que existe entre modelos teóricos y evidencias empíricas (Aragón 2014). Para ayudar a solucionar este sesgo en estudios empíricos, la autora de este trabajo nos recuerda que el estudio de los cambios en el número de episodios reproductivos de las nuevas poblaciones de las especies invasoras ayudaría a evaluar los factores ecológicos que determinan la evolución de estrategias vitales.

A pesar de que la mayor parte de las plantas son hermafroditas, la separación de los sexos en diferentes individuos (dioecia) ha evolucionado de forma independiente en una gran diversidad de linajes (Renner 2014). Comprender los condicionantes ecológicos que han favorecido la evolución de la dioecia ha sido y es una de las grandes cuestiones de la ecología evolutiva (Darwin 1877; Geber et al. 1999; Vamasi et al. 2003). Uno de los modelos empíricos que más datos ha proporcionado a este interrogante es el complejo de especies anuales del género *Mercurialis*, y especialmente la especie *Mercurialis annua* (Pannell 1997; Obbard et al. 2006a,b; Pannell et al. 2008). John Pannell y Luis Santos del Blanco (2014) revisan los últimos 20 años de investigación en esta especie y nos relatan los últimos conocimientos que su estudio han aportado sobre esta apasionante cuestión. Estos autores nos recuerdan también que este grupo de especies puede ser un excelente recurso para la enseñanza de la evolución de sistemas sexuales.

La reducción de la endogamia está aceptada como una fuerza selectiva fundamental en la evolución de estrategias reproductivas en plantas (Charlesworth y Charlesworth 1987; Barrett 2002). Diferentes grupos de plantas han desarrollado mecanismos diversos que favorezcan la reproducción cruzada con genotipos alejados en contraposición a los cruzamientos endogámicos (Richards 1997). Uno de estos mecanismos son los polimorfismos estilares, los cuales han evolucionado de forma independiente en al menos una veintena de familias y representan un modelo clásico en el estudio de

los sistemas de reproducción en plantas (Darwin 1877; Webb y Lloyd 1986; Barrett 2002). En este monográfico, Victoria Ferrero (2014) revisa con profundidad la diversidad de polimorfismos estilares, las vías evolutivas que pudieron dar origen a estos polimorfismos, los modelos teóricos que tratan de predecir los mecanismos responsables y los últimos avances experimentales que proporcionan un apoyo empírico a estos modelos.

Tradicionalmente se ha aceptado que los sistemas de cruzamiento y los sistemas dispersivos deberían estar correlacionados. Por ejemplo, los organismos capaces de autofecundarse se considera que deberían ser mejores colonizadores que aquellos que dependen de otros organismos para reproducirse (Baker 1967). Esta relación, conocida en sentido amplio como "Regla de Baker", ha sido recientemente puesta en cuestión (Cheptou 2012, Auld y Rubio de Casas, 2013). Rafael Rubio de Casas (2014) discute de forma breve y concisa cómo los sistemas de cruzamiento en plantas pueden estar relacionados con los sistemas dispersivos de formas probablemente no esperadas considerando la Regla de Baker. La relación entre ambos sistemas parece ser indudable, si bien la forma definitiva de esta relación requerirá de un escrutinio más detallado que aporte pruebas sólidas que esclarezcan cuál es la relación final entre los sistemas de dispersión y los sistemas de cruzamiento.

En las poblaciones de plantas, además de polimorfismos en el tamaño y posición de los órganos florales, es relativamente fácil encontrar polimorfismos en el color de sus flores. Tanto dentro como entre poblaciones, muchas especies muestran pétalos con diferente coloración. Dada la facilidad de detectar estos cambios en el color, su estudio ha permitido profundizar en los procesos ecológicos y evolutivos de la adaptación y especiación (Ortiz-Barrientos 2013; Schiestl y Johnson 2013; Sobel y Streisfeld 2013; Yuan et al. 2013). Eduardo Narbona y colaboradores (2014) revisan en este monográfico los estudios más influyentes sobre este aspecto poniendo especial énfasis en los polimorfismos florales derivados de la pérdida de pigmentos antocianicos, los cuales son los más frecuentes en especies silvestres.

Uno de los procesos que más atención ha atraído en la ecología reproductiva de las plantas es la interacción entre las plantas y sus polinizadores (Harder y Barrett 2006; Willmer 2011). En los últimos años, ha quedado claro que estas interacciones se producen normalmente con un gran número de especies animales que pueden actuar con mayor o menor eficacia (Waser et al. 1996). Que una planta pueda ser visitada por un amplio espectro de polinizadores puede implicar que las visitas recibidas dependan de la variación espacial y temporal de las comunidades de insectos. En este número Javier Valverde y colaboradores (2014) nos muestran cómo la comunidad de polinizadores de una planta con un síndrome de polinización generalista, *Erysimum mediohispanicum* Polatschek, varía a lo largo de una misma época de floración discutiendo las implicaciones ecológicas y evolutivas que puede generar esta variación.

No todos los animales que visitan una flor la polinizan. La consideración como polinizador efectivo de un animal que visita las flores de una planta no es una tarea simple (p.ej. Sahli y Conner 2007). Hay animales que pueden visitar una flor en busca de recursos alimenticios o refugio sin que por ello generen una polinización efectiva aunque transporten en sus cuerpos granos de polen. Tradicionalmente se ha considerado que las hormigas que visitan las flores se incluían dentro de este último grupo. Sin embargo, se publican cada vez más estudios que indican que la relación entre las hormigas y las flores puede ser más compleja y, en muchos casos, establecer una relación mutualista que incluso llevarían a la evolución de un síndrome de polinización por hormigas (Gómez y Zamora 1992; Gómez et al. 1996; de Vega et al. 2014). Clara de Vega y José María Gómez (2014) revisan en este número, numerosos ejemplos de plantas polinizadas por hormigas, describiendo de forma detallada el síndrome de polinización por hormigas. Este artículo ayudará a que se encuentren nuevas especies de plantas polinizadas por estos hacendosos himenópteros.

Las invasiones biológicas es una de las principales amenazas de la biodiversidad. La presencia de nuevas especies alóctonas en una comunidad puede producir un impacto negativo en las interacciones mutualistas y consecuentemente en el éxito reproductor de las plantas nativas que dependen de ellos (Traveset y Richardson 2014). Un caso alarmante es lo que sucede con la abeja doméstica (*Apis mellifera*). Esta especie suele ser vista como un facilitador de la reproducción de las plantas en cualquier ambiente independientemente de si esta era nativa o de su abundancia de forma natural. Tristemente este hecho parece estar lejos de la realidad, y la introducción de la abeja doméstica en aquellos ambientes en los que no estaba presente o que sus poblaciones naturales eran mucho menos abundantes puede acarrear graves problemas de conservación. Alfredo Valido y colaboradores (2014) revisan sus últimos avances en el estudio del impacto que tiene la abeja doméstica en la reproducción de las plantas nativas del Parque Nacional del Teide en la Isla de Tenerife. Sus resultados son muy ilustrativos de un fenómeno que no es exclusivo de las islas Canarias y que debería ser rápidamente incorporado en las agendas de los gestores de recursos naturales.

Por último, dos artículos de este monográfico exploran la asociación entre las duplicaciones genómicas y reproducción en las plantas. Los eventos de duplicación genómica parecen haber sido recurrentes en la historia de la vida y se consideran responsables del origen de una gran parte de la biodiversidad actual (Soltis et al. 2009; Van de Peer et al. 2009). Por ejemplo, se estima que aproximadamente el 15% de las especies de angiospermas se han originado asociadas a procesos de duplicación genómica (Wood et al. 2009). Sin embargo, un estudio más reciente ha encontrado que los poliploides recientes tienen una tasa de diversificación menor que la de sus linajes hermanos diploides debido principalmente a que los poliploides tendrían una mayor tasa de extinción (Mayrose et al. 2011). Este resultado ha producido una controversia sobre los métodos que se deben emplear para evaluar la diversificación de los poliploides que permanece abierta actualmente (Mayrose et al. 2014; Soltis et al. 2014). Una vez que se produce una duplicación genómica, la cuestión clave para predecir el éxito de estos mutantes es cómo este nuevo mutante poliploide permanece en la población. En este número, Sílvia Castro y João Loureiro (2014) revisan exhaustivamente el papel de la reproducción sexual de las plantas en la formación y establecimiento de los mutantes poliploides (nuevos citotipos) centrándose especialmente en los procesos ecológicos que pueden intervenir en el éxito de dichos citotipos. Por otro lado, se ha observado que la poliploidía podría estar correlacionada con la evolución de mecanismos de reproducción asexuales que podrían facilitar que los nuevos citotipos poliploides pudieran establecerse en las poblaciones (Stebbins 1950; Mable 2004). Mario Vallejo-Marin (2014) explora en este número las hipótesis específicas asociadas a esta correlación y plantea un marco para su estudio en el futuro.

Este monográfico de Ecosistemas recopila una muestra muy diversa de la investigación actual en la ecología reproductiva de las plantas. No obstante, no se pretendió realizar una revisión completa de la diversidad de estrategias reproductivas de las plantas ni de todas las fuerzas ecológicas responsables, pero sí proporcionar al menos una buena muestra de los distintos rasgos reproductivos, de los mecanismos que los originan y mantienen, y de los compromisos implicados. A pesar de la diversidad de trabajos presentados aquí, no conseguimos incluir ningún artículo que considerara modelos de estudio con gimnospermas o pteridófitos. Tampoco se ha podido incorporar algún ejemplo de cómo el estudio de las plantas de interés agronómico puede ayudarnos a conocer con mayor profundidad las fuerzas ecológicas y evolutivas que determinan los rasgos reproductivos en las plantas. Ni tampoco cómo los conocimientos sobre la ecología reproductiva (por ejemplo, los sistemas de autoincompatibilidad, modificación de las barreras reproductivas, mecanismos de determinación sexual, etc.) han ayudado al desarrollo de nuevos cultivares de plantas. Por último, sería interesante evaluar en profundidad el papel de la selección sexual y la

selección de parentesco en la evolución de las estrategias reproductivas de las plantas, algo que lamentablemente no hemos podido hacer en el marco del presente monográfico.

Agradecimientos

Me gustaría agradecer a las personas que han ayudado en este proyecto. Primero, agradecer a los editores de *Ecosistemas*, especialmente a Susana Rodríguez-Echeverría que me invitó a editar un número especial sobre un tema de mi elección y que junto con Rafael Rubio de Casas, Eduardo Narbona, Lucía DeSoto y Luis Cayuela proporcionaron comentarios críticos de una versión previa de este editorial. Segundo, a Leyre Jiménez Eguizabal cuyo apoyo ha sido imprescindible en todas las fases desde el inicio hasta su publicación. Tercero, debo agradecer especialmente la ayuda de Lucía DeSoto y Eduardo Narbona en las discusiones iniciales sobre el esquema de este número, sobre los temas que debería intentar incluir y sobre cómo abordarlos. Cuarto, me gustaría agradecer a todos los autores que aceptaran la invitación a participar y que después dedicaran su buen hacer y esfuerzo en la construcción de los excelentes artículos que se presentan aquí. Por último, en nombre de todos los autores y en el mío propio quería agradecer los esfuerzos de todas las personas que prestaron su tiempo y su mente para revisar los artículos de este número ayudando a mejorar su calidad. Gracias Silvia Castro, Lucía DeSoto, Clara de Vega, Juan P. González-Varo, Victoria Ferrero, María Begoña García, Raúl García-Camacho, José M. Iriondo, Antonio J. Manzaneda, Marcos Méndez, Eduardo Narbona, Luí Navarro, Carlos Lara, Xavier Picó, Rocío Perez-Barrales, Sergio Roiloa, Paula Sosenski, Alfredo Valido, Mario Vallejo-Marín, Joan Vallès.

Referencias

- Abbot, P., Abe, J., Alcock, J., Alizon, S., Alpedrinha, J.A.C., Andersson, M., Andre, J.-B. et al. 2011. Inclusive fitness theory and eusociality. *Nature* 471: E1-4
- Aragón, C.F. 2014. Evolución de las estrategias vitales en plantas: desde Cole hasta la actual ecología de especies invasoras. *Ecosistemas* 23(3): 6-12.
- Auld, J.R., Rubio de Casas, R. 2013. The correlated evolution of dispersal and mating-system traits. *Evolutionary Biology* 40: 185-193.
- Baker, H.G. 1967. Support for Baker's Law-As a Rule. *Evolution* 21: 853-856.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3: 274-284.
- Bell, G. 2008. *Selection: The Mechanism of Evolution*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Castro, S., Loureiro, J. 2014. El papel de la reproducción en el origen y la evolución de las plantas poliploides. *Ecosistemas* 23(3): XXX – XXX.
- Castroviejo, S. (coord.). 1986-2012. Flora ibérica 1-8, 10-15, 17-18, 21. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, España.
- Charnov, E.L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 273-288.
- Charlesworth D., Willis, J.H. 2009. The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics* 10: 783-796.
- Cheptou, P.O. 2012. Clarifying Baker's Law. *Annals of Botany* 109: 633-641.
- Chen, B.J.W., During, H.J., Anten, N.P.R. 2012. Detect thy neighbor: identity recognition at the root level in plants. *Plant Science* 195: 157-67.
- Cocucci, A.A., Marino, S., Baranzelli, M., Wiemer, A.P., Sérisc, A. 2014. The buck in the milkweed: evidence of male-male interference among pollinaria on pollinators. *New Phytologist* 203: 280-286.
- Crawley, M.J. 1996. *Plant Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.
- Moore, J.C., Pannell, J.R. 2011. Sexual selection in plants. *Current biology* 21: R176-82.
- Cox, P.A. 1988. Monomorphic and dimorphic sexual strategies a modular approach. En: Lovett-Doust, J., Lovett-Doust L. (eds.), *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*, pp 80-97. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Darwin, C. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. J. Murray, London, Reino Unido.
- de Vega, C., Gómez, J.M. 2014. Polinización por hormigas: conceptos, evidencias y futuras direcciones. *Ecosistemas* 23(3): 48-57.
- de Vega, C., Herrera, C.M., Dötterl, S. 2014. Floral volatiles play a key role in specialized ant pollination. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16: 32-42.
- Dudley, S.A., File, A.L. 2007. Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters* 3: 435-8.
- Dudley, S.A., Murphy, G.P., File, A.L. 2013. Kin recognition and competition in plants. *Functional Ecology* 27: 898-906.
- Ferrero, V. 2014. Heterostilia, ¿qué sabemos hasta el momento? *Ecosistemas* 23(3): 23-30.
- File, A.L., Murphy, G.P., Dudley, S.A. 2012. Fitness consequences of plants growing with siblings: reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 209-18.
- Flora of North America Editorial Committee, (eds). 1993. *Flora of North America North of Mexico*. 18+ vols. Nueva York y Oxford. Estados Unidos y Reino Unido.
- Font Quer, P. 2001. *Diccionario de Botánica*. Ediciones Península. Barcelona, España.
- Frank, S.A. 1998. *Foundations of Social Evolution*. Princeton University Press, Princeton, Reino Unido.
- Gagliano, M., Renton, M., Duvdevani, N., Timmins, M., Mancuso, S. 2012. Out of sight but not out of mind: alternative means of communication in plants. *PLoS ONE* 7: e37382.
- Geber, M.A., Dawson, T.E., Delph, L.F. 1999. *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Gómez, J.M., Zamora, R. 1992. Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. *Oecologia* 91: 410-418.
- Gómez, J.M., Zamora, R., Hódar, J.A., García, D. 1996. Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats. *Oecologia* 105: 236-242.
- Griffin, A.S., West, S.A. 2002. Kin selection: fact and fiction. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 15-21.
- Haig, H., Westoby, M. 1988. Inclusive fitness, seed resources, and maternal care. En: Lovett-Doust, J., Lovett-Doust L. (eds.), *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*, pp 60-79. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Hamilton, W.D.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16
- Harder, L.D., Barrett, S.C.H. 2006. *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Herrera, C.M. 2009. *Multiplicity in Unity: plant subindividual variation and interactions with animals*. The University of Chicago Press, London, Reino Unido.
- Imbert, E. 2002. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 5: 13-36.
- Karban, R., Shiojiri, K., Ishizaki, S., Wetzel, W.C., Evans, R.Y. 2013. Kin recognition affects plant communication and defence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20123062.
- Karlsson, S., Méndez, M. 2005. The Resource Economy of Plant Reproduction. En E. G. Reekie, E.G., Bazzaz, F.A. (eds.), *Reproductive Allocation in Plants*, pp. 1-49. Elsevier Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Lovett-Doust, J., Lovett-Doust L. 1988. *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Mable, B.K. 2004. 'Why polyploidy is rarer in animals than in plants': myths and mechanisms. *Biological Journal of the Linnean Society*. 82:453-466.
- Mayrose, I., Zhan, S. H., Rothfels, C. J., Magnuson-Ford, K., Barker, M. S., Rieseberg, L. H., Otto, S.P. 2011. Recently formed polyploid plants diversify at lower rates. *Science* 333: 1257.

- Mayrose, I., Zhan, S. H., Rothfels, C.J., Arrigo, N., Barker, M.S., Rieseberg, L.H., Otto, S.P. 2014. Methods for studying polyploid diversification and the dead end hypothesis: a reply to Soltis et al. 2014. *New Phytologist*. DOI: 10.1111/nph.13192
- Narbona, E., Buide, M.L., Casimiro-Soriguer, I., del Valle, J.C. 2014. Polimorfismos de color floral: causas e implicaciones evolutivas. *Ecosistemas* 23(3): 36-47.
- Obbard, D.J., Harris, S.A., Buggs, R.J.A., Pannell, J.R. 2006a. Hybridization, polyploidy, and the evolution of sexual systems in *Mercurialis* (Euphorbiaceae). *Evolution* 60: 1801-1815.
- Obbard, D.J., Harris, S.A., Pannell, J.R. 2006b. Sexual systems and population genetic structure in an annual plant: testing the metapopulation model. *American Naturalist* 167: 354-366.
- Obeso, J.R. 2004. Seed provisioning within holly fruits: test of the hierarchical model. *Evolutionary Ecology* 18: 133-144.
- Ortiz-Barrientos, D. 2013. The color genes of speciation in plants. *Genetics* 194: 39-42.
- Pannell, J. 1997. Widespread functional androdioecy in *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 61:95-116.
- Pannell, J.R., Dorken, M.E., Pujol, B., Berjano, R. 2008. Gender variation and transitions between sexual systems in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae). *International Journal of Plant Sciences* 169: 129-139.
- Pannell, J.R., Santos del Blanco, L. 2014. Evolución de la agregación y separación de sexos: ¿Qué hemos aprendido de las poblaciones ibéricas de *Mercurialis annua*? *Ecosistemas* 23(3): 13-22.
- Renner, S.S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany* 101: 1588-1596.
- Richards, A.P. 1997. *Plant breeding systems*. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido
- Rubio, G., Zhu, J., Lynch, J.P. 2003. A critical test of the two prevailing theories of plant response to nutrient availability. *American Journal of Botany* 90: 143-52.
- Rubio de Casas, R. 2014. Por qué y cómo el sistema de cruzamiento está correlacionado con los mecanismos de dispersión. *Ecosistemas* 23(3): 31-35.
- Sahli, H.F., Conner J.K. 2007. Visitation, effectiveness, and efficiency of 15 genera of visitors to wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 94: 203-209.
- Schiestl, F.P., Johnson, S.D. 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology and Evolution* 28:307-315.
- Silvertown, J., Charlesworth, D. 2001. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.
- Sobel, J.M., Streisfeld, M.A. 2013. Flower color as a model system for studies of plant evo-devo. *Frontiers in Plant Science* 4: e321.
- Soltis, D.E., Albert, V.A., Leebens-Mack, J., Bell, C.D., Paterson, A.H., Zheng, C.F., Sankoff, D., dePamphilis, C.W., Wall, P.K., Soltis, P.S. 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* 96: 336-348.
- Soltis, D.E., Segovia-Salcedo, M.C., Jordon-Thaden, I., Majure, L., Miles, N.M., Mavrodiev, E. V., Mei, W., et al. 2014. Are polyploids really evolutionary dead-ends (again)? A critical reappraisal of Mayrose et al. (2011). *New Phytologist* 202: 1105-1117.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, Nueva York, Estados Unidos
- Traveset, A., Richardson, D.M. 2014. Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 45: 89-113.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. 2001. *Flora Europaea* (5 vols). Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Yuan, Y.W., Byers, K.J., Bradshaw, H.D. 2013. The genetic control of flower-pollinator specificity. *Current Opinion in Plant Biology* 16: 422-428.
- Vamosi, J.C., Otto, S.P., Barrett, S.C.H. 2003. Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1006-18.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C., Jordano, P. 2014. Impacto de la introducción de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Ecosistemas* 23(3): 58-66.
- Valverde, J., Calatayud, J., Gómez, J.M., Perfectti, F. 2014. Variación intraespecifica en los visitantes florales de *Erysimum mediohispanicum* en Sierra Nevada. *Ecosistemas* 23(3): 83-92.
- Vallejo-Marín, M. 2014. La correlación entre la poliploidía y la reproducción asexual. *Ecosistemas* 23(3): 78-82.
- Van de Peer, Y., Maere, S., Meyer, A. 2009. The evolutionary significance of ancient genome duplications. *Nature Review Genetics* 10: 725-732.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M., Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Webb, C.J., Lloyd, D.G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *Taxon* 24:163-178.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Willson, M.F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* 113: 777-790.
- Wood, T.E., Takebayashi, N., Barker, M.S., Mayrose, I., Greenspoon, P.B., Rieseberg, L.H. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106: 13875-13879.