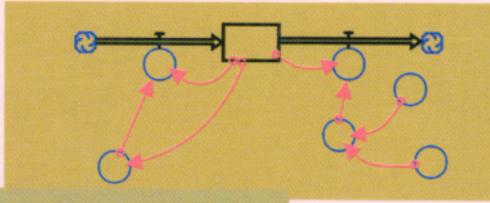
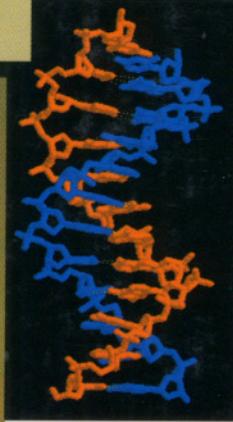


Coordinador:
Ángel Bañares Baudet



$$e_{ij} = \frac{\partial \log \lambda}{\partial \log a_{ij}} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \frac{a_{ij}}{\lambda}$$



Biología de la conservación de plantas amenazadas

Μετάνω
Β
ΠΑΡΑΡΤΗΣ ΑΝΑΚΙΟΝΑΝΤΕΣ

Coordinador
Angel Barrios Barrios

INDICE

Biología de la conservación de plantas amenazadas

Edita: Organismo Autónomo Parques Nacionales

NIPO: 311-02-044-X

ISBN: 84-8014-444-0

Depósito Legal: M-52.379-2002

Imprime: LERKO PRINT, S.A. Paseo de la Castellana, 121. 28046 Madrid

D. J. Barrios

10/03

V. LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA. IMPORTANCIA Y TIPOS DE ESTUDIOS

Julia Pérez de Paz

1. INTRODUCCIÓN

La implicación de la Biología Reproductiva en la dinámica de las poblaciones naturales y en particular en las poblaciones de las especies amenazadas es uno de los ejemplos actuales, de cómo a lo largo de la Historia Natural de todos los tiempos, los hechos familiares y frecuentes no se han mostrado evidentes, y sorprendentemente han sido ignorados por el hombre, pasando de forma desapercibida, a través de los siglos.

La miel es uno de los alimentos más antiguos y desde los tiempos bíblicos se ha relacionado y asociado con las abejas. PROCTOR & YEO (1973) nos cuentan, cómo ya curiosamente en la literatura del mundo clásico, se considera la asociación de la miel con las abejas y flores como algo verdaderamente familiar y en íntima relación, y más curioso todavía, cómo ya Teofrasto filósofo y botánico griego de la antigüedad, debió tener idea de la existencia en los vegetales de un proceso análogo al de la unión sexual de los animales, cuando habla en sus relatos de las plantas femeninas y masculinas de la palmera datilera y contempla la necesidad de polinización de la misma.

Proctor & Yeo, nos hacen caer en la cuenta de cómo a pesar de que flores e insectos han estado íntimamente ligados en nuestro conocimiento desde los tiempos más antiguos, el hombre lo ha aceptado como un hecho natural sin contemplar la transcendencia que esa relación tiene para las flores, hasta el punto que, el descubrimiento de la polinización no se reconoce como tal, hasta pasados los siglos, casi en la época de la máquina de vapor.

Los sistemas de reproducción se consideran sin duda alguna, causa determinante de la variabilidad y biodiversidad a niveles de población natural, donde los caracteres reproductivos de las especies son los que gobiernan los cruzamientos entre individuos y el éxito reproductivo, son responsables asimismo de la transmisión genética entre las generaciones, y a su vez, de la configuración genética de las poblaciones.

La importancia del conocimiento de la Biología Reproductiva de las poblaciones naturales de las plantas y sus consecuencias es tal, que la ausencia de este tipo de conocimientos en la elaboración de estrategias de conservación para especies amenazadas, puede provocar:

- Que se pasen por alto «anomalías reproductivas básicas y elementales» pero no por ello menos importantes y determinantes de la población natural, fácilmente detectables con sólo tenerlas en consideración a golpe de una simple lupa o microscopio rudimentario y sin apenas coste alguno de tiempo, personal e infraestructura.
- Que se perpetúen una serie de vacíos e interrogantes acerca de la interpretación de los resultados de las técnicas moleculares en relación a la diversidad y estructura genética, flujo génico dentro y entre las poblaciones de una determinada especie, si no se conocen aquellos aspectos reproductivos, causas subyacentes y en gran manera responsables de dicha configuración genética.

- Poniéndonos en el peor de los casos, se puedan generar estrategias de recuperación que no son ni adecuadas ni eficaces ni siquiera a corto plazo y de coste incluso bastante considerable.

La detección de algunas anomalías elementales en el ciclo reproductivo suele tener soluciones concretas e inmediatas que apenas generan coste alguno y que automáticamente pueden corregir y/o prevenir una vez en marcha, procesos erosivos de la talla poblacional y variabilidad genética a corto, medio y largo plazo.

El conocimiento de los Sistemas de Reproducción en los vegetales pone de manifiesto el hecho de que no necesariamente todas las especies requieren para su supervivencia, poblaciones grandes y una gran variabilidad genética, ni siquiera a largo plazo. De hecho, como se verá más adelante, en algunos grupos taxonómicos y en determinadas circunstancias, hay especies con poblaciones pequeñas especialmente adaptadas a ecosistemas inestables que por características de su ciclo vital y reproductivo, no las necesitan y no tienen por que tenerla, pudiéndose perpetuar generación tras generación (RICHARDS, 1997; BARRETT, 1998; etc.).

También se pone de manifiesto como la Biología Reproductiva y caracteres reproductivos de las distintas especies vegetales, tienen un alto componente filogenético, así que será de vital importancia conocer las peculiaridades reproductivas del género y familia de la especie en cuestión, considerando simultáneamente, las variaciones posibles producidas por las distintas fuerzas selectivas ambientales.

Asimismo se verá como las especies vegetales disponen de distintas estrategias reproductivas de uso alternativo según condiciones ambientales, destinadas a regular la presencia de determinados síndromes florales diferentes y fácilmente detectables, con la finalidad de controlar la variabilidad genética y talla mínima poblacional.

Las poblaciones naturales de especies amenazadas, además de las características reproductivas y genéticas propias debidas a su componente filogenético: ¿Tienen la misma dinámica en situaciones isleñas? ¿Hay información suficiente a partir de estudios comparativos de relación causa-efecto referidos a sistemas de reproducción, genética, influencia ambiental, dinámica y supervivencia en las poblaciones naturales de las especies vegetales, sea cual sea la talla poblacional, para detectar situaciones de amenaza? ¿Pueden las situaciones isleñas con poblaciones de pequeño tamaño proporcionar información igualmente válida para las situaciones continentales similares de ecosistemas aislados?

2. LA REPRODUCCIÓN EN LA EVOLUCIÓN Y CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD. NIVEL DE OBSERVACIÓN Y ACTUACIÓN: POBLACIÓN NATURAL. ECOSISTEMAS ISLEÑOS

2.1. SISTEMAS DE REPRODUCCIÓN Y BIODIVERSIDAD. IMPORTANCIA Y POBLACIÓN NATURAL

Después de DARWIN (1859) y WALLACE (1880) cualquier estudio de Biodiversidad no debe obviar el carácter dinámico de la misma y debe contemplarse, a cualquier nivel, como un hecho histórico que transcurre en las dimensiones de «forma» o diversidad de fenoti-

pos y genotipos, «espacio» biogeografía y «tiempo» cambio y evolución (CROIZAT, 1958; MORRONE et al., 1992).

Actualmente, la biodiversidad taxonómica, y con ello las distintas formas de micro-evolución y especiación, se contemplan como procesos biológicos condicionados por variables ambientales, mecanismos reproductivos y por la genética de cada una de sus poblaciones naturales, siendo este nivel infraespecífico la materia prima de la evolución biológica y la que realmente da oportunidad a los táxones para desenvolverse bajo diferentes condiciones ambientales. Constituye, por tanto, la unidad funcional reproductiva y ecológica, recurso de supervivencia y de potencial evolutivo.

La población natural se identifica como unidad básica de la especie, donde se configuran los ciclos reproductivos, y donde se producen los cambios genéticos y por tanto adaptativos (FALK & HOLSINGER, 1991; FRANKEL et al., 1995; SCHEMSKE et al., 1994; HAMRICK & GODT, 1997; LYNCH, 1996; LYNCH & HILL, 1986).

Cualquier modificación en el número de individuos (genotipos: diversidad genética y/o fenotipos: morfológica) puede destruir adaptaciones locales, alterando su ciclo reproductivo y rompiendo complejos o asociaciones genéticas coadaptadas.

Los sistemas de reproducción pues, son los que determinan la biodiversidad o variabilidad de los fenotipos y genotipos, a su vez regulados e influenciados por mecanismos genéticos que genera la propia biodiversidad a nivel de las poblaciones naturales y donde además intervienen otros factores de carácter ambiental (bióticos y abióticos) y estocásticos (PROCTOR et al., 1996; RICHARDS, 1986, 1997; HAMRICK & GODT, 1996, 1997; BRIGGS & WALTERS, 1997; BARRET, 1998; GRANT, 1998; etc.).

2.1.1. *Características de los Ciclos Reproductivos*

Desde esta perspectiva poblacional, los ciclos reproductivos con las distintas formas de reproducción vegetal, sexual y/o asexual, tendrán una serie de características propias intrínsecas e inherentes a los grupos taxonómicos vegetales, referidas normalmente a los caracteres reproductivos, generalmente de gran valor taxonómico y sistemático en los sistemas de clasificación vegetal. Estos caracteres, fundamentalmente encabezados por las distintas formas y estructuras de flor, configuran a su vez los distintos sistemas sexuales y síndromes de polinización y diferentes mecanismos de autoincompatibilidad por heteromorfía, todos ellos, a su vez, condicionando y controlando el proceso de polinización, los sistemas de cruzamiento, auto-allo-xenogamia y la eficacia reproductiva o producción de frutos y semillas viables de la población natural, estos últimos también considerados tradicionalmente como caracteres con gran valor taxonómico y sistemático.

— Otras características del ciclo reproductivo son ajenas y extrínsecas a las propias especies vegetales, como son la existencia de agentes polinizadores o de dispersión bióticos y/o abióticos estrechamente relacionados a las variables ambientales, pero que forman parte y son coprotagonistas del proceso de polinización (cruzamientos) así como de la dispersión de frutos y semillas. Al mismo tiempo, son corresponsables de las migraciones del flujo génico poblacional y eficacia reproductiva de la población.

2.1.2. *Biodiversidad de las poblaciones naturales: fenotipos y genotipos. Interrelaciones del componente morfológico y genético. Mantenimiento y dinámica evolutiva. Tendencias actuales*

Estos y algunos otros aspectos importantes de los organismos que afectan especialmente a la reproducción vegetal, radican en que tanto los caracteres reproductivos como los vegetativos que forman parte del fenotipo de los individuos, pueden y suelen estar genéticamente fijados y pasar de generación en generación conformando estirpes y grupos filogenéticos.

A su vez genotipos y fenotipos pueden estar de tal forma influenciados por las variables ambientales, que, un mismo fenotipo puede representar genotipos distintos y por el contrario, un mismo genotipo se puede manifestar con fenotipos diferentes.

Así, ejemplos de convergencia fenotípica se pueden observar en especies no estrechamente relacionadas, como consecuencia de adaptaciones a las mismas presiones ambientales o similares de un mismo tipo de ecosistema, en las que subyace una base genética diferente.

Por el contrario, ejemplos de marcada y distinta manifestación fenotípica con amplia plasticidad se puede observar dentro de una misma especie de amplia valencia ecológica, y/o, en especies estrechamente relacionadas de hábitats diferentes, en las que subyace un mismo genotipo. Esto puede ser consecuencia de efectos pleiotrópicos donde un solo gen controla varios caracteres morfológicos, y/o de la existencia de caracteres cuantitativos poligénicos controlados por la interacción de varios genes que funcionalmente actúan como un solo complejo coadaptado, típico en algunos casos de dimorfismo floral por autoincompatibilidad heteromórfica dialélica o dimorfismo sexual y/o casos de diversificación por radiación adaptativa (RIDLEY, 1996; RICHARDS, 1997; BARRETT, 1998; GRANT, 1998; etc.).

Actualmente pues se tiene la convicción que el conocimiento de las unidades fenotipo-genotipo, protagonistas de la biodiversidad en las poblaciones naturales, no se alcanza de forma global y completa a través del estudio exclusivo de los caracteres morfológicos fenotípicos, y a su vez, tampoco se llega a tener un conocimiento completo del genotipo de los individuos a través de las distintas técnicas y marcadores genético-moleculares, y no solamente por razones de limitación de cada uno de los marcadores actualmente conocidos (alozimas y/o ADN).

Cada vez más se amplía el número de caracteres morfológicos que presumiblemente están controlados por poligenes o por la acción conjunta de múltiples genes y esto es imposible de detectar con cualquiera de las técnicas moleculares actuales (LYNCH & HILL, 1986; FENSTER & RITLAND, 1994; RIDLEY, 1996; LYNCH, 1996; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1995; RITLAND & RITLAND, 1996; CRESSWELL, 1998).

La genética cuantitativa se basa en el estudio de aquellos caracteres morfológicos cuantitativos que se transmiten a la progenie y que están presentes en individuos emparentados de forma allegada, de tal manera, que cada carácter cuantitativo representa y está controlado por un poligén o múltiples genes que actúan coordinadamente.

Esta disciplina proporciona además, una serie de técnicas para el conocimiento de dichos caracteres morfológico cuantitativos y su evolución en las poblaciones naturales, que además, y al mismo tiempo, están representando a uno de los componentes genéticos de la misma con

expresión fenotípica. Constituye una de las ramas de la genética dedicada a los aspectos evolutivos de los «caracteres morfológicos adaptativos» y actualmente se considera de importancia relevante en la biología de poblaciones y por tanto con aplicaciones a la conservación (LYNCH, 1996).

También se asume que la variabilidad o varianza fenotípica de un determinado carácter está constituida por un componente genético y otro ambiental. Pero como no todos los componentes genéticos del fenotipo son heredables, sólo se consideran aquellos que se transmiten a la descendencia, que se manifiestan, son fácilmente detectables y se conocen como factores o caracteres aditivos. Se pueden evaluar por correlación morfológica entre individuos cercanos o parentales, y/o por la progenie obtenida en cruzamientos artificiales experimentales. Las características no heredables o que no se transmiten, lógicamente no se pueden evaluar y se suponen ligadas a fenómenos de dominancia y acción epistática entre los genes.

Para un determinado carácter, su evolución o respuesta a la selección se conoce con el nombre de heredabilidad y se representa por una expresión matemática que refleja la aportación genética de cada parental a la progenie, donde además están involucradas cuestiones evolutivas relativas a la selección direccional, disruptiva y/o estabilizante.

La selección estabilizante actuaría en ese carácter para reducir el nivel de variabilidad genética de una población, favoreciendo la proliferación de fenotipos intermedios y la selección direccional para favorecer las mutaciones neutrales favorables a un determinado ambiente con la aparición de un fenotipo determinado. La selección disruptiva actuaría para favorecer al mismo tiempo fenotipos extremos, como por ejemplo los casos de dimorfismo sexual o dimorfismo floral (heterostilico o no) de autoincompatibilidad esporofítica dialélica.

Se considera pues que el nivel de variabilidad genética de una población, es producto del tipo de apareamiento entre los individuos según los distintos sistemas de cruzamiento (auto-alo y/o xenogamia) donde además pueden haber intervenido mutaciones de carácter estocástico y más o menos perjudicial. Por tanto el balance final de mutaciones en la población estaría entre el nivel de las mismas y su eliminación por presiones de selección ambiental. El vigor de los individuos dependerá por tanto del nivel de mutaciones o alelos perjudiciales y su poder de eliminación en la población, además de los problemas derivados de la consanguinidad.

Uno de los ejemplos más famosos de caracteres cuantitativos controlados por poligenes, son los picos de los pinzones de Darwin en las islas Galápagos, ejemplo por excelencia del proceso evolutivo de «radiación adaptativa» en islas oceánicas (RIDLEY, 1996; BARRETT, 1998). Otro ejemplo, lo constituye el caso del control genético y morfológico de los «sistemas de autoincompatibilidad heteromórficos dialélicos», como la heterostilia presente en muchas familias y los dimorfismos florales relativos a las dos clases de papilas estigmáticas y tipos polínicos de algunas Plumbagináceas como *Armeria* y *Limonium*, así como también los sexuales (RICHARDS, 1986, 1997; MEAGHER, 1994; BRIGGS & WALTERS, 1997; ASHMAN, 1999; etc.) ambos dimorfismos a su vez también responsables de los cruces fértiles y eficacia reproductiva en las poblaciones naturales, como se verá más adelante.

De ahí, la terrible importancia que está retomando en la actualidad el conocimiento morfológico de ciertos aspectos del ciclo vital de las especies, relacionados a los aspectos reproductivos de los síndromes florales y de fructificación y sus correlaciones con otras caracterís-

ticas morfológicas y ecológicas de inmediatas consecuencias en la eficacia reproductiva poblacional, responsable asimismo de la configuración genética y estructura de la misma.

De vital importancia se consideran asimismo las correlaciones con los datos moleculares y conocimiento genético, esqueleto y soporte fenotípico de la biodiversidad, que al mismo tiempo le confiere mayor o menor flexibilidad y potencial evolutivo.

El seguimiento conjunto de la evaluación morfológica y genético-molecular de los fenotipos y genotipos en una determinada población, no solamente contribuye al conocimiento de la variabilidad, estructura, dinámica poblacional y establecimiento de bases evolutivas subyacentes a la diversificación y filogenia, sino que proporciona un tipo de información clave y de aplicación directa en la conservación de especies amenazadas, especialmente relacionada con el riesgo de extinción a corto, medio y largo plazo o respuesta evolutiva de las poblaciones naturales de dichas especies (LYNCH, 1996; HAMRICK & GODT, 1996, 1997; BARRETT et al., 1997; BARRETT, 1998; GIVNISH, 1997, 1998; THORPE & MALHOTRA, 1998; WAITT & LEVIN, 1998; etc.).

3. SISTEMAS DE REPRODUCCIÓN EN ANGIOSPERMAS. HISTORIA Y PERSPECTIVAS. INCIDENCIAS EN LA GENÉTICA, MANTENIMIENTO Y DINÁMICA POBLACIONAL. ECOSISTEMAS ISLEÑOS

— En la actualidad, los estudios de Biología Reproductiva están tomando auténtica relevancia, a todos los niveles de observación: 1) en el estudio de la relación e incidencia de los sistemas de cruzamiento y su evolución en el ciclo vital de los táxones y, 2) su íntima asociación con los recursos florales del gineceo y androceo y con la longevidad y formas de crecimiento fenotípico o hábito. Todo ello en un contexto histórico, sistemático y ambiental, con aplicaciones en la conservación. Y donde además se establecen nuevas repercusiones filogenéticas, con especial incidencia en los archipiélagos oceánicos (LYNCH, 1996; RIDLEY, 1996; BARRETT et al., 1997; BARRETT, 1998; GIVNISH, 1997, 1998).

Esta perspectiva obliga a profundizar aún más en estudios de microevolución de la biodiversidad en los niveles subyacentes de población natural, con una nueva visión unificadora morfológico molecular de fenotipos y genotipos mediante análisis conjuntos morfológico-cuantitativos y moleculares, como también su correlación con la evolución de la reproducción y hábito de las especies y filogenias moleculares con alta resolución a niveles específicos (BARRETT et al., 1997). Esto implica seguimientos acerca de la evolución de los síndromes reproductivos: sistemas sexuales, incidencias de apomixia, de autoincompatibilidad con heteromorfismos, polinización-flujo génico y sus consecuencias directas en los sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva; así como, la incidencia y fuertes repercusiones en la diversidad genética, estructura y dinámica de las poblaciones naturales, obviamente con sus respectivas aplicaciones a la conservación de las especies amenazadas en su hábitat natural (RICHARDS, 1986, 1997; LANDE & BARROWCLUGH, 1987; HAMRICK & GODT, 1996, 1997; FALK & HOLSINGER, 1991; FAITH, 1992, 1994; SCHEMSKE et al., 1994; FRANCISCO ORTEGA et al., 1994, 2000; FRANKEL et al., 1995; WITTING & LOESCHKE, 1995; AVISE & HAMRICK, 1996; LEVIN et al., 1996; LYNCH, 1996; MAU-

CHAMP, 1997; BRIGGS & WALTERS, 1997; FRANKHAM, 1997; BARRETT et al., 1997; BRIGGS & WALTERS, 1997; CRONK, 1997; STUESSY et al. 1998a,b; BARRETT, 1998; GRANT, 1998; CRISCI, 1998; SUTHERLAND, 1998; SOLTIS & GITZENDANNER, 1999.

Asimismo es necesario relacionar la longevidad de las especies, recursos florales (número y talla del polen en relación al número de óvulos) y su contribución genética según el número de generaciones que permite su ciclo vital, con el fin de dar respuestas en aspectos de microevolución y selección natural a partir de su correlación con aquellas filogenias moleculares de alta resolución a niveles específicos de especial interés, cuando se trate de inferir relaciones filogenéticas entre táxones continentales e isleños en los niveles de población natural y evolución de los sistemas de cruzamientos (BARRETT et al. 1997; BARRETT, 1998).

3.1. INCIDENCIAS EN LA GENÉTICA Y GRUPOS VEGETALES. CONSIDERACIONES GENERALES

— Para evaluar los Sistemas de Reproducción, cruzamiento o de polinización de una determinada especie vegetal, es fundamental conocer la historia y peculiaridades evolutivas de los caracteres reproductivos del género y familia en cuestión, reconociendo el verdadero significado biológico de algunas de las diferencias estructurales reproductivas considerando al mismo tiempo: a) el significado funcional, b) la aparición en otros grupos taxonómicos lejanos y c) las bases y consecuencias genéticas y d) posibles adaptaciones específicas a fuerzas selectivas ambientales.

Esto tiene como fundamento el principio universalmente aceptado conocido como determinismo filogenético que se refiere a cómo la historia evolutiva de un taxon está condicionando la respuesta a la selección natural de algunos de sus caracteres específicos, tanto en animales como en vegetales (WEBB, 1984; GRANT, 1998).

3.1.1. Poblaciones Naturales pequeñas. Reproducción, genética, evolución. Islas

En general, las poblaciones pequeñas continentales o isleñas, se diferencian de las grandes por dos características fundamentales (RICHARDS, 1997):

- Frecuentes fluctuaciones en la talla de una generación a otra, con cruces entre individuos allegados, cambios en las frecuencias génicas y variabilidad genético-morfológica disminuida, que puede tener como consecuencia escasos individuos heterocigotos, disminución de loci polimórficos e incluso desaparición de algunos morfos o sexos indispensables para la existencia de cruces fértiles. Al parecer, una población de 100 individuos puede estar disminuyendo su variabilidad genética en un 5%.
- Cuando hay pérdida de individuos y cambios generacionales considerables en las frecuencias alélicas (deriva) hay una tendencia a la fijación de ciertos alelos e incluso tendencia a sufrir las presiones selectivas de la deriva genética.

La talla pequeña de una población pues, en principio y con la debida precaución, no tiene por que ser motivo de alarma inmediata, siempre y cuando, la eficacia de los sistemas de

reproducción estén manteniendo el equilibrio y garantizando la supervivencia de dicha población. Muchas especies de ecosistemas específicos, no necesariamente isleñas están formadas por poblaciones pequeñas con ecotipos bien adaptados y situaciones fluctuantes en las cuales la talla pequeña de sus poblaciones naturales forma parte de su configuración o normalidad.

Estas poblaciones pequeñas con ecotipos bien adaptados y situaciones fluctuantes, pueden incluso manifestar menos «inbreeding depression» o pérdida de vigor por la supuestamente esperada consanguinidad, debido a que en los períodos de mortalidad de individuos se produce una eliminación de alelos perjudiciales por homocigosis, lo cual les reporta una ventaja, siempre y cuando en la pequeña población sigan dominando los ecotipos bien adaptados (LANDE et al., 1994; AVISE & HAMRICK, 1996; CARR & DUDASH, 1996; HUSBAND & SCHEMSKE, 1996; RIESSERBERG & SWENSEN, 1996; RAVEN, 1998; WILLIS, 1999a, b; FU et al., 1998; BARRETT, 1998).

Puede también que la poca variabilidad poblacional, en monocotiledóneas por ejemplo, sea circunstancial y en ese momento se deba a un exceso de reproducción vegetativa que esté propiciando el mantenimiento de una variabilidad sin cambios con heterocigosis fijada.

De ningún modo quiere ésto decir que las pequeñas poblaciones no sean más vulnerables que las grandes ante cualquier evento estocástico o impacto ambiental y no tengan que estar sometidas a especial vigilancia sobretudo en situaciones isleñas.

A diferencia de las especies continentales, los endemismos insulares están representados por muy pocas poblaciones y a menudo por una única población, en este último caso su desaparición significaría su extinción y la consiguiente pérdida irreversible de biodiversidad a nivel mundial. Muchas de estas especies insulares están situadas por debajo del umbral crítico del número de individuos que integran una población natural, menos de 100, y que se estima garantiza la supervivencia a largo plazo de una especie (FALK & HOLSINGER, 1991; LYNCH, 1996; RICHARDS, 1997).

El estado de alta vulnerabilidad de buena parte de los endemismos isleños, generalmente con poblaciones de talla muy reducida (FRANKHAM, 1997; BARRETT, 1998; GRANT, 1998; etc.) no sólo se debe al impacto antrópico, sino también a la dinámica especial de estas pequeñas poblaciones, donde el impacto de los sistemas de reproducción tiene una especial incidencia en el mantenimiento de las mismas.

3.1.2. Sistemas de reproducción y aspectos post-colonizadores en islas. Consecuencias genéticas e incidencias en la dinámica poblacional

A través de los estudios de Biología Reproductiva se verá, como el éxito de la colonización y establecimiento de un determinado taxon en las islas, tiene un fuerte componente filogenético que dependerá en gran medida de su historia evolutiva en el continente y consecuentemente de la historia evolutiva de sus sistemas de reproducción tanto desde el punto de vista asexual con presencia o no de propagación vegetativa y/o agamospermia, como desde el punto de vista sexual relativo a los sistemas de cruzamiento, muchas veces con asociaciones a determinadas características del ciclo vital y presiones ambientales (EHRENDORFER, 1979; WEBB, 1984; BARRETT, 1998; GRANT, 1998).

En la reproducción sexual, la historia de los sistemas de cruzamiento (auto-alo-xenogamia) dependerá de los distintos grupos taxonómicos y de la configuración e incidencia dentro de los mismos de los sistemas sexuales (presencia de hermafroditismo, mono-dioecia, diclinia) y sistemas de autoincompatibilidad (homo y heteromorfismos) potencial que le permitirá fundar poblaciones, en principio como se ha considerado tradicionalmente (BAKER, 1955) desde la autogamia y posteriormente «escapar de ella» buscando la xenogamia obligada, desarrollando para ello, diversos tipos de mecanismos para la separación de sexos, según los grupos taxonómicos.

Estos mecanismos que favorecen la xenogamia en sentido estricto: 1) por dicogamia y/o hercogamia en especies hermafroditas, 2) vía sistemas sexuales en la dioecia, monoecia, diclinia con ginodioecia y/o, 3) con mucha menos probabilidad, recuperar sistemas de autoincompatibilidad, le permitirán obtener la variabilidad suficiente y potencial evolutivo para poder diversificar en las islas (EHRENDORFER, 1979; BARRETT, 1998; GRANT, 1998).

Actualmente se considera cada vez más probable la colonización a larga distancia a partir de varios individuos de especies xenógamas obligadas, dioicas o autoincompatibles que por presiones ambientales, como pudiera ser el cambio en cantidad o calidad de polinizadores, pueden cambiar su estructura y síndromes florales de manera que se puede favorecer la anemogamia (sistema de polinización) o incluso la autogamia (EHRENDORFER, 1979; CARR, et al. 1986; BARRETT, 1998).

Así, durante el periodo de establecimiento, los táxones colonizadores sufrirán algunos cambios en la estructura floral e inflorescencias, ratio y distribución de sexos, sistemas de cruzamientos, dispersión de semillas, formas de crecimiento, etc., por deriva genética y/o distintas presiones de selección como respuestas a fuerzas selectivas especialmente isleñas tales como polinización según polinizadores y otros eventos estocásticos (EHRENDORFER, 1979; BARRETT et al., 1997; BARRETT, 1998; GRANT, 1998; GIVNISH, 1998; ERIKSSON, 2000).

4. SISTEMAS DE REPRODUCCIÓN EN ANGIOSPERMAS. CLASIFICACIÓN Y TIPOS DE ESTUDIOS

4.1. REPRODUCCIÓN ASEJUAL O APOMIXIA. VENTAJAS Y DESVENTAJAS. CLASIFICACIÓN

La apomixia o reproducción asexual está referida a la multiplicación de individuos de una población sin el proceso de la reproducción sexual, e implica la ausencia de fecundación o fusión del gameto femenino con el gameto masculino para formar semillas. Como consecuencia, se producen nuevos individuos clónicos, exactos a sus parentales.

Aunque hay autores que restringen el término de apomixia exclusivamente a la agamosperma o producción de semillas sin fecundación, la mayoría incluye también la reproducción vegetativa (RICHARDS, 1986, 1997; PROCTOR & YEO, 1973; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; etc.).

Ventajas: se producen nuevos individuos sin que haya pérdidas de diversidad en la población natural.

Desventajas: no se producen novedades en la biodiversidad, se restringen las posibilidades de cambio evolutivo y por tanto los procesos de diversificación y especiación. En la propagación vegetativa, pueden haber problemas de senescencia.

Clasificación: la apomixia se diferencia en dos grandes procesos reproductivos, la propagación vegetativa y la agamosperimia.

4.1.1. Propagación vegetativa

Se refiere a la reproducción de las plantas por rizomas, acodos o estolones y/o bulbos (viviparismo) de la mayoría de las monocotiledóneas, que como resultado producen nuevos individuos exactos a sus parentales. Puede coexistir, y de hecho es bastante frecuente, con la reproducción sexual, aunque al parecer cuando en determinadas circunstancias predomina la propagación vegetativa, algunas especies suelen mostrar anomalías polínicas como pudiera ser el caso de *Lotus berthelotii* (Leguminosae) endemismo canario en peligro (BELTRÁN et al., 1999) aún cuando ocasionalmente sea capaz de producir semillas (CARQUÉ et al., 1996); asimismo, la población de la isla de Lanzarote de *Androcymbium psammophyllum* (Colchicaceae) también endemismo canario en peligro presenta en principio granos de polen anormales, hecho que pudiera estar relacionado con una mayor incidencia de propagación vegetativa por bulbos en esta población en relación a la de Fuerteventura y a las de *A. hierrense*, todas ellas con predominancia de propagación vegetativa generalizada, y reforzado a su vez por la escasa variabilidad genética y heterocigosidad fijada que presenta, sin descartar la posible existencia de duplicaciones (PEDROLA & CAUJAPÉ, 1994, 1996).

4.1.2. Agamosperimia. Distribución, ventajas y desventajas. Clasificación

La agamosperimia se refiere a la reproducción de los individuos de una población por producción de semillas sin que tenga lugar fecundación o fusión previa de las células gametos.

Se puede producir a partir de la nucela del óvulo o ya en el saco embrionario o gametofito femenino desde la oosfera sin que tenga lugar división meiótica alguna y por tanto, su dotación cromosómica es diploide ($2n$) exacta a la del parental femenino. En ambos casos se formará uno o varios embriones que se convertirán en semillas.

Su presencia no se conoce en las Gymnospermas pero está bastante extendida entre las Angiospermas, donde se ha observado como normal en algunos géneros de zonas templadas del hemisferio norte de la familia Rosaceae (*Rubus* y *Sorbus*) y Asteraceae (*Hieraceum*, *Taraxacum* y *Crepis*).

La agamosperimia parece estar asociada además, a táxones con sistemas de autoincompatibilidad como *Ranunculus* y *Anemone* (Ranunculaceae), *Solanum* (Solanaceae) *Triticum* (Poaceae) y también, frecuentemente a táxones híbridos y poliploides (triploides y tetraploides), la mayoría con nivel de ploidía impar ($3x$) como se ha observado principalmente en especies monomórficas y algunas dimórficas mediterráneas del género *Limonium* (Plumbaginaceae) donde al parecer muchos de los táxones descritos pueden ser debidos a microespecies agamospérmicas de origen híbrido (BAKER, 1953a, 1966; COWAN et al., 1998).

Como primera ventaja la agamospermia facilita la reproducción a gran escala de genotipos maternos bien adaptados con poca carga genética. También tiene como ventaja la replicación de semillas con una gran capacidad de dispersión propia de las especies con reproducción sexual que producen semillas por fecundación, pero no los inconvenientes asociados a los procesos de polinización y fertilización o fecundación, como puede ser la pérdida de parte de la diversidad existente.

Todas las semillas producidas por agamospermia son individuos clónicos al parental femenino, con fácil dispersión, de manera que con frecuencia, cada clon o grupos de clones procedentes de madres diferentes pueden exhibir diferencias morfológicas notables entre sí, ocasionando frecuentes problemas taxonómicos similares a los de las microespecies sexuales estrechamente relacionadas (PROCTOR et al., 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; COWAN et al., 1998) pero que en estos casos en realidad no lo son.

4.1.2.1. Tipos de agamospermia, mecanismos y origen

La agamospermia puede ser obligada y se conoce como diplosporia, cuando es total o completa, aunque se considera rara y poco común. Su origen es gametofítico y se origina a partir del saco embrionario que no suele sufrir la reducción cromosómica de la meiosis. Suele ocurrir en plantas perennes hermafroditas, poliploides y/o táxones híbridos.

La llamada diplosporia meiótica es típica de los géneros *Taraxacum*, *Rubus*, *Limonium*, etc. y la diplosporia mitótica que ocurre cuando el endospermo se desarrolla de forma autónoma, es típica de los géneros *Erigeron*, *Arnica*, *Sanguisorba*, *Datura*, *Zea*, etc.

La agamospermia también puede ocurrir de forma facultativa, parcial o mixta, cuando se encuentra asociada a la reproducción sexual, y así está mucho más generalizada en las plantas, pudiendo coexistir a su vez con la propagación vegetativa. Puede ser gametofítica y esporofítica.

La agamospermia esporofítica o embrionía adventicia ocurre cuando una célula de la nucela del óvulo forma directamente un embrión. Puede coincidir con la reproducción sexual en la misma planta lo que suele ser común en algunas especies leñosas con frutos carnosos como algunos *Citrus* (Rutaceae), o presentarse en individuos separados como en los géneros *Solanum* (Solanaceae), *Ranunculus* (Ranunculaceae) e *Hypericum* (Hypericaceae).

Se ha observado también en el género *Opuntia* (Cactaceae) y en árboles de algunas familias tropicales en las selvas de Asia (Dipterocarpaceae) y Brasil (Bombacaceae). En la familia Myrsinaceae ocurre en algunas especies del género *Ardisia* (PASCARELLA, 1997) relacionado o sinónimo de *Heberdenia*, presente en la Macaronesia. En la misma familia, el endemismo canario *Pleiomeris canariensis* podría ser candidato a este tipo de reproducción, como quizás otros representantes endémicos de familias tropicales como *Sideroxylon marmulano* (Sapotaceae) o *Visnea mocanera* (Theaceae).

La agamospermia gametofítica, aposporia o pseudogamia requiere la fertilización del endospermo, retiene la función masculina del polen y suele coexistir con la reproducción sexual. Su observación se puede ver enmascarada porque requiere al gametofito masculino o polen para formar las semillas, y aunque no se fecunde la oosfera y el embrión no se desarrolle por

fusión de los gametos, lo pueden hacer las dos células del endospermo con uno de los núcleos espermáticos del polen para desarrollar el tejido nutritivo del embrión.

Otras veces sencillamente como inducción, necesita una primera fase de reproducción sexual para empezar a formar semillas y fructificar espontáneamente sin fecundación. Puede ocurrir en los géneros *Rubus*, *Poa*, *Ranunculus* y *Crepis* (ANTONIUS & NYBOM, 1995).

La detección de la agamospermia no es difícil cuando es completa, pero si lo es y mucho cuando es facultativa y ocurre de modo parcial o mixto, así que puede estar mucho más extendida de lo que en principio se piensa.

Estudios experimentales han comprobado la influencia de los factores ambientales en su coexistencia con la reproducción sexual regulando el balance entre ellas, lo que confiere a las pequeñas poblaciones formadas por ecotipos bien adaptados, una flexibilidad especial y reproducción exitosa, característica particularmente interesante en poblaciones fundadoras y ecosistemas isleños (EHRENDORFER, 1979).

Toda vez que la agamospermia se ha observado de forma común en especies perennes de hábitat extremos, inestables o específicos y en algunas especies arbóreas de ecosistemas tropicales, estos táxones suelen ser ventajosos para los procesos de colonización donde un solo individuo podría de inmediato fundar una población. En islas oceánicas pudiera ser uno de los mecanismos alternativos en las poblaciones fundadoras que debiera ser actualmente sometido a estudios de observación y detección en Canarias.

Se aconsejarían en principio, estudios con técnicas moleculares de ADN «fingerprinting» (RAPDs, AFLP, etc.), pero siempre acompañados de observaciones experimentales con emasculación de anteras, observaciones citológicas y de embriología (BRIGGS & WALTERS, 1997; RICHARDS, 1997; COWAN et al., 1998).

4.2. REPRODUCCIÓN SEXUAL, LA FLOR, GAMETOS, FECUNDACIÓN, VENTAJAS Y DESVENTAJAS

La reproducción sexual implica necesariamente, además de la existencia de órganos sexuales como la flor que producen células o gametos masculinos y femeninos, la fecundación o fusión de dichas células de dotación cromosómica haploide (n), la masculina, contenida en el interior del polen, y la femenina en el interior del saco embrionario de los óvulos, para formar una célula huevo o cigoto, de dotación cromosómica diploide ($2n$) y producir así nuevos individuos por semillas fecundadas.

En las Angiospermas se produce como característica propia, la doble fecundación mediante la doble fusión típica, de uno de los núcleos espermáticos (gameto masculino) con la oosfera (gameto femenino) para producir el embrión y semilla y el otro núcleo espermático con los dos núcleos del endospermo, para conformar el tejido nutritivo. El número de semillas estará en función del número de óvulos.

Ventajas. La reproducción sexual genera una gran variabilidad, tanto con la posibilidad de formar infinidad de gametos diferentes, como en la fecundación.

La principal ventaja adquirida en la reproducción sexual es la gran variabilidad que se genera, tanto en la formación de los gametos a través de los mecanismos meióticos, como en la posterior fusión o fecundación de los mismos, produciendo gran número de cigotos con distintas posibilidades de combinación de genotipos diferentes (RICHARDS, 1997).

En la recombinación tiene lugar un intercambio de alelos mediante la producción de quiasmas entre los dos cromosomas homólogos, materno y paterno, previamente apareados.

Posteriormente en la segregación, tiene lugar la separación al azar de las cromátidas ya recombinadas, para formar gametos independientes (n) y diferentes.

En la fecundación, con la fusión de los gametos, se pueden producir infinidad de cigotos e individuos diferentes.

Asumiendo la posibilidad de que hay sólo un locus heterocigoto por cromosoma homólogo (ignorando la variabilidad originada por la recombinación), el número potencial de gametos diferentes generados por un único parental diploide sería igual a 2^n y el número de cigotos diferentes igual a $(2^n)^2$, siendo n , el número haploide de cromosomas. Según esto y su número de cromosomas, se pueden citar diversos ejemplos en la Flora Canaria en los que se generarían el siguiente número de gametos y cigotos diferentes:

Bencomia: $2n = 28$; Segregación = 16.384 gametos; Fusión = 268.435.456 cigotos

Parolinia: $2n = 22$; Segregación = 2.048 gametos; Fusión = 4.194.304 cigotos

Echium: $2n = 16$; Segregación = 256 gametos; Fusión = 65.536 cigotos

Limonium: $2n = 14$; Segregación = 128 gametos; Fusión = 16.384 cigotos

En los distintos grupos taxonómicos, el incremento en el número de cromosomas, puede aumentar las posibilidades de variabilidad y con ello, obtener una mayor flexibilidad y capacidad evolutiva ante cambios ambientales. El aumento de diversidad en las poblaciones naturales puede aumentar el potencial evolutivo de las especies y por tanto favorecer los procesos de diversificación y especiación.

La segunda ventaja estaría en la difusión rápida de gametos y mutaciones por las migraciones del flujo génico, bien por transmisión paterna a través de la polinización o por transmisión materna en la dispersión de semillas.

✦ *Desventajas*. La reproducción sexual está sometida a frecuentes fallos en la producción de gametos, en el proceso de fecundación y desarrollo embrionario de las semillas donde se producen frecuentes pérdidas de diversidad en las poblaciones naturales.

A veces la reproducción sexual puede considerarse incluso peligrosa ya que generalmente está influenciada por factores ambientales. En hábitats con poblaciones bien adaptadas, las plantas que sobreviven a la reproducción sexual por cruces entre individuos y flores diferentes (xenogamia y alogamia) ofrecen nueva variabilidad en cada generación, pudiendo producir una progenie de individuos con gran vigor, pero menos adaptados a ese determinado ambiente y, por tanto, con una gran carga genética (genetic load).

5. LA FLOR Y LOS SISTEMAS SEXUALES DE LAS ANGIOSPERMAS. LA FLOR HERMAFRODITA, DISTRIBUCIÓN Y SEPARACIÓN DE SEXOS. DICOGAMIA Y HERCOGAMIA. FLORES UNISEXUALES. MONOECIA Y DIOECIA. DICLINIA Y POBLACIONES NATURALES (fig. 1)

En algún momento del Cretácico Medio las Angiospermas iniciaron una progresiva difusión y diversificación conquistando una gran variabilidad de hábitats y nichos ecológicos, alcanzando los mayores rangos de hábito y originando nuevos tipos de flores capaces de ejercer el control de la polinización, sistemas de cruzamientos, protección de las semillas y dispersión de las mismas.

En las plantas con flores, las distintas tipos de reproducción sexual son las responsables de su gran variedad estructural, favoreciendo las distintas líneas evolutivas con aislamiento reproductivo. Como consecuencia por un lado, se ha desarrollado el periantio (tépalos o sépalos y pétalos) a partir de los órganos foliares más externos de la flor, de impacto trascendental en el reclamo y atracción de polinizadores también con una función protectora impidiendo la desecación del eje floral; y por otro lado, el desarrollo del gineceo, ambos considerados como los avances más significativos en la evolución de los vegetales superiores terrestres.

5.1. LA FLOR HERMAFRODITA. ANDROCEO Y GINECEO

La mayoría de las plantas superiores, alrededor del 80% de las Angiospermas, producen flores hermafroditas que contienen tanto órganos masculinos como femeninos.

El androceo u órgano masculino está formado por el conjunto de estambres, de número variable, en los que se distingue el filamento estaminal y las anteras, lugar donde se forman los granos de polen, de gran valor filogenético y variables en número, talla, forma, aperturas, color, ornamentación y estructura, según grupos taxonómicos (fig. 2).

El grano de polen es el gametofito masculino que porta en su interior las células o núcleos vegetativo y generativo, este último se puede dividir en dos núcleos espermáticos, y formar los verdaderos gametos haploides (n). Se produce por división meiótica de las células madres del polen a partir de las células del tapete en el interior de las anteras, que formando parte de los estambres, constituyen el androceo de la flor u órgano masculino.

La cantidad o número de granos de polen producidos por flor, varía según los grupos taxonómicos; constituye uno de los principales recursos del androceo en las plantas con flores o Angiospermas, de importancia crucial y que influye directamente en los síndromes de polinización: auto-polinización y polinización cruzada, y consecuentemente en los sistemas de cruzamiento de autogamia o alogamia *s.l.* (CRUDEN, 1977, 2000; DAFNI, 1992; BARRETT, et al., 1997).

El gineceo u órgano femenino está formado por los pistilos en los que se distinguen el estigma, estilo y el ovario que puede contener uno o más óvulos, variables también en número y posición según grupos taxonómicos.

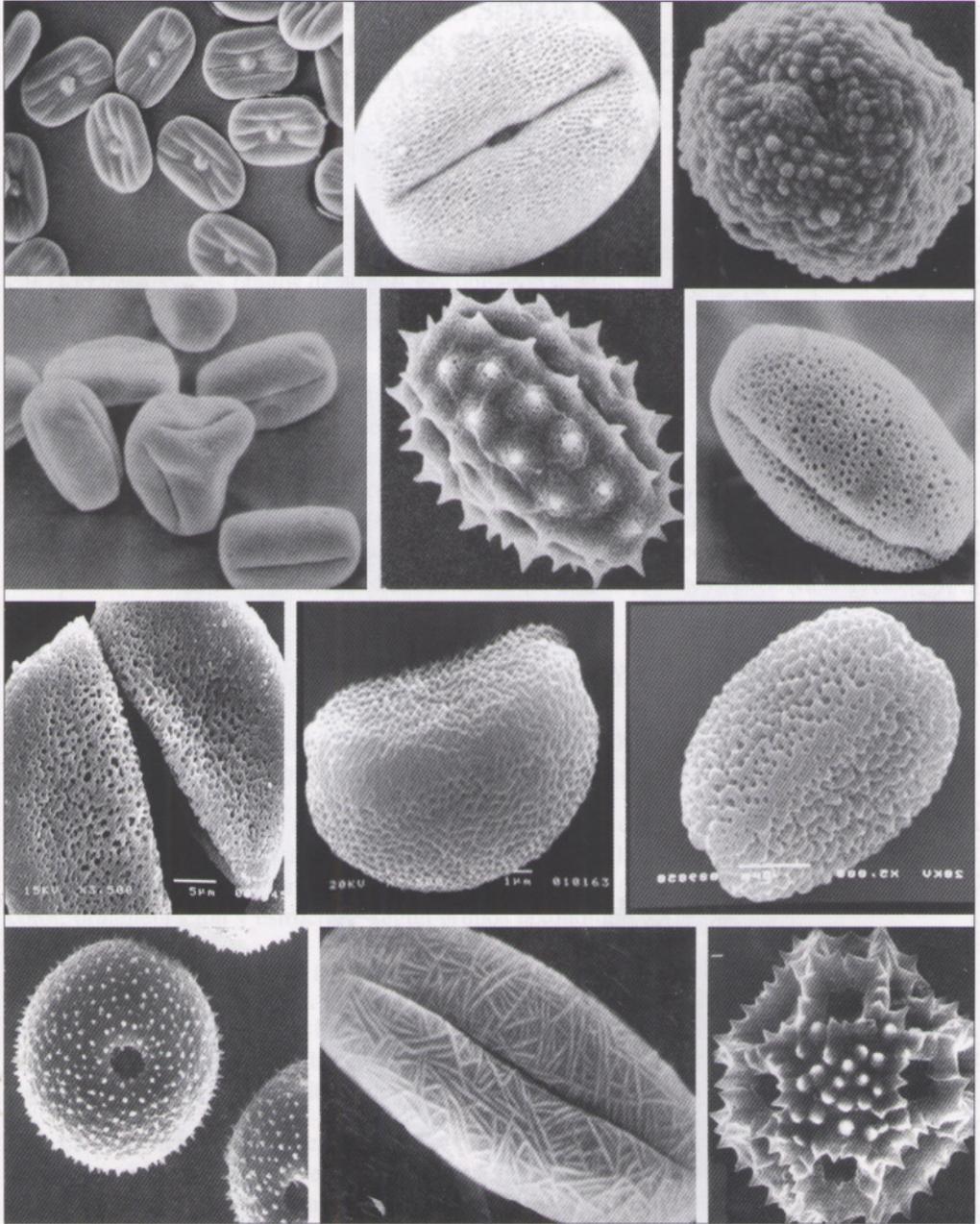


Fig. 2. Gametofito masculino. Pólen, géneros y familias (MEB): De izquierda a derecha y descendiendo: *Justicia* (Acanthaceae), *Cneorum* y *Neochamaelea* (Cneoraceae), *Lotus* (Leguminosae), *Senecio* (Asteraceae), *Plocama* (Rubiaceae), *Androcymbium* (Colchicaceae), *Azorina* (Campanulaceae), *Aeonium* (Crassulaceae), *Sonchus* (Asteraceae).

El gineceo o gineceo femenino está formado por los pistilos en los que se distinguen el estigma, estilo y el ovario que puede contener uno o más óvulos. Variables también en número y posición según grupos taxonómicos.

La flor de las Angiospermas, se caracteriza por la gran complejidad que alcanza el gineceo, desarrollando el pistilo a partir de algunos órganos foliares del eje floral, el carpelo, cuya fusión a nivel del ovario le sirve para proteger a los óvulos, y el estigma y estilo, como área y lugar de recepción y control de los granos de polen, según los diferentes sistemas y mecanismos de autoincompatibilidad.

El saco embrionario es el gametofito femenino, porta en su interior las 8 células entre las que se encuentran, la oófera, verdadero gameto femenino haploide (n) y los dos núcleos o células del endospermo, también haploides (n), que se han originado a su vez por división meiótica y mitótica a partir de las células de la nucela del óvulo, en el interior del ovario, parte inferior del gineceo de la flor, órgano femenino o pistilo (fig. 3).

De la misma manera que el polen en el androceo, el número de óvulos por flor, constituye uno de los principales recursos del gineceo de las Angiospermas, que controla los niveles de formación de semillas y calidad de las mismas y, por tanto, el éxito reproductivo femenino.

La madurez del estigma se refiere al período de receptividad del mismo para recibir al polen y para que este pueda germinar, emitir tubo polínico y llegar al óvulo y saco embrionario. Suele suceder cuando la flor está abierta y durante un corto período de tiempo que generalmente está marcado por la turgidez de las papilas estigmáticas.

Se pueden distinguir dos tipos principales de estigmas de importancia trascendental para los distintos mecanismos de autoincompatibilidad: *Estigmas Secos*, cuando no producen

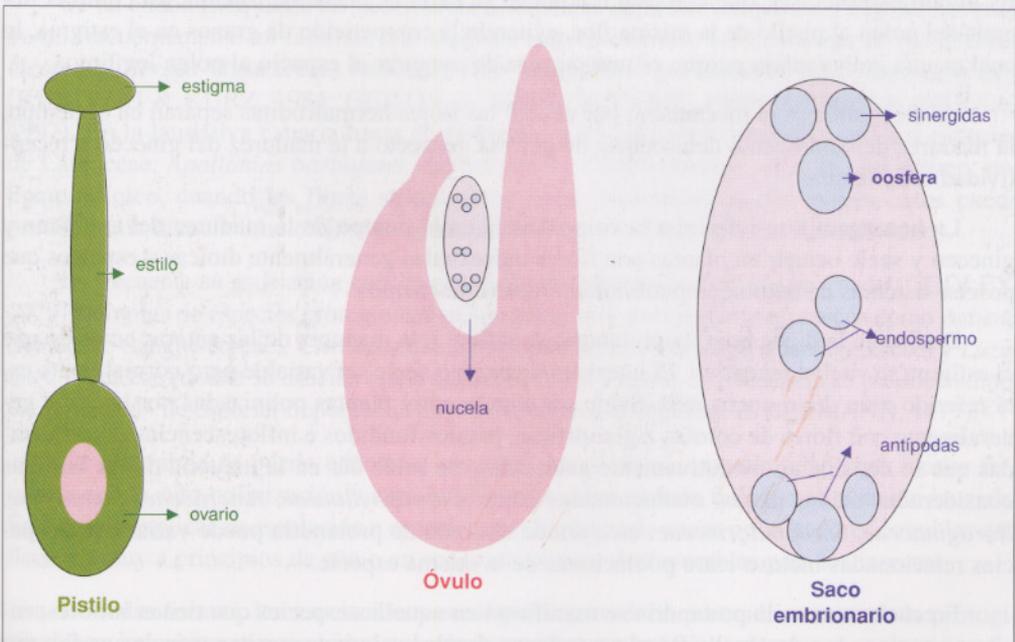


Fig. 3. Gineceo. Ovario, óvulo. Saco embrionario. Gametofito femenino.

exudado alguno, la cutícula de la papila es continua, la hidratación del polen es interior y la penetración es intracelular. Suele ser frecuente en especies con autoincompatibilidad esporofítica. *Estigmas Húmedos*, cuando producen exudado, la cutícula de la papila tiene orificios, la hidratación del polen se produce externamente y la penetración es intercelular. Es común en las especies con autoincompatibilidad gametofítica.

Tanto el número de granos de polen como el de óvulos, constituyen importantes recursos florales del androceo y gineceo que de alguna manera van a controlar los síndromes de polinización y en definitiva los apareamientos entre individuos y niveles de autogamia y alogamia *s.l.* (BARRETT et al., 1997). El ratio Polen:Óvulo por flor (CRUDEN, 1977) ha recuperado importancia en la actualidad, siempre que sea debidamente evaluado con las debidas restricciones según distintos niveles y grupos taxonómicos (DAFNI, 1992; BARRETT et al., 1997).

5.2. SEPARACIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL DE SEXOS. DICOGAMIA Y HERCOGAMIA

Se considera que la flor hermafrodita representa la condición ancestral en las Angiospermas y es capaz de auto-fertilizarse al llevar polen y óvulos, aunque la mayoría de las veces se produce separación de sexos y/o intercambio de polen entre individuos diferentes, teniendo lugar la polinización cruzada, alogamia *s.l.* o xenogamia *s.s.* que proporciona ciertas ventajas como se verá más adelante en el apartado de los Sistemas de Cruzamiento.

Algunas estrategias de las plantas con flores hermafroditas para evitar la auto-polinización, consisten en la separación de sexos u órganos sexuales en el tiempo y/o en el espacio. Es importante precisar, que con este fenómeno se evita la auto-fertilización, así como la llegada del polen al pistilo de la misma flor, evitando la competición de granos en el estigma, lo cual es una gran ventaja porque es una manera de asegurar el espacio al polen legítimo.

La dicogamia es el mecanismo por el cual las flores hermafroditas separan en el tiempo, la madurez del androceo o dehiscencia de anteras, respecto a la madurez del gineceo o receptividad estigmática.

La homogamia se referirá a la coincidencia en el tiempo de la madurez del androceo y gineceo y suele ocurrir en plantas con flores unisexuales generalmente dioicas y especies que poseen sistemas de autoincompatibilidad o heteromorfismos.

Dentro de la dicogamia, la protandria se refiere a la madurez de las anteras antes de que el estigma se vuelva receptivo. El intervalo de tiempo suele ser variable pero normalmente está referido a un día o pocos más. Suele ser común entre plantas polinizadas por insectos generalmente con flores de corolas zigomórficas, pétalos fundidos e inflorescencias especializadas que se consideran evolutivamente avanzadas. Se suele dar en la mayoría de las familias consideradas más o menos evolucionadas como *Caryophyllaceae*, *Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*, etc., donde el grado de protandria puede variar entre especies relacionadas incluso entre poblaciones de la misma especie.

Frecuentemente, la protandria se manifiesta en aquellas especies que tienen inflorescencias en espigas con desarrollo floral ascendente, donde los insectos visitan más de una flor por planta, principalmente abejas e insectos que se mueven asimismo en sentido ascendente. Por

ejemplo en *Digitalis* (Scrophulariaceae) donde las flores inferiores abren primero, irán a las que estén abiertas, quizás ya en fase femenina donde puedan depositar polen si lo llevan, luego irán a flores más jóvenes donde recolectarán más cantidad de polen, antes de irse a otra inflorescencia, favoreciendo y provocando así la fecundación cruzada.

Muchos trabajos asumen que la protandria es un mecanismo para evitar la auto-fertilización, pero también hay otros autores que demuestran que tal mecanismo es común en plantas con sistemas de autoincompatibilidad como fuerza selectiva que la refuerza. Este pudiera ser el caso del género *Parolinia* (Brassicaceae) endémico de las Islas Canarias actualmente objeto de estudio en el Jardín Botánico Viera y Clavijo.

La protoginia se refiere a que la receptividad del estigma ocurre antes de que las anteras sean dehiscentes, y se manifiesta frecuentemente en plantas anemófilas muchas de las cuales son monoicas y poligamodioicas más que hermafroditas como las Araceae, Cyperaceae. Se considera un mecanismo más efectivo que la protandria, más generalizado en especies anemófilas y menos generalizado en plantas entomófilas muy especializadas.

Cuando ocurre junto con la polinización entomófila, los insectos polinizadores suelen tener una estructura no especializada, con una talla media más pequeña que las de las flores protogínicas que visitan.

Asimismo suele estar asociado a familias consideradas primitivas con síndromes de cantarofilia o polinización por escarabajos típica de flores grandes, primitivas y olorosas con polandria como las Ranunculáceas (RICHARDS, 1997; GRIFFIN et al., 2000) pero también se ha observado en algunas Crucíferas, (GOTTSBERGER, 1977) y familias más evolucionadas.

Se ha encontrado tanto en familias características de zonas templadas y regiones árticas como frecuentemente en familias con especies tropicales como las Lauráceas de los géneros *Ocotea* y *Persea* (Lauraceae) habitualmente polinizadas por insectos poco especializados (KUBITZKI & KURZ, 1984; GIBSON & WHEELWRIGHT, 1996; GIBSON & DIGGLE, 1997). En la laurisilva canaria hasta el momento se ha observado protoginia en dos especies de Lauraceae, *Apollonias barbujana* «barbuzano» y *Ocotea foetens* «til», en este último, polígamo-dioico, cuando las flores se presentan como hermafroditas. En ambos casos puede producir una dioecia funcional si se confirma la floración sincrónica de los individuos.

Es frecuente su asociación con la monoecia. En Nueva Zelanda se han citado (GODLEY, 1979) ejemplos de especies protogínicas en los géneros frecuentemente monoicos como *Acaena* (Rosaceae-Sanguisorbeae), *Chenopodium* (Chenopodiaceae), *Plantago* (Plantaginaceae) y *Luzula* (Cyperaceae) donde se asocian a una sincronía floral y como consecuencia se produce «dioecia funcional» de especial importancia en islas oceánicas (CRUDEN & HERMANN, 1977).

La protoginia se puede encontrar asociada con la auto-compatibilidad pero menos frecuente con la auto-polinización y auto-fertilización salvo cuando falla la polinización cruzada. Esto puede explicar su asociación a especies que disponen de pocos polinizadores como las que florecen muy a principios de año o en ecosistemas muy desfavorables para los insectos.

De todas formas, las asociaciones ecológicas tanto de la protandria como de la protoginia deben interpretarse con cuidado, según los grupos taxonómicos. Dentro de una misma familia (Trichodendroceae, Chenopodiaceae, etc.) se pueden mostrar especies con ambas aso-

ciaciones, heterodicogamia, y dentro de una misma población con homogamia generalizada se pueden encontrar algunas flores o morfos protándricos y otros protogínicos dando un equivalente temporal de cruces parecido al que se produce en la heterostilia (PROCTOR et al., 1996; PENDLENTON et al., 2000).

Se conoce como hercogamia a la separación en el espacio de las anteras y el estigma, de manera que se evita o se imposibilita la auto-polinización.

A veces se consigue con la posición diferente y lejana de las distintas partes de la flor madura, como ocurre en algunas especies de los géneros *Geranium* (Geraniaceae) e *Hypericum* (Hypericaceae).

Puede suceder de manera más drástica, como en algunas especies del género poliándrico *Helianthemum* (Cistaceae) donde las anteras son sensitivas y se despliegan ante el toque de un polinizador, dejando el estigma aislado en el centro.

También se puede observar en algunas especies de los géneros poliándricos *Papaver* (Papaveraceae) y *Ranunculus* (Ranunculaceae) donde los insectos llegan directamente al gineceo de la flor.

Sin embargo, a pesar de estos mecanismos, los insectos que visitan más de una flor por individuo pueden producir auto-fecundación en especies auto-compatibles que se evitaría si las flores se abrieran de forma sincrónica, lo cual aunque es raro en floras templadas, suele ocurrir en la familia Umbellíferas (Apiaceae) y en algunas especies tropicales.

De todas formas, la hercogamia se la conoce asociada a especies con sistemas de autoincompatibilidad gametofítica y frecuentemente en los casos de heterostilia o autoincompatibilidad esporofítica heteromórfica dialélica (GANDERS, 1979; RICHARDS, 1997).

5.3. FLORES UNISEXUALES. MONOECIA Y DIOECIA

Algunas especies tienen flores unisexuales o con sólo órganos femeninos o sólo masculinos, pero existen de manera mucho menos generalizada que las especies con flores hermafroditas, abarcando alrededor de un 15% de las Angiospermas.

Si las flores unisexuales están separadas en individuos diferentes, se estará hablando de dioecia o por el contrario si coexisten en el mismo individuo, de monoecia.

Las especies con flores unisexuales existen en un amplio rango de familias y en todos los niveles taxonómicos y han aparecido muchas veces de forma independiente en la evolución de las plantas superiores. Sin embargo hay grupos que poseen especies que tienen tanto flores hermafroditas como unisexuales en la misma o en plantas diferentes, monoicas y dioicas e incluso géneros como *Rumex* (Polygonaceae) con especies hermafroditas, dioicas y monoicas. *Rumex lunaria* endemismo canario, constituye un ejemplo de subdioecia y se muestra indistintamente monoico y/o dioico con flores hermafroditas ocasionales.

A nivel de género, uno de los campeones por excelencia que exhibe mayor número de expresiones sexuales y tipos de flor es el género *Silene* (Caryophyllaceae) con especies tanto dioicas, como hermafroditas, monoicas o polígamo dioicas.

A nivel de especie, se puede citar el caso de *Sanguisorba minor* (Rosaceae: Sanguisorbeae), taxon herbáceo y mediterráneo que llega a Canarias y que puede tener las inflorescencias tanto uni como bisexuales, al igual que algunos de sus parientes leñosos canarios del mismo grupo pertenecientes a los géneros endémicos, *Bencomia* y *Dendropoterium*.

Frecuentemente se han establecido una serie de asociaciones entre la presencia de flores unisexuales, monoecia o dioecia, y otros aspectos como son la forma de crecimiento o hábito y factores ecológicos de las especies.

Pero generalmente estos análisis en las floras continentales han entrañado la dificultad de identificar la actuación de la selección sobre uno de estos aspectos en concreto, y por otro lado, muchos de los grupos monofiléticos pueden presentar apariciones de dioecia varias veces y con orígenes diferentes e independientes.

Esa es la razón por la que las islas oceánicas, particularmente ricas en táxones con flores unisexuales, dioicos y monoicos, se consideran actualmente idóneas para los estudios acerca del origen y evolución de los sistemas sexuales, monoecia, dioecia, diclinia y a partir de los presuntos táxones colonizadores y subsiguiente seguimiento de las distintas modalidades y factores ecológicos en los táxones endémicos diversificados (EHRENDORFER, 1979; BARRETT et al., 1997; RICHARDS 1997; SAKAI et al., 1997; BARRET, 1998; GRANT, 1998; GIVNISH, 1998; BERNARDELLO et al., 1999; ANDERSON, 2000).

De cualquier manera, como se verá seguidamente, la presencia de dioecia y monoecia, según varios autores, tiene un fuerte componente filogenético y está asociada a grupos particulares de familias más que a factores selectivos locales de floras específicas que también actuarían, pero en segundo lugar.

5.3.1. *Dioecia. Distribución taxonómica y ecológica. Características y asociaciones*

Ocurre en un 10% del total de las plantas y se manifiesta como dominante en algunas familias como las Salicaceae y Urticaceae, ambas con táxones endémicos en Canarias, y en unas partes del globo más que en otras, pero al parecer tiene un fuerte componente filogenético que la considera estrechamente relacionada a la monoecia y ambas, concentradas en los superórdenes o subclases menos evolucionados de las Angiospermas (RENNER & RICKLEFS, 1995; FREEMAN et al., 1997).

La dioecia es especialmente común en floras aisladas, tropicales o subtropicales y frecuentemente en los ecosistemas de islas, como Nueva Zelanda, Hawaii, y otras islas oceánicas (BAWA, 1977, 1979, 1980; EHRENDORFER, 1979; RENNER & RICKLEFS, 1995; BARRETT et al., 1997; FREEMAN et al., 1997; RICHARDS, 1997; SAKAI et al., 1997; BARRET, 1998; GRANT, 1998; GIVNISH, 1998) (tabla 1). Alrededor del 20% de los arbustos mediterráneos lo son, como más de la cuarta parte de los árboles tropicales (RICHARDS, 1986, 1997; PROCTOR et al., 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; etc.).

En algunas familias que se manifiestan fundamentalmente hermafroditas, pueden haber especies dioicas con flores unisexuales que suelen mostrar restos de órganos vestigiales atrofiados del gineceo o androceo. Se pueden observar ejemplos de algunos géneros con especies

Tabla 1. Archipiélagos oceánicos (FRANCISCO-ORTEGA & SANTOS-GUERRA, en prensa)

Características	CANARIAS	GALÁPAGOS	JUAN FDEZ.	HAWAII
islas e islotes (nº)	7+4	15	3	9
área (km ²)	7.501	7.886	100	16.887
altitud > (m)	3.718	1.707	1.380	4.205
Distancia<continente (km)	100	1.000	600	400
edad (ma)	21	3	4	5
especies nativas (nº)	1.400	541	210	956
endemismos (nº)	530	229	127	850
dioecia (%)	2 ??	2	12	15
leñosidad (%)	72	29	64	76
especies amenazadas	105	18	64	120
endemismos extintos	0	2	2	90

endémicas en Canarias (BAKER, 1948) como *Rhamnus* (Rhamnaceae), *Ilex* (Aquifoliaceae) y *Asparagus* (Liliaceae).

Asimismo, aunque algunos géneros tropicales de la familia Lauraceae tienen algunas especies con flores hermafroditas (*Persea*, *Ocotea*, etc.) y floración fundamentalmente sincrónica, se ha observado que presentan dicogamia con una protoginia tan acusada, que funcionalmente se les puede considerar especies dioicas al igual que otros táxones de la familia con flores unisexuales (KUBITZKI & KURZ, 1984; GIBSON & WHEELWRIGHT, 1996; FORFANG & OLESEN, 1998).

También se ha observado que algunas de las especies dioicas pueden cambiar de sexo con el tiempo (GIBSON & DIGGLE, 1997). En las islas Canarias se ha observado en *Laurus azorica* especie dioica, donde se ha detectado el cambio de sexo en individuos masculinos que han pasado a femeninos (FORFANG & OLESEN, 1998).

Asimismo en el género *Myrica* (Myricaceae) con dos representantes en Canarias (*M. faya* y *M. rivas-martinezii*) también se ha visto que tiene especies como *M. gale* que varía de dioica a monoica pudiendo también cambiar de condición y sexo según los años y presiones ambientales (PROCTOR et al., 1996).

M. faya en Canarias presenta en principio, la misma dinámica que la especie anterior, y se la observa con flores unisexuales en situaciones dioicas y monoicas indistintamente. Al parecer las semillas de *M. rivas-martinezii* producen plantas con fenotipos de las dos especies (Bañares, *com. pers.*). Este efecto puede ser debido a que *M. rivas-martinezii* sea de naturaleza agamospérmica y haya surgido como consecuencia de una fase de producción de semillas

por agamospermia en *M. faya* en situaciones de aislamiento. La coincidencia de reproducción sexual, y asexual por agamospermia, en *M. rivas-martinezii*, con producción de semillas de distinta procedencia, podría ser una de las posibles explicaciones de la coexistencia de los dos fenotipos en la progenie de esta especie.

Hay especies exclusivamente dioicas que muestran incluso cromosomas diferentes o sexuales como en el reino animal. Otras especies pueden cambiar de sexo con el tiempo, de manera que puede estar fijado genéticamente o por el contrario depender de las condiciones ambientales (RICHARDS, 1997).

Se suele decir que los táxones dioicos están asociados al hábito leñoso, frecuentemente arbustos y árboles o también al hábito lianoide, a los frutos carnosos, aunque frecuentemente suelen presentar reproducción vegetativa o incluso agamospermia (LLOYD & WEBB, 1977; LLOYD, 1979; RICHARDS, 1986, 1997).

La mayoría de las especies dioicas están polinizadas por insectos y tienen las flores frecuentemente más pequeñas que las hermafroditas y de colores menos vistosos (verdosos), inconspicuas con polinizadores no especializados. Otras son polinizadas por el viento como los géneros *Mercurialis* (Euphorbiaceae), *Urtica* (Urticaceae), etc. y otras poseen ambos tipos de polinización. Generalmente en este tipo de flores se suele descartar la polinización por pájaros y murciélagos (BAWA, 1994; RENNER & RICKLEFS, 1995; etc.). En general, en todas las especies dioicas, las flores masculinas suelen ser mayores que las femeninas, estar en inflorescencias más largas y producir más néctar ya que se considera necesario asegurar mayor número de visitas a la flor masculina y con ello asegurar el éxito de la polinización en relación a la flor femenina, en la que se considera que una sola visita le bastaría para ser fecundada y formar semillas.

De manera especial, se puede decir también que se encuentran en hábitats tropicales y de islas oceánicas donde existe una gran proporción de especies dioicas (CRUDEN & HERMANN, 1977; WELLER & SAKAI, 1991; WELLER et al., 1998; SCHULTZ, 1994; SCHULTZ & GANDERS, 1996; NORMAN et al. 1995, 1997; RENNER & RICKLEFS, 1995; SAKAI et al., 1997; GIVNISH, 1997; RICHARDS, 1997; ANDERSON, 2000).

A esta serie de correlaciones entre la dioecia y varios aspectos morfológicos y ecológicos se le ha dado un soporte estadístico basado en análisis multivariante para ratificar las hipótesis acerca de las condiciones que favorecen la aparición de la dioecia (RENNER & RICKLEFS, 1995).

Con pocas excepciones los análisis de estos datos provienen de floras locales donde fue posible contrastar táxones dioicos y no dioicos y se encontró que en la presencia o ausencia de dioecia hay un fuerte componente filogenético. Se evaluó la posición sistemática, n.º de géneros y especies, hábito, modos de polinización y de dispersión y distribución geográfica. El 7% de los géneros de las angiospermas contienen al menos alguna especie dioica, y un 6% de las especies son dioicas. Las asociaciones de datos más consistentes están en la relación de dioecia y monoecia, polinización y hábito.

A niveles de familia y género, se encontró que la polinización por insectos está representada en un 68% mientras que la anemógama e hidrófila en un 30%. Se correlacionan positivamente la dioecia con el hábito leñoso 59% (35% árboles y arbustos) más que con el lia-

noide (11%) y herbáceo (16%). La dioecia que se encuentra frecuentemente asociada a la monoecia, cuando ocurre está también asociada a la polinización abiótica y hábito lianoide. Parece haber evolucionado más frecuentemente siguiendo esta vía, quizás por ajustes divergentes de ratios sexos entre individuos.

En la dioecia ocurre normalmente que el ratio de sexos o número de individuos masculinos en relación a los femeninos, varía en el tiempo y en el espacio, dentro de una misma especie y a nivel de poblaciones naturales, ya que por lo general los individuos masculinos suelen ser más tolerantes a los hábitats inestables que los femeninos, que tienen que asegurar la progenie.

La dioecia en Canarias se ha cifrado en un 2-3% (tabla 1) (FRANCISCO ORTEGA et al., 2000; HELFGOTT et al., 2000) porcentaje que se considera infravalorado y no del todo significativo ya que en este archipiélago la información obtenida hasta el momento ha sido muy escasa, de tipo morfológico y de carácter puntual e instantáneo, con muchísimas lagunas y sin tener en cuenta la dioecia funcional y críptica (GODLEY, 1979; RICHARDS, 1997; KNAPP et al., 1998; HUMEAU et al., 1999; ANDERSON, 2000), así como las posibilidades de fluctuación entre la mono, dioecia, subdioecia y polígamo dioecia (CRUDEN & HERMANN, 1977; RICHARDS, 1997). Salvo en ocasiones que se comentarán más adelante, no se ha evaluado de forma generalizada en las poblaciones naturales de los endemismos canarios.

De todas formas si se tienen en cuenta las especies endémicas exclusivamente morfológicas o fundamentalmente dioicas se podría rondar un 4%, si además se cuentan los táxones de las familias que pueden presentar subdioecia con escasez de hermafroditismo, Rubiaceae (*Phyllis*), Caryophyllaceae (*Silene*), Plantaginaceae (*Plantago*) y Polygonaceae (*Rumex*) se podría alcanzar un 8% y el total las especies que poseen flores unisexuales con polígamodioecia, ginoandrodioecia y ginoandromonoecia, como vías a la ginodioecia se podría incluso alcanzar el 20% como en Hawaii (SAKAI et al., 1997).

Este baile de cifras indica, por otro lado, la falta acuciante de este tipo de información en la Flora Canaria, no solamente elemental para el conocimiento de los sistemas de cruzamiento que pueden estar determinando la magnitud y distribución de la variabilidad genética poblacional, sino al mismo tiempo, indispensable y de inmediata aplicación en las estrategias de recuperación de los endemismos canarios amenazados. Para la flora de Hawaii en 1979 el índice de dioecia se valoró en un 5% y actualmente está cifrado en un 15% (GODLEY, 1979; SAKAI et al., 1997).

En la Flora Canaria, típicos ecosistemas isleños, la correlación de dioecia y hábito leñoso, se cumple casi rotundamente en todas los endemismos dioicos de las islas, donde parece especialmente asociada a la monoecia.

Fuera de Canarias, en las regiones templadas, no siempre se cumplen estas asociaciones sobretodo las referidas a los frutos carnosos, lo que querría decir en principio que la evolución se ha realizado según otros agentes selectivos importantes.

5.3.2. Monoecia. Distribución y evolución. Características y asociaciones

La monoecia de manera estricta y exclusiva, ocurre en un rango menos amplio de familias (Fagaceae, Betulaceae, Cyperaceae) de Angiospermas (alrededor de 5%), siendo más co-

mún en agrupaciones taxonómicas como las Gymnospermas donde abundan los grupos que son fundamentalmente o enteramente monoicos como las coníferas.

Se encuentra frecuentemente extendida por las regiones templadas, más que en las tropicales como el dioicismo, aunque dentro de la familia Fagaceae preferentemente monoica, el centro de dispersión más importante se encuentre en las montañas de SE asiático.

Está asociada muchas veces a la dioecia y además tanto al hábito leñoso, herbáceo cespitoso típico de *Carex* (Cyperaceae) como también a plantas lianoides y acuáticas.

El monoicismo exhibe flores unisexuales pequeñas, no sólo en relación con las flores hermafroditas sino incluso en relación a las unisexuales de los táxones dioicos.

En la mayoría de las especies monoicas, las flores femeninas maduran antes que las masculinas, así que se puede decir que la protoginia está ampliamente extendida mientras que la protandria está prácticamente ausente, esto se explica ya que la principal fuerza evolutiva que favorece la protandria es la necesidad de abandonar las anteras antes que el estigma madure y aquí ya es irrelevante; además, la protoginia sincronizada en un individuo, es una de las formas más efectivas de evitar la auto-polinización.

El número de flores masculinas y femeninas no suele estar fijado y puede variar indistintamente según las condiciones ambientales como en la dioecia, de manera que en condiciones favorables se pueden producir más flores femeninas, al parecer más exigentes, mientras que en condiciones más extremas, abundan o sólo proliferan, las masculinas (LLOYD & WEBB, 1977).

En la Flora Canaria se puede citar como ejemplo el género *Dendropoterium* y algunas especies de *Bencomia* estrechamente relacionados, ambos Rosaceae-Sanguisorbeae, junto con otros géneros como *Rumex* (Polygonaceae) y *Gesnouinia* (Urticaceae).

El sistema de polinización por excelencia es la anemofilia, con los ejemplos típicos de los géneros *Quercus* y *Fagus* (Fagaceae), *Betula* y *Alnus* (Betulaceae), etc.

A veces, tiene lugar la polinización acuática o hidrofilia y muy pocas veces ocurre la polinización por insectos aunque con excepciones cuando convive con la dioecia como se puede observar en los géneros *Euphorbia* (Euphorbiaceae), *Arum* (Araceae), Rosáceas-Sanguisorbeas, etc., donde convive con la anemofilia.

Las especies monoicas suelen estar estrechamente relacionadas a la dioecia y cuando coexisten, parecen representar la condición ancestral de origen bastante antiguo (BAWA, 1980) estando concentradas en los superórdenes de Thorne y subclases de CRONQUIST (1988) menos avanzados (RENNER & RICKLEFS, 1995; FREEMAN et al., 1997).

Según estos autores, la monoecia está relacionada a la polinización abiótica y crecimiento lianoide como se reveló por el análisis multivariante. La frecuencia de la dioecia en una flora local se suele encontrar asociada a un particular «pool» de familias más que a factores selectivos locales. Las asociaciones positivas con la dioecia y con la polinización abiótica están relacionadas al desarrollo floral y otros atributos morfológicos.

En la flora Mediterránea, la monoecia también parece estar asociada a la autogamia, a la existencia de frutos secos, y a la ausencia de reproducción vegetativa, y también al parecer

suelen ser táxones auto-compatibles aunque a veces pueden mostrar autoincompatibilidad de carácter esporofítico, aunque todavía hay que tener extrema cautela ante este tipo de interpretaciones.

En la Flora Canaria la monoecia también parece estar íntimamente relacionada a la dioecia y en táxones generalmente con síndromes de polinización anemógama con ejemplos ya citados anteriormente en el grupo de Rosaceae-Sanguisorbeae, *Rumex*, *Plantago*, etc.

5.3.3. *Diclinia y población natural. Clasificación: gino-dio y monoecia, andro-dio y monoecia* (fig. 4).

La diclinia ocurre, cuando los miembros de una población natural no son individuos uniformemente hermafroditas, sino que coexisten con plantas de flores funcionalmente femeninas, en el caso de la ginodioecia, o plantas con flores hermafroditas y funcionalmente femeninas, en la ginomonoeicia.

Cuando las plantas con flores hermafroditas coexisten con individuos con flores funcionalmente masculinas con el gineceo abortado, se está ante la existencia de androdioecia y cuando se trata de individuos de flores hermafroditas y también masculinas de andromonoeicia. Es menos común pero también inexplorada.

La diclinia se suele considerar como uno de los mecanismos que tienen las especies auto-compatibles, para evitar la auto-fertilización y favorecer la fecundación cruzada o xenogamia.

Se ha observado de manera especial en islas oceánicas (ERHENDORFER, 1979; GIVNISH, 1997; SAKAI et al., 1997; BARRETT, 1998; STUESSY & ONO, 1998; etc.).

Al parecer algunos grupos lo tienen bastante generalizado (ginodioecia) aunque de diferente manera, según las categorías y grupos taxonómicos (ROSS, 1978; BAWA, 1980; RICHARDS, 1986, 1997; MAURICE et al. 1994).

5.3.3.1. Ginodioecia

En la ginodioecia, las plantas que producen flores funcionalmente femeninas suelen tener las anteras estériles o abortadas, sin polen o con polen estéril y suele presentarse en bastantes especies.

El término de ginodioecia fue acuñado por DARWIN (1859) observando especies de los géneros *Thymus* (Lamiaceae), *Echium* (Boraginaceae), etc. En algunos táxones ocurre de forma ocasional, mientras que en otras está fijado y se presenta en bastantes o todas las poblaciones, como suele suceder en algunos géneros de la familia Lamiaceae y Boraginaceae; en otras especies o géneros autoincompatibles, como *Plantago* (Plantaginaceae), *Saxifraga* (Saxifragaceae), etc., ocurre solamente en algunas poblaciones pero no en todas.

Su distribución geográfica es diferente a la de la dioecia. Suele ser común en la flora templada de Europa y en islas oceánicas, pero al parecer más rara en floras tropicales.



Fig. 4. Diclina y poblaciones naturales. Sistemas Sexuales (PROCTOR et al., 1996; RICHARDS, 1997; BRIGGS & WALTERS, 1997).

Los trabajos acerca de la herencia y control de la ginodioecia han demostrado que puede ser muy compleja (ROSS, 1978; RICHARDS, 1986, 1997) y no siempre se realiza de la misma manera.

Hay especies en las que la herencia no está ligada sólo a los cromosomas, sino que se encuentran implicadas además otras partes de la célula, como el citoplasma que proceden del parental femenino.

Hay autores que distinguen entre la ginodioecia estable y la inestable (ROSS, 1978; BAWA, 1980; RICHARDS, 1986, 1997; MAURICE et al., 1994) según el control genético relacionado a la esterilidad masculina sea nuclear, citoplasmático o nuclear-citoplasmático.

En la ginodioecia estable, la esterilidad masculina generalmente está controlada al mismo tiempo, por dos factores genéticos diferentes nuclear-citoplasmático y suele ser constante en el tiempo. Se considera ampliamente distribuida en las especies que no suelen presentar casos de dioecia, frecuentemente en familias como Boraginaceae, Asteraceae, Dipsacaceae, Lamiaceae (OWENS & UBERA, 1992) aunque a veces presenten algún género con ginodioecia temporal (UBERA & HIDALGO, 1992).

La ginodioecia inestable, está controlada por un solo factor genético que puede ser, nuclear o citoplasmático.

Cuando la herencia de la esterilidad masculina está controlada por genes exclusivamente nucleares, se pueden encontrar situaciones intermedias hacia la dioecia, como por ejemplo presencia de «subandroecia» (individuos andromonoicos y femeninos) y ese parece ser el caso del género *Silene* (Caryophyllaceae), *Plantago* (Plantaginaceae), *Rosmarinus* (Lamiaceae) y algunos más.

Si la herencia no está controlada por genes nucleares, sino por citoplasmáticos, no permanece estable en el tiempo (a menos que esté asociada a reproducción vegetativa). Al parecer, el ginodioicismo de esta clase, es una condición que puede aparecer en casi todas las especies.

La relación o porcentaje de sexos (ratio) puede ser muy variable de unas poblaciones a otras de la misma especie e incluso en zonas de la misma población y puede variar asimismo a lo largo del tiempo.

Esto sugiere que los morfos sexuales pueden tener ecologías ligeramente diferentes, propagación vegetativa en algunos casos y generalmente, en la mayoría de los casos, flores femeninas más pequeñas que las hermafroditas en familias como Asteraceae, Boraginaceae, Caryophyllaceae, Crassulaceae, Cruciferae, Dipsacaceae, Geraniaceae, Labiatae, Polygonaceae, Ranunculaceae, Scrophulariaceae (BAKER, 1948).

La ginodioecia se puede considerar un mecanismo ventajoso para favorecer a los morfos femeninos que a veces suelen producir más cantidad y/o calidad de semillas y además una descendencia producto de la polinización cruzada (xenogamia).

Se considera muy ventajoso en especies auto-compatibles y se le ha considerado como una de las vías o paso intermedio en la evolución de la dioecia (ROSS, 1978; BAWA, 1980; RICHARDS, 1986, 1997; MAURICE et al., 1994; etc.).

La presencia de ginodioecia se ha citado para muchos géneros de floras isleñas. Como ejemplo típico en Canarias, se han citado los géneros *Echium* (Boraginaceae), *Teucrium* y *Cedronella* (Lamiaceae), este último endémico para Canarias recientemente estudiado (OLESEN et al., 1998) y todos ellos en principio con ginodioecia estable.

Mención especial requieren los *Echium* canarios donde desde hace tiempo está confirmada su presencia y su cuantificación en algunos táxones ya se ha iniciado (BRAMWELL, 1972). Actualmente, según observaciones propias y estudios en curso de la sección de investigación del Jardín Canario se puede citar como uno de los candidatos de la ginodioecia estable en las islas.

Como ejemplos de ginodioecia inestable se pueden citar como candidatos los géneros *Plantago* (Plantaginaceae), *Solanum* (Solanaceae) y *Silene* (Caryophyllaceae) con posibles manifestaciones de ginodioecia-ginomonoeecia, androdioecia-figandromonoeecia y monoeecia como posibles vías de acceso a la dioecia, pero donde su detección generalizada y cuantificación en las poblaciones naturales está aún por realizar.

Anteriormente se ha citado *Silene* como ejemplo de la gran manifestación de formas sexuales masculinas y femeninas que puede presentar, posiblemente como resultado de la existencia de la ginodioecia inestable y posible tránsito hacia la dioecia, pero además, este género es de especial interés por la particularidad de tener algunos táxones endémicos en dos de los archipiélagos oceánicos con mayor diversificación, Canarias y Hawaii (WESTERBERGH & SAURA, 1994) ambos, magníficos escenarios para los estudios de evolución de la polígamo dioecia con manifestaciones de ginodioecia-ginomonoeecia, androdioecia-andromonoeecia, monoeecia y vías de acceso a la dioecia.

5.3.3.2. Androdioecia

En la androdioecia coexisten en la misma población, los individuos hermafroditas con individuos funcionalmente masculinos que tienen flores con el gineceo abortado (WEBB, 1984; RICHARDS, 1986, 1997; PROCTOR et al., 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997).

La presencia de androdioecia es bastante rara si se la compara con la ginodioecia, y como algunas especies muestran un amplio rango de formas sexuales diferentes que van desde individuos masculinos absolutos, a hermafroditas y a puramente femeninos, no parece hacer de la androdioecia un mecanismo especialmente ventajoso a los efectos de eficacia reproductiva.

Su frecuente presencia en algunos grupos o familias con especies congénéricas dioicas derivadas hace que se le considere como un paso intermedio entre el hermafroditismo y la dioecia, como por ejemplo en las familias americanas Datisceae y otras relacionadas.

En *Lavatera acerifolia* (Malvaceae) endemismo canario con flores hermafroditas, se han observado individuos aislados que no producen semillas (Scholtz, *com. pers.*) y que luego observando flores de dichos individuos se ha visto que presentan flores con el gineceo abortado y presuntamente funcionalmente masculinas. Puede tratarse de un caso de androdioecia, donde la presencia de individuos masculinos supuestamente denotaría la existencia de ginodioecia inestable y, posible vía a la dioecia.

Asimismo en el género *Phillyrea* (Oleaceae) se ha detectado androdioecia en poblaciones europeas de *P. angustifolia* y de *P. latifolia* (TRAVERSE, 1995), donde se ha observado, que los individuos masculinos, en mayoría, producían más flores y tres veces más polen por flor, que los hermafroditas.

En otros casos de androdioecia con andromonoecia (*Solanum*) se ha demostrado que los individuos hermafroditas tienen polen estéril o casi, de manera que funcionalmente son dioicos (WEBB, 1984) lo cual no es raro si se tiene en cuenta que puede ser un paso intermedio hacia la dioecia.

Un ejemplo de andromonoecia con androdioecia se podría referir al género canario monotípico *Neochamaelea*, uno de los dos géneros que forman todo el patrimonio de Cneoraceae, familia del orden Rutales integrada exclusivamente por tres táxones, dos en el género *Cneorum* con un único pariente Mediterráneo, *C. tricoccum* que llega a Mallorca y se manifiesta como andromonoico autocompatible (TRAVERSE, 1995; TÉBAR & LLORENS, 1997). Las primeras noticias de *Neochamaelea pulverulenta*, apuntan la existencia de andromonoecia (TÉBAR & LLORENS, 1997) que se confirma con nuestras observaciones preliminares del Jardín Canario, de individuos con flores hermafroditas y masculinas, pero también, recientemente la observación de individuos exclusivamente masculinos, califican a la especie al mismo tiempo androdioica. Por otro lado, las flores hermafroditas observadas denuncian la existencia de dioecia funcional, toda vez que las anteras de las mismas, aunque con polen al parecer normal pero escaso, se marchitan y caen sin llegar a dehiscentes y por tanto sin contribución polínica alguna. Por lo tanto: la existencia de individuos hermafroditas funcionalmente femeninos, individuos monoicos con flores masculinas y hermafroditas e individuos exclusivamente masculinos apunta, al parecer a un caso de tránsito a la dioecia, pero que habrá que seguir valorando y cuantificando en sus poblaciones naturales de las distintas islas.

En este tipo de especies, el polen puede hacer de importante reclamo para los insectos que visitan las flores funcionalmente femeninas (VOGEL, 1978).

5.3.3.3. Andromonoecia

En la andromonoecia coexisten en el mismo individuo las flores hermafroditas con las flores masculinas (WEBB, 1984; RICHARDS, 1986, 1997; PROCTOR et al., 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997).

Es frecuente en la mayoría de las Umbelíferas que exhiben flores hermafroditas marcadamente protándricas junto con flores masculinas, aunque en islas oceánicas como Nueva Zelanda hay géneros que son sexualmente dimórficos con especies ginodioicas, dioicas e intermedias (WEBB, 1984). En esta familia muchas de las flores hermafroditas producen bastante menos frutos que flores, la explicación está al parecer en que algunas de las flores abortan los carpelos, haciéndose masculinas, lo cual parece ser un importante mecanismo para ahorrar recursos. Algo parecido se ha podido observar en la evolución de la andromonoecia del género *Solanum* (Solanaceae). Algunas especies polinizadas por murciélagos son andromonoicas.

Como ya se ha citado en el apartado anterior también se han observado distintos ejemplos de andromonoecia asociada con androdioecia (*Solanum* y *Neochamaelea*).

5.3.3.4. Ginomonoecia

En la ginomonoecia coexisten en el mismo individuo las flores hermafroditas con las flores femeninas (WEBB, 1984; RICHARDS, 1986, 1997; PROCTOR et al., 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997).

Es frecuente y típico en familias con ovarios uniovulados y está principalmente asociada con la familia de las compuestas (Asteraceae), donde está bastante generalizada. Las cabezuelas o inflorescencias altamente especializadas suelen tener en el exterior flores liguladas femeninas y en posición central las flores hermafroditas o flósculos; la ventaja parece estar en favorecer la alogamia de las flores liguladas femeninas que maduran primero.

También suele ser común en familias con inflorescencias grandes y muy especializadas como la gran mayoría de las Umbelíferas y Caprifoliáceas. En géneros como *Viburnum* (Caprifoliaceae) parece estar bastante generalizado el hecho de que una de las formas de flor se vuelva estéril y parece que su función sea de reclamo a los insectos ya que además suele ser de talla mayor. También se suele encontrar en familias como Chenopodiaceae, Urticaceae, Poaceae y Araceae.

La ginomonoecia se ha observado aisladamente en algunas especies leñosas de los *Echium* de Canarias como *E. callithyrsum* y más frecuentemente en los táxones herbáceos, como *E. bonetii*, *E. lancerotense* y *E. plantagineum*.

6. POLINIZACIÓN, MODELOS PRINCIPALES Y VECTORES. ESTRUCTURA FLORAL Y POLINIZACIÓN. COEVOLUCIÓN. FLUJO GENÉTICO Y POBLACIÓN NATURAL. VECTORES DE POLINIZACIÓN Y DE DISPERSIÓN

Una de las características de las Angiospermas es la asombrosa diversidad en las formas, tamaños, colores y olores de las flores e inflorescencias, capaces de inspirar al mejor y peor de los artistas y que están destinadas exclusivamente a favorecer la atracción y reclamo de los polinizadores y consecuentemente constituyen nuevos y variados síndromes de polinización.

En este nuevo tipo de flor, además del desarrollo y complejidad del periantio, hay que destacar por un lado, la reducción especializada del desarrollo del androceo con anteras que producen granos de polen tectados, y por el otro, gineceos o pistilos formados por: ovarios cerrados con óvulos de doble tegumento, estilo y estigma, y con el requerimiento implícito del proceso de la doble fecundación. Desde los primeros tiempos las flores nunca han ejercido otra función más que la sexual, así que, toda la variabilidad que ofrecen ha estado y está dirigida exclusivamente a favorecer el éxito de la polinización y de la reproducción sexual en todos sus aspectos.

La diversidad floral pues, se debe examinar en términos de polinización donde las fuerzas selectivas de la evolución se han manifestado intensamente para optimizar el potencial reproductivo de las especies en los distintos grupos taxonómicos. Esto suele ir acompañado de una maximización de la producción de semillas, minimizando el gasto de energía y recursos

de dispersión de las mismas, en coordinación con los recursos florales y requerimientos nutritivos de los polinizadores y dispersores de semillas.

En este proceso de optimización floral que se dirige a la divergencia de los caracteres florales según los sistemas de polinización, se debe considerar conjuntamente la asociación planta-polinizador para poder entender la forma de compartir recursos y la forma en que están actuando las fuerzas selectivas (KEVAN, 1984).

Desde los primeros estudios de Sprengel en 1793 (VOGEL, 1996; LLOYD & BARRETT, 1996) gran parte de los estudios de Biología Reproductiva se han dedicado a las adaptaciones de las flores e inflorescencias a distintos polinizadores y tipos de polinización. Merecen destacar los famosos trabajos de FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971; PROCTOR & YEO 1973; VOGEL, 1978; KEVAN, 1978, 1984; ENDRESS, 1994; PROCTOR et al., 1996; HARDER & BARRETT, 1996; RICHARDS, 1986, 1997; BRIGGS & WALTERS, 1997; etc.) y como más reciente a DAFNI et al. (2000).

El proceso de la polinización se refiere al viaje que realiza el polen o gametofito masculino, desde que se libera de las anteras y llega al estigma del gineceo de la misma o de otra flor, para que se pueda realizar la fecundación y se produzcan semillas viables. Los distintos tipos de polinización están íntimamente relacionados con los distintos vectores que utiliza el polen en sus viajes desde las anteras de una flor, hasta los estigmas de la misma u otras y lejanas flores.

La polinización o transferencia del polen desde las anteras hasta el estigma, se puede realizar de muchas y variadas maneras según el tipo de vector y normalmente se agrupan en dos grandes categorías: Polinización biótica y Polinización abiótica (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971; PROCTOR & YEO, 1973; HARDER & BARRETT, 1996; RICHARDS, 1997; ACKERMAN, 2000; etc.).

Polinización biótica o zoócora. Se denomina así cuando el transporte del polen lo realizan seres vivos y en ella pueden intervenir todos los grupos de animales pero en general, principalmente estará referida a los insectos, aves y ocasionalmente algunos mamíferos generalmente pequeños como murciélagos, roedores y monos.

Polinización abiótica. Se denomina así cuando los vectores que intervienen en el transporte del polen son ajenos a los seres vivos y se ha observado en un 20% de las familias de Angiospermas.

Los síndromes florales de este tipo de polinización, que se suelen identificar con las flores unisexuales masculinas y femeninas, se caracterizan por una separación espacial y/o temporal de las mismas. Generalmente presentan periantio reducido y tanto las anteras como los estigmas quedan marcadamente expuestos a las corrientes de agua o aire. El androceo suele manifestarse con una gran producción de granos de polen.

Si los granos de polen son transportados por el viento, se dice que la polinización es anemógama, y si el transporte se realiza a través del agua, se dice que la polinización es hidrófila.

Las flores con polinización anemógama se distinguen de las flores con polinización epitrófila o acuática superficial y de la hidrófila o submarina, según sean los tipos de hábitat, condiciones físicas para la polinización, talla, forma y ultraestructura del polen, morfología y

ultraestructura de los estigmas y ratios de alogamia. Estos mecanismos de polinización revelan una fuerte relación entre la morfología de las plantas y el fluido dinámico que realiza el transporte (ACKERMAN, 2000).

La anemofilia se caracteriza por inflorescencias amentíferas, múltiples estambres, pistilos penicelados y los granos de polen frecuentemente esferoidales y pequeños. Estos síndromes florales se consideran en la actualidad especialmente importantes en islas oceánicas donde su asociación con la unisexualidad podría tener especial significado en la evolución de la dioecia (RICHARDS, 1997; BARRETT, 1998).

6.1. FLORES Y SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN. POLINIZADORES Y COEVOLUCIÓN. TENDENCIAS EVOLUTIVAS

Las tendencias evolutivas de la arquitectura floral claramente son el resultado de un incremento de la eficacia y precisión de la polinización, intensificándose, al mismo tiempo, el aislamiento reproductivo, de manera que se puede decir, que los mecanismos de aislamiento mediante selección natural activa, incluyen las adaptaciones a la polinización (LEVIN, 1978a, b; KEVAN, 1984; RICHARDS, 1997).

A excepción del punto de vista exclusivamente taxonómico o concepto instantáneo de la diversidad, que debe acomodar sus principios a la dinámica evolutiva, el concepto dinámico de Biodiversidad, contempla un entendimiento obligado entre los sistemas de cruzamiento de las poblaciones naturales y los distintos mecanismos de aislamiento reproductivo, tanto por barreras geográficas, como citológicas o cromosómicos, o por síndromes y fenología florales, síndromes de polinización, separación de formas sexuales y distintos sistemas de incompatibilidad, etc. (LEVIN, 1978a; PROCTOR, 1978; WEBB, 1984; KEVAN, 1984; BARRETT et al. 1997).

Aunque todavía el concepto de especie sigue siendo complejo y connota varios y diferentes aspectos y puntos de vista de la biodiversidad, todos ellos asumen, que las especies son grupos de individuos similares, pero diferentes y reconocibles de otros grupos semejantes, que conforman poblaciones que comparten relaciones genéticas muy cercanas (HEYWOOD, 1977; GRANT, 1984; KEVAN, 1984; BARRETT et al., 1997; CRISCI, 1998). Esta íntima relación entre las poblaciones de una especie, puede ser una consecuencia de la especiación, con o sin aislamiento reproductivo, pero siempre, producto de la acomodación a las fuerzas o presiones selectivas, donde un mismo linaje (ancestro y población o poblaciones descendientes) mantiene su identidad, frente a otros semejantes.

Es aquí en este punto donde la biología de la polinización lleva implícita una serie de relaciones sistemáticas de forma conjunta a vegetales y animales con una base evolutiva común, donde difícilmente se pueda separar e ignorar la relación de los distintos tipos de polinizadores y Angiospermas primitivas, desde principios del Cretácico.

La relación entre las tendencias evolutivas de la morfología y arquitectura floral de las Angiospermas y la biología de la polinización, como resultado de las fuerzas selectivas, obligan a un análisis histórico del significado de la polinización en la vida de las plantas (LEVIN, 1978a, b; KEVAN, 1984; BENTON, 1993; ENDRESS, 1994; ENDRESS & FRIIS, 1994; RICHARDS, 1997).

La transferencia del polen desde las anteras hasta el estigma se puede realizar por el viento, como en las antiguas Gymnospermas, pero en las Angiospermas este tipo de polinización se considera derivado, ya que desde el periodo Devónico se ha identificado una posible vectorización por artrópodos, mediante testigos fósiles, al hacerse evidente la aparición de la heterosporia y diversificación palinológica con sus distintos tipos de estructuras. Los diferentes tipos polínicos han sugerido posibles adaptaciones que parecen encaminadas a la unión y transporte de los granos de polen por los insectos.

Por ejemplo en el Jurásico, junto con flores pequeñas aparecen flores grandes y robustas (más propias de la entomofilia) en las Willansoniáceas ya extinguidas.

Aunque los orígenes exactos de las Angiospermas en el Cretácico todavía permanecen con alguna controversia, hay una serie de principios ampliamente aceptados que se han visto testificados por registros fósiles de polen «clavatipollenites» desde hace unos 130-120 m.a., confirmados también por registros de hojas y de flores, aunque más escasos, a finales del Cretácico principios del Terciario (Eoceno-Oligoceno) y aunque representan todavía flores pequeñas, también se pueden relacionar con cierto tipo de insectos polinizadores (KEVAN, 1984; BENTON, 1993).

La estructura hipotética de las Angiospermas primitivas, parece estar representada actualmente por flores de la familia *Magnoliaceae* y otras familias herbáceas como *Ranunculaceae* y *Papaveraceae*.

Todas las características de las flores del género *Magnolia* se consideran el punto de partida de la radiación adaptativa en la diversidad floral y parecen representar los estados primitivos no muy distantes de la estructura hipotética de las Angiospermas arcaicas, según una serie de características recogidas en los distintos registros fósiles (KEVAN, 1984; BENTON, 1993; RICHARDS, 1997).

Se trata de flores muy grandes, que suelen estar dispuestas de forma individual en árboles o grandes arbustos, con los órganos florales dispuestos en espiral, alrededor de un eje floral alargado que recuerda al «cono» de las Gymnospermas. Están provistas de muchos tépalos grandes, gruesos, venosos, generalmente blancos, sin marcas, ni pelos ni nectarios y todavía sin sépalos ni pétalos.

Interiormente a los tépalos, se disponen los estambres también en espiral, muy numerosos y sin clara diferenciación entre el filamento estaminal y las anteras. Estas, con dehiscencia longitudinal y extrorsa, producen granos de polen muy grandes y con una sola apertura.

Seguidamente en el interior y de forma apical, están los carpelos libres, numerosos, grandes, algunos con grandes óvulos ortótrofos. No hay estilo y el estigma se dispone directamente sobre el carpelo. Los frutos son folículos secos con dehiscencia longitudinal que dejan caer semillas grandes de color rojo que pueden atraer a pájaros y monos.

Como visitantes asiduos que buscan el polen como alimento, se pueden observar, los primeros órdenes de insectos que aparecieron en el registro fósil del Carbonífero, *Coleópteros* y *Dípteros*, antes de las Angiospermas y que evolucionaron más tarde, a mitad del Cretácico, alargando su aparato bucal para la succión de néctar, a *Himenópteros*, *Lepidópteros* y *Sírfidos*, coincidiendo con la principal radiación y diversificación de las Angiospermas.

El género *Magnolia* no tiene otro medio de reproducción, así que no es extraño que produzca flores tan grandes y con un alto y por otro lado ineficaz ratio Polen:Óvulo. Las flores son homógamas o dbilmente protándricas pero no suelen ofrecer semillas viables. La mayoría de las especies son autoincompatibles como en las otras familias consideradas relativamente primitivas, como Ranunculaceae, Papaveraceae y Theaceae con un sistema de autoincompatibilidad gametofítico también considerado el más arcaico de los sistemas de incompatibilidad.

Posteriormente, a finales del Cretácico, Terciario temprano, las Angiospermas sufren una segunda radiación mucho más importante en la que desarrollan el periantio (sépalos y pétalos) y donde además se pueden observar por lo menos, tres cambios fundamentales, junto a otros que también tienen relación con los nuevos tipos de polinización y que se pueden contemplar en la tabla 2: 1º Diferenciación de cáliz y corola por medio de sépalos y pétalos; aparecen nectarios. 2º Fusión de los pétalos para dar corolas con formas acampanadas, en trompeta o tubo y 3º La simetría radial de la actinomorfa, se convierte en la simetría bilateral de la zigomorfa.

Tabla 2. La flor de las angiospermas. Tendencias evolutivas del cretácico tardío; segunda radiación: la dirección puede ser reversible (PROCTOR et al., 1996)

Nº de partes florales infinito	Nº fijo de partes florales
Flores pequeñas	Flores grandes
	Flores pequeñas en inflorescencias
Inflorescencias con flores pequeñas	Inflorescencias especializadas con flores funcionalmente diferentes (Apiaceae, Asteraceae)
Ovario súpero	Ovario ínfero
Flores con polen como alimento	Flores con néctar como premio
Flores hermafroditas	Monoecia, dioecia y diclinia
Auto-incompatibilidad multialélica	Auto-compatibilidad
Auto-compatibilidad	Heterostilia
Polinización por pequeños insectos no especializados (escarabajos, avispas, moscas)	Polinización anemógama e insectos especializados: escarabajos, avispas y moscas de larga probóscide
Polinización especializada por avispas y moscas de larga probóscide	Polinización especializada por abejas, mariposas y mariposas nocturnas
Polinización por abejas y mariposas	Polinización por pájaros
Polinización por mariposas nocturnas	Polinización por murciélagos
Polinización por pájaros	Polinización por murciélagos

6.2. SÍNDROMES FLORALES Y POLINIZADORES. TENDENCIAS EVOLUTIVAS. COEVOLUCIÓN

Como ya se ha dicho anteriormente, las tendencias evolutivas de las distintas formas y arquitectura floral se identifican como un incremento hacia una mayor eficacia y precisión en la polinización, al mismo tiempo que se produce un mayor aislamiento reproductivo (LEVIN, 1978a, b; KEVAN, 1984).

La importancia del carpelo cerrado como una protección para los óvulos y semillas zoócoras, o para la selección del polen evitando la auto-fecundación no parece contradecir el origen Magnoliaceo de las Angiospermas, frente a la presencia de flores unisexuales, anemófilas y apétalas de las Hamamelidaceae y otras familias, donde la zoofilia se considera la condición derivada. De todas formas esta condición anemófila se ha visto evolucionar independientemente en otros grupos diferentes.

Respecto al tipo de polinización la importancia del número de piezas florales, aunque no está del todo claro, se ha visto importante en las dicotiledóneas con flores normalmente de cinco piezas, a veces cuatro y solo ocasionalmente tres, en relación a las monocotiledóneas con flores normalmente de tres piezas y más raramente cuatro.

Por otro lado, la posición del ovario en el nivel taxonómico de familia, está relacionada al parecer con la forma floral y modo de obtener la recompensa el polinizador. Los síndromes de polinización floral generalmente más aceptados están descritos por FAEGRI & VAN DER PIJL, (1971); PROCTOR & YEO, (1973); RICHARDS, (1978); FAEGRI, (1978); PROCTOR et al., (1996), etc.; donde la flor primitiva más generalizada se identifica con la forma plana de disco o copa, con gran número de estambres y pistilos que es polinizada por una serie de insectos indeterminados del suelo, como escarabajos masticadores consumidores de polen así como de otras partes y secreciones de la flor (BERNHARDT, 2000).

Las moscas son importantes polinizadores que polinizan esta forma floral primitiva de infinitas piezas y también otras formas de menor número de piezas y que también son polinizadas por otros insectos, ya que no poseen restricciones en la obtención de la recompensa. De todas formas, hay especies especializadas a la polinización por moscas (Araceae, *Dracunculus*, *Stapelia*, etc.) con coloraciones miméticas y olores a estiércol, carroña, hongos o vegetación podrida, que atraen a las especies apropiadas.

También hay moscas con aparato bucal especializado a las flores largamente tubulares, como las que presenta el género *Ceropegia* (Asclepiadaceae) que atraen a estos insectos produciendo un olor específico para luego atraparlos por un periodo de tiempo, mediante una especie de papilas cónicas en el interior de los lóbulos de la corola. Después de uno o dos días, por un cambio de posición de los lóbulos que se abren, las flores dejan escapar a las moscas, llevándose las polinias o unidades de dispersión a otra flor (PROCTOR & YEO, 1973). En Canarias puede que este requerimiento de polinización sea uno de los factores limitantes de las especies endémicas amenazadas del género *Ceropegia*.

La tendencia evolutiva más importante de las flores es la de estrecharse, y de disco o copa pasar a campana o embudo y tubo, aumentando así las restricciones a determinados polinizadores para entrar en su interior. En las flores grandes y acampanadas generalmente sim-

pétalas, los insectos tienen que arrastrarse para poder alimentarse de los recursos florales pero de tal manera que tocan obligadamente los esporófilos. A menudo son polinizadas por abejas y también por otros insectos visitantes de las especies con flores en embudo como *Convolvulus*, *Datura*, *Muscari*, etc. polinizadores más especializados como las mariposas, polillas, etc. (PROCTOR & YEO, 1973; PROCTOR et al., 1996). Las flores con forma de trompeta, salviforme o coripétalas similares (Brassicaceae, algunas Boraginaceae, Plumbaginaceae, etc.) se caracterizan por la polinización por insectos que se posan y que permanecen sobre la plataforma formada por los lóbulos de la corola, introduciendo sus probóscides dentro del tubo de la corola, para alimentarse y tocando tanto anteras como estigmas. Es típico de las mariposas y algunas moscas y abejas de probóscides medias a largas.

Las flores tubulares como las de *Nicotiana glauca* (Solanaceae) son polinizadas por insectos de largas probóscides que revolotean y permanecen encima de la flor o cogiendo de ella.

Las flores personadas o bilabiadas son generalmente tubulares, zigomórficas y con simetría bilateral como Labiatae, Scrophulariaceae, Acanthaceae, algunas Boraginaceae, etc. En la mayoría de ellas, los órganos sexuales de la flor están en la parte superior y se dice que la polinización tiene lugar de forma nototribica o por los dorsos de los polinizadores. En ellas los polinizadores suelen forzar su entrada a las flores separando el labio superior del inferior y luego se deslizan hacia el interior (KEVAN, 1984; RICHARDS, 1997).

Las flores con estandarte, típicas de las leguminosas pero que también se pueden considerar de forma no tan marcada en otras familias como Geraniaceae, Papaveraceae, etc. son polinizadas como las anteriores pero de forma «esternotribica» o con el polen colocado en posición ventral del insecto polinizador.

Todas estas tendencias evolutivas originadas generalmente en el Terciario medio tienen como polinizadores a insectos *Himenópteros* y *Dípteros* especializados, *Lepidópteros* y también cierto tipo de pájaros especializados como los colibrí.

Suelen tener importancia taxonómica a niveles de género e inferiores, según grados de simpetalia floral, actinomorfa, zigomorfa, etc. En Canarias, se puede citar como uno de los ejemplos más importantes de diversificación según modelos diferentes de síndromes de polinización, los géneros *Echium* (Boraginaceae), *Teucrium* (Lamiaceae), *Lotus* (Leguminosae), *Isoplexis* y *Scrophularia* (Scrophulariaceae), y *Canarina* (Campanulaceae), uno de los aspectos más estudiados de la Biología Reproductiva en Canarias (OLESEN, 1985, 1988; OLESEN et al., 1998).

La aparición de la existencia de recursos y recompensas para los polinizadores se debe considerar además desde los niveles de comunidad vegetal.

6.3. UNIDADES POLÍNICAS DE DISPERSIÓN Y TIPOS DE POLINIZACIÓN

En las Angiospermas los granos de polen tienen diferentes formas de dispersarse según distintos tipos de unidades o agregados polínicos, asociación variable de granos de polen y según diferentes vectores de dispersión (CRUDEN & JENSEN, 1979; PACINI & FRANCHI, 1998; PACINI, 2000; HESSE et al., 2000). Los principales modelos de unidades polínicas de dispersión se pueden observar en la tabla 3.

Tabla 3. Unidades polínicas de dispersión y tipos de polinización (PACINI & FRANCHI 1998). A) dispersión independiente de los granos de polen en mónadas. B) agrupaciones polínicas filamentosas enmarañadas, típicas de plantas acuáticas; C, D y E) agrupaciones polínicas adheridas por sustancias viscosas derivadas de las células del tapete como: *pollenkitt* muy común y generalizado tanto en Dicotiledoneas como en Monocotiledoneas, *trifina* conocida solo en Brassicaceae, *viscin-thread* o fibras conectivas de esporopolenina y *elastoviscin* en algunas Orchidaceae y Asclepiadaceae; F) agrupaciones de polen en tétradas compartiendo paredes comunes; G, H y K) agrupaciones de tétradas adheridas por sustancias viscosas derivadas de las células del tapete; I, L y M) agrupaciones de tétradas compartiendo paredes comunes: poliadas, massulas y polinias.

TIPOS DE UNIDAD POLÍNICA	Tipos de Polinización				
	Anemofilia	Hidrofilia	Entomofilia	Ornitofilia	Chiropterofilia
A. Mónadas (aire y superficie acuática)	x	x			
B. Mónadas muy elongadas y enmarañadas (submarina)		x			
C. Mónadas agrupadas por «pollenkitt» o trifina	x		x	x	x
D. Mónadas agrupadas por «viscin threads»			x		
E. Mónadas agrupadas por «elastoviscin»			x		
F. Polen en Tétradas	x				
G. Tétradas agrupadas por «pollenkitt»	x		x		
H. Tétradas agrupadas por «viscin threads»			x	x	
I. Poliadas			x	x	
J. Tétradas unidas por una delgada capa de calosa (pA)			x		
K. Tétradas agrupadas por «elastoviscin» (pB)			x		
L. Massulas: tétradas agrupadas con paredes comunes (pC)			x		
M. Polinias: tétradas agrupadas en polinium con exina externa			x		

La tremenda diversidad que presentan estos agregados polínicos, se piensa que puede ser debido a varios factores: como mecanismos que eliminan la competencia entre polinizadores, o mecanismos para transportar el polen necesario y fecundar ovarios con gran cantidad de óvulos para lo cual se requiere polinizadores específicamente programados.

El origen, naturaleza, distribución sistemática y variabilidad de las distintas estructuras conectivas de los granos de polen, dentro de las unidades de dispersión, es diferente y tiene distintas funciones en relación al proceso de polinización. Por un lado, en la formación de las

agrupaciones polínicas pueden intervenir fibras conectivas de esporopolenina como las «viscin threads» y por otro lado, se han observado conexiones polínicas dentro de la antera a modo de «pollen basket» en las Boraginaceae (*Echium*) y Scrophulariaceae, que en *Echium*, al menos, está formado por elementos celulares de las regiones septales modificadas y actúa como un agente de presentación de polen (HESSE et al., 2000).

Mientras el polen de la mayoría de las Gymnospermas se caracteriza por tener un bajo contenido acuoso y periodo de dormancia durante la dispersión, algunas Angiospermas tienen pólenes con alrededor de un 70% de agua y no tienen periodo alguno de dormancia, lo que implica que este tipo de polen, necesita encontrar un estigma receptivo compatible, en poco tiempo. Esta característica aumenta la capacidad competitiva del gametofito masculino, lo cual parece haber sido determinante para el éxito evolutivo de las Angiospermas. Cuando aumenta el número de óvulos por ovario, la capacidad competitiva del polen disminuye, aumentando la capacidad competitiva del gametofito femenino. Es importante la longevidad y viabilidad del polen que también está relacionada con los distintos tipos de polinización.

El carácter entomófilo de las primitivas Angiospermas, ampliamente reconocido, ha revertido muchas veces en el curso de la evolución, a la anemofilia e hidrofília, lo cual se puede explicar como mecanismo para evitar la competencia de las especies vegetales ante los polinizadores o como un recurso de algunos grupos taxonómicos propios de las zonas alpinas de las regiones templadas donde los polinizadores son escasos o ausentes.

El número de granos de polen por óvulo, producido en una flor o ratio Polen:Óvulo (CRUDEN, 1977) debidamente interpretado, es una de las referencias que se pueden usar para predecir los sistemas de cruzamiento de las plantas o niveles de auto-alogamia. Recientemente se han hecho estudios para revisar y determinar las fuerzas selectivas que pueden influir en esta relación, incluyendo la talla del polen, área del estigma y del polinizador en relación a los sistemas de cruzamiento, sistemas sexuales, vectores de polinización, unidades de dispersión, coexistencia de polen y néctar como recompensa en una flor o sólo polen como única recompensa y presentación primaria o secundaria del polen (BARRETT et al., 1997; CRUDEN, 2000).

Los resultados han mostrado una disminución notable del número de granos desde la xenogamia obligada a la facultativa, hasta la autogamia, y desde la anemofilia a la zoofilia que varía según los vectores animales, desde especies con tetradas, poliadas o polinias hacia las especies con monadas como unidades de dispersión. Desde especies con solo polen como recompensa hasta las que poseen polen y néctar. No se han encontrado diferencias entre las especies con presentaciones de polen primarias y las que poseen presentación secundaria.

Los distintos tipos de unidades de dispersión se consideran con origen polifilético distante y suelen estar relacionados con determinados tipos de polinización, así como a la cantidad de óvulos por ovario. Generalmente la mayoría de las especies anemófilas tienen un solo óvulo por ovario.

La dispersión de muchos de los tipos de unidades polínicas le corresponden a insectos que pueden variar en su especificidad y pueden ser atraídos por diferentes mecanismos y síndromes de polinización.

6.4. INFLORESCENCIA, TAMAÑO Y ARQUITECTURA. ANTIA

El significado adaptativo de los diferentes tipos de inflorescencias en las plantas con flores ha sido enormemente ignorado hasta hace unos años (WYATT, 1982). Los escasos trabajos de investigación publicados de los aspectos adaptativos en las disposiciones florales sugieren que el número de flores y su colocación espacial y temporal, determinan distintos niveles de polinización y fructificación en las poblaciones naturales.

Las necesidades de las plantas y la relación con la arquitectura de la inflorescencia, han sido frecuentemente conflictivas concluyendo de manera casi generalizada en una solución evolutiva que maximiza la contribución genética de una planta individual a la siguiente generación. Estas necesidades incluyen la atracción por el polinizador, frente a la competición de granos en el pistilo y ovario, dispersión de frutos frente a depredación de frutos, y la disposición de recursos vegetativos frente a los reproductivos.

En la mayoría de los casos se ha observado que, el tamaño de inflorescencia más exitoso en la producción de frutos es también el más frecuente en las poblaciones naturales. Además de afectar a la cantidad de descendencia, la arquitectura de la inflorescencia afecta a la vez, a la calidad de la misma, de la misma manera que la autogamia en relación a la alogamia (WYATT, 1982; LEDE & WEBERING, 1995).

Para establecer la función de las grandes inflorescencias multifloras se han dado las explicaciones más obvias, como la de aumentar la atracción de los polinizadores, ya que la imagen conjunta de este tipo de inflorescencias, visual u olfativa, presumiblemente incrementa la distancia sobre la cual puede ser detectada por los polinizadores.

El término latino «*anthium*» fue introducido por FAEGRI & VAN DER PIJL (1971) para describir las unidades atrayentes compuestas por flores. Este término se puede referir tanto a una inflorescencia como a todas las especies en flor de los prados alpinos y también a un árbol en plena floración. Se podría extender a densas llanuras de plantas en flor, particularmente si son rizomatosas. Los efectos acerca del tamaño se muestran como el mayor atractivo de las grandes antias o inflorescencias, para polinizadores como los abejorros y los de hierbas y flores árticas para los polinizadores en general.

Las antias o distintas unidades funcionales de floración en arbustos, árboles o plantas con crecimiento almohadillado no han sido bien explicadas hasta el momento. Cuanto mayor sean los conocimientos de los movimientos alimenticios de los polinizadores a través de estudios de campo, se podrán establecer mejores relaciones entre las distintas formas de crecimiento y los tipos de flor (KEVAN, 1984).

La situación de la flor en la inflorescencia es importante para el nivel de alogamia y fecundación, ya que las abejas y otros polinizadores visitan las inflorescencias altas y tienden a comenzar desde la base hacia arriba. Las flores de estas inflorescencias tienden a ser protráxicas y así mientras la base de las inflorescencias está en estado femenino, las flores del extremo están en fase masculina y desde ahí transfieren el polen a la próxima planta.

La parte de la inflorescencia con flores femeninas receptoras es importante, como lo es la parte polinífera dadora de polen. Los polinizadores acumularían suficiente polen para polinizar todas las flores en estado femenino de la siguiente inflorescencia o planta. Lo mismo pa-

sa en inflorescencias con disposición horizontal linear como muestran algunos estudios de transporte en inflorescencias capituladas donde el polen cargado por la abeja visitante es depositado efectivamente en los flósculos de la próxima cabezuela visitada.

Se conoce como caulifloría, a la presentación de flores en los troncos o limbos de las hojas, bastante común al parecer en los bosques pluviales tropicales. Los polinizadores como, murciélagos o pequeñas moscas de agua, vuelan debajo de la cúpula de los árboles con lo cual vuelan en lugares restringidos. Asociado con esto puede estar en parte la necesidad de uniones sólidas para sus frutos inusualmente pesados y dispersión de sus semillas (a menudo también mediante murciélagos) desde que los frutos generalmente grandes están maduros, más que ser un mecanismo para evitar la competición de los polinizadores en la bóveda del bosque pluvial.

La morfología de la inflorescencia puede ser compleja a veces con superposición de diferentes patrones como en las asteráceas y las poáceas. Desde un punto de vista evolutivo parece que las inflorescencias van desde las de flores separadas a las de una agrupación simplemente por la condensación o elongación de los entrenudos que depende del ambiente físico para los tipos de inflorescencias representados por la flora de un hábitat en particular.

6.5. GINECEO Y POLINIZACIÓN

El éxito de la polinización puede estar controlado asimismo por el gineceo a través de la competencia que se ejerce nada más llegar los distintos granos de polen a la superficie del estigma.

La competencia de los granos de polen para poder germinar, que comienza en la superficie del estigma de las plantas, puede ser debida sencillamente a razones de relación de cantidad de granos y espacio disponible, o a razones de relación de calidad de los granos y mecanismos de autoincompatibilidad.

Los sistemas de incompatibilidad que limitan el proceso de fecundación y pueden repercutir en la formación de frutos y semillas de diferentes maneras, dependen de los mecanismos de control según los distintos tipos de autoincompatibilidad como se verá en el próximo apartado. Según el control de la autoincompatibilidad sea de carácter gametofítico, esporofítico y/o mixto o tardío, el gineceo puede seguir controlando el crecimiento de los distintos tubos polínicos a lo largo del estilo, y asimismo el poder entrar en el óvulo y posteriormente el control de la aborción selectiva de embriones después de la fecundación, e incluso a lo largo del crecimiento de plántulas hasta que se convierten en individuos adultos.

6.6. FLUJO GÉNICO: POLINIZACIÓN Y DISPERSIÓN CON RELACIÓN A LA POBLACIÓN NATURAL

El estudio del significado de la polinización en la vida de las plantas tiene como finalidad analizar cuando la cantidad y transporte polínico se puede convertir en un factor limitante del éxito reproductivo de la población natural con relación a la producción y calidad de las semillas (RICHARDS, 1986, 1997; HERRERA, 1989; PROCTOR et al., 1996; HARDER & BARRETT, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; LARSON & BARRETT, 2000).

El ciclo vital de una planta empieza desde la germinación de una semilla, su establecimiento como plántula, crecimiento vegetativo y cuando llega a adulto con la floración se prepara para la formación y dispersión de semillas y/o frutos. Cada uno de estos pasos es vital para la supervivencia de las poblaciones naturales, y algunos de los factores limitantes más importantes del ciclo vital se suelen encontrar en algunas de las fases del largo y a veces complejo proceso de polinización.

El flujo génico en las poblaciones naturales, vital para cualquier ser vivo, se lleva a cabo en las plantas mediante los procesos de polinización y dispersión del polen, así como de los frutos y semillas, siendo determinantes en los sistemas de cruzamiento y configuración genética de la población o poblaciones, según la formas de crecimiento o duración del ciclo vital de las distintas especies.

La polinización es la única vía por la que una planta se relaciona y mantiene contacto con las demás y es la fase en la que los genes se pueden reagrupar y distribuir para la siguiente generación, constituye por tanto el punto de partida para el cambio evolutivo. Los diferentes modo de polinización y dispersión de semillas tendrán un profundo impacto en las migraciones del flujo genético de las poblaciones y por tanto en los procesos de mantenimiento de las mismas y evolución.

Para las especies fugaces de ciclo vital corto, el periodo de floración y polinización es de crucial importancia para la próxima generación, pero en las plantas longevas de ciclos largos y que además alternan con reproducción vegetativa, la polinización no va a desempeñar un papel tan decisivo, salvo en los casos de muerte de individuos o en periodos de colonización.

Muchas veces del éxito de la polinización depende la variabilidad y calidad de las semillas formadas y futuros individuos, constituyendo un nexo vital para la persistencia de la mayoría de las poblaciones. Para las especies con flores hermafroditas tanto en casos de auto-polinización y autogamia como en casos de polinización cruzada o alogamia *s.l.*, la formación de frutos y semillas requiere una gran inversión de nutrientes y energía, y el paso de un tipo al otro dependerá de las distintas presiones de selección.

La determinación exacta de la medida y magnitud de la polinización como factor limitante en la formación de frutos y semillas es difícil de precisar, ya que al mismo tiempo la disponibilidad de recursos en la formación de semillas, está íntimamente relacionada y varía con los grupos taxonómicos, áreas geográficas y entre ciclos reproductivos de años contiguos. Así que, salvo en los casos donde la escasez de polinizadores sea extremadamente grave, es difícil cuantificar la relación causa-efecto. Lo que si se sabe es que la formación de frutos y semillas también depende en gran medida del comportamiento y eficacia de los polinizadores. En principio se espera que pájaros, murciélagos y pequeños mamíferos sean más efectivos y transporten mayor cantidad de polen que los pequeños insectos y de la misma manera, las migraciones del flujo génico estarán sujetas a la distancia de los vuelos y capacidad de movimiento de los polinizadores o agentes de dispersión.

Por otro lado la disponibilidad de recursos masculinos también está controlada por el gineceo a través de los sistemas de autoincompatibilidad que limitan el proceso de fecundación, y pueden repercutir en la formación de frutos y semillas que dependen asimismo de los mecanismos de control según los distintos tipos de autoincompatibilidad, como se ha comentado anteriormente y se verá en el siguiente apartado.

7. SISTEMAS DE AUTOINCOMPATIBILIDAD. FLOR Y HETEROMORFISMOS. SISTEMAS DE INCOMPATIBILIDAD MIXTOS. AUTOINCOMPATIBILIDAD TARDÍA

La forma más común de evitar la auto-fertilización para las especies hermafroditas, es mediante la barrera fisiológica de los sistemas de auto-compatibilidad que dificultan o imposibilitan que una misma flor se auto-fecunde, aunque sea abundantemente auto-polinizada. Posiblemente haya sido la manera más común de hacerlo desde los primeros tiempos.

La autoincompatibilidad le da a las plantas la capacidad de diferenciar su propio polen para rechazarlo, del polen de las flores de otros individuos, para permitir que este último germine y fecunde a sus óvulos.

La presencia o ausencia de los sistemas de autoincompatibilidad comúnmente es fácil de detectar, pero no los detalles de los distintos mecanismos para los que haría falta estudios fisiológicos con técnicas de microscopía de fluorescencia y técnicas moleculares.

Hay relativamente pocos estudios experimentales de incompatibilidad y generalmente buena parte de lo escrito se ha realizado a partir de extrapolaciones. Los primeros estudios experimentales se deben a Darwin, pero no fue hasta los años 1913 y 1921 (GIBBS, 1988; BRIGGS & WALTERS, 1997) cuando quedó genéticamente demostrada y de forma más clara.

En la actualidad los sistemas de incompatibilidad no se clasifican en dos grandes grupos como se hacía tradicionalmente (gametofíticos y esporofíticos) pues aunque los mecanismos de control se ejerzan desde el gametofito o esporofito, las bases genéticas y los procesos de reconocimiento en los distintos táxones son muy variados, complejos e incluso de naturaleza mixta entre unos y otros.

Actualmente está la tendencia a englobarlos en cuatro grandes tipos: autoincompatibilidad gametofítica, autoincompatibilidad esporofítica homomórfica, autoincompatibilidad esporofítica heteromórfica, y un grupo de mecanismos o sistemas mixtos que se agrupan con el nombre de autoincompatibilidad tardía y críptica (fig. 5; tabla 4).

En cada uno de ellos se han encontrado variaciones que todavía no están del todo claras y necesitan de mucha más investigación a todos los niveles (GIBBS, 1986, 1988; RICHARDS, 1986, 1997; SEAVEY & BAWA, 1986; DAFNI, 1992; etc.).

7.1. AUTOINCOMPATIBILIDAD GAMETOFÍTICA

Este sistema encabeza una variedad de mecanismos en los que el grano de polen es reconocido durante el crecimiento del tubo polínico a lo largo del estilo, donde se rechaza y bloquea. Es un sistema multialélico en la población, con un número variable de loci (de uno a cuatro), se manifiesta con individuos homomórficos, polen con dos núcleos y presenta estigmas de tipo húmedo.

Se conoce en un rango de más de 70 familias, y es típico en táxones de *Oenothera* (Onagraceae), *Trifolium* (Leguminosae), *Papaver* (Papaveraceae), *Prunus* (Rosaceae), *Nicotiana* y *Solanum* (Solanaceae), *Lilium* (Liliaceae), algunas Cistáceas, Escrofulariáceas, Ranunculáceas, Gramíneas, etc.



Fig. 5. Sistemas de incompatibilidad (GIBBS, 1986, 1988; OTTAVIANO et al., 1992; PROCTOR et al. 1996; RICHARDS, 1997).

Tabla 4. Sistemas de incompatibilidad. Clasificación tradicional. Características principales (DAFNI, 1992).

CARÁCTER	GAMETOFÍTICO	ESPOROFÍTICO
Control genético	> 1 <i>locus</i> multialélico	> 1 <i>locus</i> multialélico
		1 <i>locus</i> dialélico
Lugar de interrupción	Estilo	estigma (superficie)
Estigma	Húmedo	Seco
Proteína estigmática	—	+
Polen	Bicelular	Tricelular
Flor	Homomórfica	Heteromórfica

El mecanismo de control mejor conocido es el que reconoce al polen durante el crecimiento del tubo polínico a lo largo del estilo, pero lo paraliza antes de su llegada al óvulo. La explicación genética parte de la base de que cada planta tiene que ser heterocigótica para el gen S, responsable de la incompatibilidad y como el sistema es multialélico, distintos individuos pueden llevar alelos diferentes.

Las células del estilo, diploides con dos alelos, reconocen al alelo que lleva el núcleo del tubo polínico, dominio del gametofito. Si es el mismo, lo rechazan y el tubo va frenando hasta que se para por oclusión de la calosa; si el alelo del polen es diferente, el crecimiento continúa normalmente para que la fecundación tenga lugar.

En las gramíneas, se manifiesta un poco diferente. El reconocimiento suele ser en la superficie del estigma y el tubo polínico se bloquea al penetrarlo, por lo que suele resultar bastante eficiente. De forma parecida ocurre en otras familias de monocotiledóneas, *Commelinaceae* (*Tradescantia*) y *Onagraceae* (*Oenothera*) donde el reconocimiento tiene lugar a nivel de las papilas estigmáticas y el bloqueo del tubo se produce apenas por debajo del estigma.

Este sistema de incompatibilidad, ha sido estudiado genéticamente en pocos táxones. En *Papaver* (*Papaveraceae*), *Trifolium* (*Fabaceae*) y muchas otras familias parece estar controlado por un solo *locus* genético. En *Papaver rhoeas* se han descubierto de 25 a 45 alelos en las poblaciones naturales, de esta manera una planta puede ser compatible con alrededor del 80% de los individuos y totalmente incompatible con menos del 5% de los individuos.

En las gramíneas, un poco más complejo, parece estar controlado por dos *loci*, en especies de *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) por tres, en *Beta* por cuatro, de manera que cuantos más *loci* intervengan en el control, habrá más posibilidad de encontrar más individuos compatibles en la población. El proceso de control genético de los mecanismos *multiloci* está muy poco conocido y probablemente no es igual al mecanismo de uno solo.

7.2. SISTEMA DE AUTOINCOMPATIBILIDAD ESPOROFÍTICO HOMOMÓRFICO

En este modelo de incompatibilidad, también multialélico, el lugar de reconocimiento, siempre tiene lugar en la superficie del estigma, al ser una proteína que se encuentra en la cubierta del grano de polen, la responsable de dicho reconocimiento (GIBBS, 1986).

Esta proteína de reconocimiento procede de las células del tapete y se encuentra en la ectexina del polen dominio del esporofito, y de ahí la denominación de este sistema de incompatibilidad.

El mecanismo de control lo ejerce el esporofito (con la implicación de los dos alelos) y necesita asumir la relación de recesividad/dominancia entre las series de alelos de la población. El crecimiento del tubo polínico se bloquea desde el principio, antes de entrar o al entrar, impidiendo la penetración, por lo que se considera uno de los sistemas más eficientes.

Es característico de dos de las mayores y más importantes familias de Angiospermas: Brassicaceae y Asteraceae. También aparece en algunos miembros de Convolvulaceae y Betulaceae pero se necesitan más estudios que confirmen que es el mismo tipo de sistema (GIBBS, 1986, 1988) lo mismo para Caryophyllaceae (*Cerastium*) con un mecanismo intermedio en relación al del sistema gametofítico.

En crucíferas y compuestas, y probablemente alguna otra familia, está involucrado un solo locus y es también un sistema multialélico, habiéndose identificado en Brassicaceae hasta 34 alelos. Está considerado como uno de los sistemas más eficientes donde cada miembro de la población se podría cruzar con la mayoría de los individuos, pero no con los más allegados.

Mención especial merecen los géneros endémicos de Canarias, *Parolinia* (Brassicaceae) y *Argyranthemum* (Asteraceae) presuntamente con este sistema de autoincompatibilidad, actualmente en estudio en el Jardín Botánico Viera y Clavijo.

7.3. SISTEMA DE AUTOINCOMPATIBILIDAD ESPOROFÍTICO HETEROMÓRFICO (DIALÉLICO)

Se ha encontrado otro sistema esporofítico que es dialélico, que además tiene asociadas diferencias estructurales fenotípicas y se manifiesta como heteromórfico. Está asociado a estigmas secos y polen con tres núcleos. Generalmente hace referencia a la existencia de dos o tres tipos de individuos, dentro de una misma población, según diferencias estructurales de la flor y se conoce de forma generalizada como heterostilia, pudiendo reconocer algunas variantes. Las modalidades del sistema heteromórfico, se encuentran en todo tipo de hábitats, desde el desértico al acuático y desde los trópicos al ártico, y generalmente está asociado al hábito perenne frecuentemente herbáceo.

No suele ocurrir en grupos taxonómicos con flores de estructura primitiva, con simetría radial, pétalos soldados, entomófilas, generalmente con pocos estambres que necesitan polinizadores. Ha evolucionado muchas veces incluso dentro de la misma familia (Rubiaceae).

El caso más familiar se refiere a la distilia o los dos tipos de flor encontrados por Darwin según la posición y altura del estilo y anteras, en una población de *Primula veris* (Primulaceae). La forma «pin», longistila, tiene el estilo mucho más alto con el estigma visible y las anteras mucho más bajas, y por el contrario, la forma «thrum», brevistila, siempre tiene el pistilo muy bajo rodeado por anteras altas de filamentos largos.

Las células de las papilas estigmáticas «pin» suelen ser más largas que las del estigma «thrum» que además morfológicamente tiende a ser mucho más papiloso.

La talla de los granos de polen también suele ser diferente, pero a la inversa, las anteras «pin» producen polen de talla más pequeña pero en mucha mayor cantidad, más del doble que las anteras «thrum» (GANDERS, 1979; DAFNI, 1992; RICHARDS, 1997).

La heterostilia puede presentar ligeras variantes dentro de la misma familia y está citada para unas 25 familias de Angiospermas (DULBERGER, 1970; GANDERS, 1979; MCCALL, 1996; GUITIÁN et al., 1998; BARRETT et al., 2000), entre las que se encuentran las Rubiáceas con una gran representación de géneros, entre los que se encuentran los posibles parientes continentales de *Phyllis* y *Plocama* (*Anthospermum* y *Paederia*), Boraginaceae (*Anchusa*, *Pulmonaria*, *Lithospermum*, etc.), Hypericaceae (*Hypericum*), Lamiaceae (*Salvia*), Oleaceae (*Jasminum*), etc. Cada una con ligeras diferencias según los grupos.

Un segundo caso se refiere a la tristilia presente en solo cinco familias de Angiospermas, Oxalidaceae, Lytraceae, Ponderiaceae y Amarilidaceae, donde Darwin observó, tres clases de individuos de una misma población, con tres tipos de flor diferentes según tres alturas de estilos y tres posiciones alternativas de anteras. Los distintos tipos de flor en la misma especie, fueron el sujeto de los más famosos estudios de Darwin, que descubrió y llevó a cabo experimentos con las formas «pin» y «thrum» de *Primula veris*. Descubrió la existencia de heterostilia en unas 14 familias con los casos de distilia y tristilia. Los cruces entre flores de distinto tipo produjeron abundantes semillas y los autocruces o cruces entre los mismos tipos de flor, apenas dieron semillas. Esto y otros experimentos llevaron a Darwin a que la distilia y en general los heteromorfismos son mecanismos que favorecen y obligan a la polinización cruzada.

La heteromorfía está asociada a un sistema de autoincompatibilidad parecido al esporofítico homomorfo pero menos eficaz, en donde los autocruces y cruces del mismo morfo no proliferan casi nunca, a excepción de algunos casos de distilia.

El mecanismo de control y reconocimiento entre estigma y polen es complicado y suele ser diferente en cada caso.

En algunas especies de *Primula*, los tubos polínicos iniciales de las formas brevistilas y longistilas no suelen penetrar el estigma pero en otras especies, los tubos polínicos de algunas formas longistilas, «pin», suelen penetrar el estigma y a veces incluso, pueden llegar a la base del estilo (GIBBS, 1986; RICHARDS, 1986, 1997).

Los sitios de inhibición suelen diferir entre los morfos de una misma especie y uno de ellos indistintamente, suele ser más complejo, con dos o tres lugares de inhibición. Generalmente, las especies más estrechamente relacionadas tienen modelos similares de inhibición.

En familias como Boraginaceae y Plumbaginaceae, con géneros heteromórficos, el reconocimiento del polen «no legítimo» ha evolucionado mediante un sistema mecánico de manera diferente.

En el caso del género *Pulmonaria* (Boraginaceae) como otros muchos de la familia, entre los que se encuentra *Echium*, tienen papilas estigmáticas a modo de «chincheta» que pueden actuar de filtro, pues los granos de polen solo pueden hidratarse y germinar cuando se encuentran en los huecos interiores de las mismas.

El polen «thrum», de talla mayor que el «pin», si se auto-poliniza con su estigma «thrum», de espacios interpapilares tan estrechos le harán de barrera y no le permitirán su entrada, mientras que sí podrán dejar pasar y germinar al polen «pin», de talla menor.

A veces en los estigmas «pin» lógicamente se puede infiltrar algún polen del mismo morfo, pero suele ser bloqueado en el estilo.

En la misma familia, el género *Anchusa* con papilas estigmáticas similares, el mecanismo no está claro y la reacción de autoincompatibilidad parece estar controlada por un sistema multialélico en vez de dialélico.

La heterostilia parece tener el tipo de autoincompatibilidad menos eficiente, ya que puede fallar bastantes veces, sobretodo en las plantas longistilas «pin»; y en segundo lugar, porque una planta sola puede fertilizar a la mitad o 2/3 de la población.

En Canarias es un tema que está absolutamente inexplorado y merece atención en familias que lo presentan y que tienen especies endémicas amenazadas, dada su posible implicación en el éxito reproductivo de las poblaciones naturales. GANDERS (1979) con una larga relación de familias y géneros que presentan heterostilia diferencia los casos de distilia y tristilia que se debiera tener en cuenta para ir a la búsqueda y detectar estos síndromes florales en familias y géneros con especies en peligro. Presentes en Canarias, Acanthaceae (a explorar en *Ixanthus* género endémico), Boraginaceae (*Anchusa*, *Arnebia*) Fabaceae, Gentianaceae, Hypericaceae (*Hypericum*), Oleaceae (*Jasminum*), Plumbaginaceae (*Armeria*, *Limonium*), Polygonaceae, Santalaceae (a tener en cuenta en *Kunkeliella*, género endémico con tres endemismos en peligro) y Rubiaceae con más de 100 géneros, entre otras.

El tercer caso observado se refiere a un tipo de dimorfismo floral dialélico con dos tipos de individuos que muestran flores dimórficas generalmente homostilas, pero que al microscopio óptico pueden diferenciar dos clases de estigmas asociados a dos tipos de polen. Se ha encontrado en la familia Plumbaginaceae, géneros *Armeria* y *Limonium*.

La forma floral llamada «pap» tiene el estigma papiloso con protuberancias y produce polen B de retículo fino, la forma «cob» presenta las papilas estigmáticas a modo de «piña de millo» o mazorca y un polen A con ornamentación reticulada más amplia e infractectum más desarrollado (BAKER, 1953a, 1953b, 1966; FERNÁNDEZ & DEVEZA, 1983; ROCA, 1983; FERNÁNDEZ et al., 1985).

En el mecanismo de control y reconocimiento de autoincompatibilidad, interviene otro sistema mecánico mediante el cual tiene lugar la interrupción del tubo polínico. Se ha observado en el género *Armeria* y posiblemente esté ocurriendo de la misma forma en el género *Limonium*.

El polen A de flores «cob», con retículo amplio y grandes lúmenes y báculos, sólo se puede hidratar y germinar si es atravesado por las protuberancias de las papilas «pap»; en esta reacción de reconocimiento interviene una lipoproteína que se encuentra dentro de las aperturas de este tipo de polen, procedente de las células del tapete de las anteras, y por esa razón el polen A no se adhiere bien a sus propios estigmas «cob» de células lisas, sin protuberancia alguna.

Por el contrario el polen B, finamente reticulado de las plantas «pap», se puede adherir a ambos tipos de estigmas, lo que sugiere que la lipoproteína se encuentra por toda la superficie externa de dicho polen. Experimentos con extractos de polen A en sus propios estigmas «cob», han logrado aumentar hasta un 10% los granos adheridos, hecho que confirmaría que efectivamente la lipoproteína está involucrada en el reconocimiento e hidratación de los granos de polen.

El control genético parece ser relativamente sencillo. En los casos de distilia, la reacción de incompatibilidad está controlada genéticamente por bloques de genes ligados que actúan como un «super-gen» con dos alelos. Las formas «thrum» (Aa) suelen ser heterocigotas y las «pin» (aa) homocigotas. En los casos de tristilia, parece que actúan dos genes cada uno con dos alelos (GANDERS, 1979; RICHARDS, 1997).

En el caso de flores «pap» y «cob» del género *Armeria* que suele ser homostilo, los individuos «pap» (aa) son homocigotos y los «cob» (Aa) heterocigotos, pero en el género *Limonium*, algunas especies heterostílicas como *L. vulgare*, las formas brevistilas «thrum» de las flores «pap» (aa) son homocigotas y las «cob» (Aa) heterocigotas a pesar de ser longistilas «pin», lo cual querría decir que el origen de la longistilia de *Limonium* proviene de la homostilia del género *Armeria* y que además las formas «cob» y «pap» evolucionan independientemente de las formas heterostílicas «pin» y «thrum» (BAKER, 1966; RICHARDS, 1997).

7.4. INCOMPATIBILIDAD TARDÍA E INCOMPATIBILIDAD CRÍPTICA

Toma ese nombre un conjunto de mecanismos de autoincompatibilidad donde la interrupción del tubo polínico tiene lugar después que ha entrado en el óvulo y/o antes de entrar en el saco embrionario o después. Se le ha relacionado muchas veces con la incompatibilidad gametofítica, pero también se ha citado para táxones heterostílicos como *Anchusa* (Boraginaceae) y varias Rubiaceae (GIBBS, 1988).

Tradicionalmente se citan como pioneros los trabajos de Knight & Rogers y de Cope en el género *Teobroma* y posteriormente lo definen como sistema diferente SEAVEY & BAWA (1986) haciendo un listado de unos 25 ejemplos en unas 16 familias (GIBBS, 1988; RICHARDS, 1997).

Sin embargo también existen otros ejemplos en otros táxones de géneros y familias como *Gasteria* (Liliaceae), *Medicago* y *Lotus* (Leguminosae), etc. Se le ha dedicado poca atención y la mayoría de los ejemplos parecen estar restringidos a floras tropicales y subtropicales (Bombacaceae, Bignoniaceae).

Este tipo de incompatibilidad engloba un conjunto de mecanismos de naturaleza mixta al parecer de origen polifilético y secundario, donde no parece que haya una línea evolutiva definida. Se divide en dos grandes grupos: «pre-cigótica», antes de la fecundación (*Lotus*, *Aca-*

cia y *Teobroma*) y «post-cigótica», después de la fecundación. Se puede confundir con «inbreeding depression» (*Lilium*, *Asclepias*, *Teobroma*, Bombacaceae, Bignoniaceae).

La incompatibilidad críptica se refiere a un tipo de incompatibilidad encontrado en el género *Clarkia* (Onagraceae) y algunos táxones de Ericaceae (*Vaccinium* y *Rhododendron*), detectable solamente cuando hay presencia simultánea de autopolen y polen de otros individuos, pues es cuando la planta rechaza al autopolen (BOWMAN, 1987; RICHARDS, 1997). En realidad podría llamarse preferencial o alternativa ya que el rechazo no se produce con la presencia exclusiva del autopolen.

8. SISTEMAS DE CRUZAMIENTO

Una de las características del ciclo vital de las especies es la determinación de los sistemas de cruzamiento por los caracteres reproductivos que, según el éxito reproductivo, gobiernan la transmisión genética entre las generaciones y a su vez, la configuración genética de las poblaciones naturales (WEBB, 1984; RICHARDS, 1986, 1997; HAMRICK & GODT, 1996, 1997; PROCTOR et al., 1996; HUSBAND & SCHEMSKE, 1995, 1996, 2000; BRIGGS & WALTERS, 1997; BARRETT et al., 1997; etc.).

Los sistemas de cruzamiento en las especies de Angiospermas están íntimamente ligados a los síndromes florales, sistemas sexuales y heteromorfismos, como también a los distintos mecanismos de polinización y de autoincompatibilidad.

Son muy difíciles de conocer y detectar, no solamente por la complejidad del proceso de polinización, que depende además de causas extrínsecas como los polinizadores, sino también por la difícil detección de algunos de los sistemas de autoincompatibilidad. Asimismo la dificultad viene implícita por los continuos cambios de situación de un sistema a otro, incluso en el ámbito de las poblaciones naturales, donde se pueden producir situaciones ocasionales o preferenciales de auto o alogamia *s.l.*, y/o lo más frecuente y generalizado, cruzamientos mixtos con presencia indistinta de auto-alo-xenogamia en diferentes ratios y proporciones según táxones y presiones ambientales.

Como consecuencia, el éxito reproductivo de las poblaciones naturales está determinado por la integración funcional de aspectos reproductivos como: la disponibilidad de recursos florales: ratio Polen:Óvulo, la polinización y los cruzamientos o apareamiento dentro o entre individuos (auto-xenogamia). Esta integración funcional reproductiva, requiere a su vez que la evolución de las especies se lleve a cabo con cambios absolutamente coordinados entre los caracteres reproductivos y el resto de los caracteres del ciclo vital (WEBB, 1994; BARRETT et al., 1997).

Es fundamental que en el estudio de los sistemas de cruzamiento se requiera y necesite la observación de todos los aspectos funcionales del ciclo vital y se realice con una perspectiva globalizadora que desgraciadamente no se ha propiciado, dada la fragmentación de la Biología Reproductiva en subdisciplinas botánicas según las distintas fases y aspectos del ciclo vital.

A partir de la década de los 70 y 80, disminuyen los estudios de polinización y dispersión como consecuencia del auge de la «biología de poblaciones», que enfoca sus estudios preferentemente hacia la observación de algunos síndromes florales de heteromorfismos y sis-

temas sexuales y su evolución, contemplando aquellos mecanismos que propician el cruce entre diferentes individuos como la dioecia. Asimismo, aumentan los estudios microevolutivos a niveles específicos haciendo uso de la biología comparada para testar hipótesis acerca de la ecología y evolución de los aspectos reproductivos, proliferando a su vez estudios filogenéticos que contemplan táxones con diferentes ciclos vitales y formas de crecimiento.

Sin embargo la variabilidad de algunos síndromes florales responsables de la auto-alogamia a niveles intraespecíficos, dan fe de la labilidad de algunos aspectos y caracteres reproductivos para las filogenias morfológicas, a excepción de algunos caracteres polínicos que por el contrario en algunos grupos suelen ser conservativos a distintos niveles taxonómicos incluso a veces en el nivel específico. En la actualidad se consideran de alto valor filogenético aún sin explorar, como ya se ha comentado en el apartado de polinización.

Los estudios de integración funcional reproductiva (datos de disponibilidad de recursos ratio Polen:Óvulo, talla del polen, síndromes florales de polinización y cruzamientos entre individuos: auto-alo) junto con el resto de los caracteres del ciclo vital de las especies, requieren análisis de correlaciones de la evolución de los caracteres reproductivos y la de otros caracteres vegetativos como el hábito asociado a la longevidad de las especies.

8.1. CLASIFICACIÓN Y DEFINICIONES

El estudio de los sistemas de cruzamiento y éxito reproductivo de las poblaciones naturales es de básica importancia, no solamente por su efecto directo en la estructura genética, dinámica y procesos evolutivos, sino por la posibilidad de conocer los posibles fallos reproductivos y diseñar medidas correctoras para las estrategias de recuperación y conservación de los táxones amenazados.

Cuando las plantas con flores hermafroditas que se reproducen sexualmente pueden autopolinizarse y fecundarse dentro de una misma flor, se hablará de autogamia *s.s.*; entre flores diferentes de alogamia; y dentro de una misma inflorescencia o de varias pero siempre en el mismo individuo, de geitonogamia. Especies con muchas inflorescencias e inflorescencias con gran cantidad de flores son más propensas a tener geitonogamia que las especies más pequeñas con menos inflorescencias y menos flores; como consecuencia estas plantas producirán mas semillas pero con menos variabilidad y de posible peor calidad o con «inbreeding depression».

Para evitar la auto-fertilización, las plantas desarrollan complejos sistemas de autoincompatibilidad u otros mecanismos florales que favorecen drásticamente la separación de sexos, temporal o espacial o, como la dioecia, que consecuentemente están favoreciendo el cruzamiento entre plantas o individuos diferentes, que se conoce como xenogamia *s.s.* en sentido estricto o muchas veces viene de forma implícita como alogamia *s.l.* (figs. 6 y 7).

8.1.1. Autogamia. Características asociadas

Se dice que ocurre autogamia *s.s.* cuando la polinización tiene lugar dentro de una misma flor, y ésta es capaz de auto-fertilizarse. Frecuentemente se recurre al término de autoga-



Fig. 6. Sistemas de cruzamiento, características (DARWIN, 1876).



Fig. 7. Sistemas de cruzamiento (transferencia de polen) (RICHARDS, 1997).

mia *s.l.* para hacer alusión a casos de alogamia *s.s.* o geitonogamia y hacer referencia a la ocurrencia de endogamia.

Se considera particularmente común en plantas herbáceas efímeras de corto ciclo vital, incluyendo especies anuales, bianuales o monocárpicas y puede haberse originado a partir de progenitores xenógamos *s.s.*

La auto-fertilización o autogamia es posible, a pesar del enorme despliegue de adaptaciones de las flores de las Angiospermas a polinizadores y agentes que transporten el polen para llevarlo a estigmas de otras plantas y favorecer los cruzamientos entre individuos diferentes.

Suele ser el sistema de cruzamiento común en muchas especies y el obligado en otras. Darwin, padre de los estudios de los sistemas de cruzamiento, descubre que hay flores que nunca se abren y que la polinización y fertilización ocurre de forma automática en su interior: se refiere a las especies cleistógamas y hará un listado de 55 géneros (BRIGGS & WALTERS, 1997). Ocurre en mayor o menor grado y a veces según la estación, pero de forma exclusiva es muy rara (BRIGGS & WALTERS, 1997; RICHARDS, 1997).

Ejemplos típicos se encuentran en los géneros *Viola* (Violaceae) y *Oxalis* (Oxalidaceae) que además suelen presentar heteromorfismo polínico (RICHARDS, 1986, 1997; NADOR et al., 2000). En primavera, algunas especies de *Viola* producen flores que son polinizadas por insectos y pueden ser alógamas, pero en verano, producen flores cerradas o cleistógamas con auto-fertilización automática. Se cree, en estos casos, que el fotoperiodo de principios de verano induce a la cleistogamia (BEATTIE, 1978; RICHARDS, 1986, 1997).

La cleistogamia se ha considerado como un fenómeno raro pero está bastante más distribuido de lo que se piensa pues se ha observado en 56 familias y 287 especies. La casmogamia o término opuesto a la cleistogamia, se refiere a la polinización abierta en flores normales no cerradas.

Aunque con la precaución de considerar las excepciones, como las que suelen presentar algunos táxones de cruzamientos mixtos, la autogamia tiene una serie de características asociadas que explican y justifican la auto-polinización.

- Las especies que la presentan suelen tener hábito herbáceo con ciclo de vida corto y fugaz con relación a las especies perennes y leñosas, que suelen ser xenógamas.
- Especies de hábitats abiertos con características ambientales fluctuantes e impredecibles o con épocas de floración en periodos fríos propios de las zonas montano alpinas.
- La mayoría de estas especies suelen tener menos flores y más pequeñas que las xenógamas, no suelen tener néctar, tienen poco polen, los colores de las flores suelen ser menos definidos y llamativos, y desde luego sin guías en los pétalos.
- En relación a los recursos florales del gineceo y androceo, se puede decir que en general, las especies autógamas suelen tener valores más bajos (<100) que los xenógamos en los ratios Polen:Óvulo por flor (CRUDEN, 1977, 2000; WEBB, 1984; BARRET et al., 1997) aunque pueden tener ajustes, si se tiene en cuenta la talla de los granos, de manera que un aumento de talla vendría acompañado de menor número de polenes y una disminución de talla, de un aumento en el número de granos.

Estas características, y otras que se relacionan en la tabla 5, suelen estar relacionadas con el hecho que las plantas herbáceas fugaces necesitan desarrollar semillas en el menor tiempo posible, deben tener las anteras y estigmas en posición cercana, sin que apenas necesiten polen. No siempre la autogamia ocurre con flores pequeñas, pues puede que sea de reciente adquisición.

Hay especies que aunque son fundamentalmente autógamas, algunos insectos visitantes pueden producir ocasionalmente algún cruce entre individuos. De la misma manera puede haber especies fundamentalmente alógamas en que pueda producirse la autofecundación como recurso, como ya se comentó en el caso de *Viola* y *Oxalis*.

Tabla 5. Autogamia y xenogamia. Caracteres florales (ORNDUFF, 1969; WYATT, 1988, modificados en BRIGGS & WALTERS, 1997).

ANCESTROS XENÓGAMOS	DERIVADOS AUTÓGAMOS
Muchas flores	Pocas flores
Pedicelos o pedúnculos largos	Pedicelos o pedúnculos más cortos
Sépalos grandes	Sépalos más pequeños
Corolas abiertas	Corolas + cerradas en fonil o cilíndricas
Pétalos emarginados	Pétalos menos emarginados
Color florales muy contrastados	Color florales menos contrastados
Nectarios presentes	Nectarios reducidos o ausentes
Flores olorosas	Flores no olorosas
Guías para nectarios presentes	Guías para nectarios ausentes
Anteras grandes	Anteras más cortas
Anteras extrorsa	Anteras introrsas
Anteras lejos del estigma	Anteras junto al estigma
Muchos granos de polen	Pocos granos de polen
Polen expuesto	Polen no expuesto
Pistilo largo	Pistilo más corto
Estambres en distinta altura del pistilo	Estambres iguales al pistilo
Estilo exerto	Estilo incluido
Área estigmática bien definida	Área estigmática poco definida < pubescente
Dicogamia	Homogamia
Muchos óvulos por flor	Pocos óvulos por flor

Las principal causa de la aparición de la autogamia parece haber sido la falta de polinizadores y necesidad de un rápido desarrollo en las plantas efímeras o anuales (PROCTOR et al., 1996).

Entre las ventajas adquiridas está la de producir genotipos bien adaptados que pueden reproducirse sin apenas cambio y cuando esto tiene lugar en hábitats extremos, marginales o inestables, la autofertilización se considera un mecanismo seguro para producir descendencia.

La desventaja está en que después de varias generaciones, la autogamia puede producir un gran número de plantas genéticamente uniformes sin posibilidad de dar nuevas combinaciones, de manera que algunos genes se pueden fijar. Se puede llegar pues a la casi completa homocigosis y consecuentemente a la falta de una mínima variabilidad, con la consiguiente «inbreeding depression» o pérdida de vigor por consanguinidad (LANDE & SCHEMSKE, 1985; SCHEMSKE & LANDE, 1985; JOHNSTON & SCHOEN, 1996; CASTILLO, 1998; CARR & DUDASH, 1996; CULLEY et al., 1999; etc.).

Sin embargo, hay que considerar el hecho que en algunas especies autóгамas, la consanguinidad es mínima o no existe y puede incluso tener ventajas ante mutaciones perjudiciales.

Presumiblemente, se piensa que estas especies deben haber tenido épocas con un alto índice de mortandad en las que se hayan eliminado mutaciones o genes perjudiciales y/o poco ventajosos en homocigosis (AVISE & HAMRICK, 1996; CARR & DUDASH, 1996; HUSBAND & SCHEMSKE, 1996; WILLIS, 1999; BARRETT, 1998; FU et al., 1998; etc.). Por otro lado, la polinización cruzada podría romper complejos y adaptaciones bien establecidas.

La existencia generalizada de autogamia en especies poliploides es especialmente común y se explica por la capacidad de ser menos sensible a las mutaciones perjudiciales por la cantidad de material genético extra duplicado.

La capacidad de producir gran número de semillas en poco tiempo, a partir de un solo individuo y tener una rápida expansión mediante la reproducción de los genotipos bien adaptados, es una de las características que hace que los táxones herbáceos autónomos, sean mejores candidatos para la colonización, que los xenógamos que producen menos semillas pero con mayor variabilidad y vigor. Este tipo de táxones se hacen deseables en los hábitats estables donde las plantas pueden vivir más tiempo, competir entre ellas y adaptarse a nuevos cambios ambientales.

8.1.2. *Xenogamia s.s. o alogamia s.l.*

La idea de que las flores hermafroditas parecen que están primitivamente adaptadas a la polinización cruzada también se debe a Darwin (RICHARDS, 1997) cuando observa en especies de orquídeas y en otros grupos de plantas (*Ipomoea*, *Mimulus*, *Digitalis*, etc.) distintos tipos de cruzamientos con los efectos de la polinización cruzada, no sólo en el número, peso y germinación de las semillas producidas, sino en el vigor y supervivencia de la progenie obtenida.

Las características generales asociadas a la xenogamia ya se han comentado y se pueden observar también en la Tabla 5 con las debidas precauciones en la interpretación. Generalmente se presenta en especies perennes, leñosas y longevas de hábitats más o menos estables,

suelen presentar valores más altos que las autógamias en los ratio Polen:Óvulo por flor (>100) (CRUDEN 1977, 2000; WEBB 1984; BARRET et al., 1997) aunque puede tener los mismos ajustes ya comentados, si se tiene en cuenta la talla de los granos, de manera que un aumento de talla vendría acompañado de menor número de pólenes y una disminución de talla, de un aumento en el número de granos.

La xenogamia tiene sobre la autogamia dos grandes ventajas:

- Producen menor número de semillas pero en principio, con mayor variabilidad y vigor. Cada nueva planta o individuo produce nuevas combinaciones de genes con posibilidades de una gran diversidad de individuos diferentes en la población, que le permitirán adaptarse y resistir cambios ambientales, importante para colonizar nuevos lugares o también para desarrollar resistencia ante parásitos o herbívoros que a su vez están en constante cambio.

Este tipo de táxones se hacen deseables en los hábitats estables de los ecosistemas isleños una vez realizada la primera colonización y establecimiento, cuando las plantas puedan ser más longevas, vivir más tiempo, competir entre ellas y adaptarse a nuevos hábitats.

Se llama heterosis o «vigor híbrido» al vigor de la progenie obtenida por xenogamia. Hace referencia a una especie de cruzamiento de individuos, asociada a la existencia de altos niveles de heterocigocidad. Está asociado asimismo a la existencia de un gran flujo génico debido a la migraciones polínicas o de semillas y/o consecuencia de una gran cantidad de cruces entre individuos más o menos lejanos dentro de la población natural. Es un término opuesto al de pérdida de vigor por consanguinidad («inbreeding depression»).

Los límites de la heterosis vendrían impuestos por la llamada «distancia óptima de alogamia» o distancia a partir de la cual, los cruzamientos entre individuos disminuyen el vigor de la progenie produciéndose la «outbreeding depression» (WASER & PRICE, 1991, 1994; WASER et al., 1995; SCHIERUP & CHRISTIANSEN, 1996) o pérdida de vigor por exceso de heterosis.

- Se considera como otra ventaja la rápida difusión de las mutaciones producidas, paternas por la polinización y maternas por la dispersión de frutos y semillas. En cada individuo se puede ocasionalmente producir mutaciones potencialmente peligrosas que bien pueden limitar las condiciones de vida y ser letales, o por el contrario también pueden producir aún más variabilidad y con ello mayor tolerancia y potencial evolutivo.

Asimismo la xenogamia puede tener grandes desventajas:

- La polinización cruzada está ligada a la necesidad de un agente externo con frecuencia animal, para transportar el polen de un individuo a otro. Esto no siempre es posible ya que las poblaciones de los polinizadores, especialmente de insectos, pueden fluctuar enormemente con el tiempo incluso a veces pueden desaparecer.
- En hábitats con poblaciones bien adaptadas los cruces entre individuos y flores diferentes (xenogamia y alogamia) pueden producir una progenie de individuos con gran vigor, pero menos adaptados y por tanto con carga genética («genetic load») al ofrecer en cada generación nueva variabilidad.

- En especies autoincompatibles, se puede crear un problema de espacio y competencia en el estigma, entre el polen legítimo procedente de otro individuo y el autopolen no viable. Esta competencia puede ser de larga duración, tanto en el sistema gametofítico como en el esporofítico heteromórfico o de incompatibilidad tardía, donde puede haber germinación de polen con tubos polínicos y seguir compitiendo a lo largo del pistilo.

Los mecanismos de autoincompatibilidad paralizan el proceso de auto-fertilización pero no frenan la llegada del autopolen no viable al gineceo. Las plantas hermafroditas suelen frenar la autofertilización, impidiendo en primer lugar la autopolinización mediante los procesos temporales y espaciales de separación de sexos, la dicogamia y hercogamia ya comentadas anteriormente.

8.1.3. *Origen y Evolución de los sistemas de cruzamiento. Islas oceánicas*

En la evolución de los sistemas de cruzamiento están involucrados tanto las estructuras florales con los recursos sexuales de flores e inflorescencias, distintos mecanismos de polinización y los apareamientos o cruzamientos entre individuos, controlados a su vez por los sistemas de autoincompatibilidad.

En un determinado género o especie, la evolución de los sistemas de cruzamiento tiene un alto componente filogenético y por tanto se considera fundamental conocer la historia y peculiaridades de los caracteres reproductivos de la familia donde se incluye el taxon en cuestión (WEBB, 1984).

En las diferentes estrategias reproductivas se debe contemplar y reconocer el verdadero significado biológico de algunas de las diferencias estructurales de las flores que se repiten en grupos taxonómicamente distantes. Es por tanto fundamental tener en cuenta y reconocer el verdadero significado funcional de estas estructuras reproductivas, su aparición independiente en grupos distantes, y sus bases genéticas.

Aunque en esta compleja evolución no se tenga la certeza de qué sistema fue realmente el primitivo, está al parecer ampliamente generalizada la idea de Whitehouse & Nettancourt (BRIGGS & WALTERS, 1997) de que la alogamia con autoincompatibilidad representa la situación primitiva en las Angiospermas, frente a la autogamia con auto-compatibilidad, que representa la condición derivada propia de los grupos modernos de Angiospermas.

Esto parece estar reforzado, como se ya se ha comentado en el apartado de estructuras florales y polinización, por los testimonios fósiles de la primera radiación de las Angiospermas en el Cretácico, donde las primeras estructuras florales parecieron favorecer los mecanismos de la alogamia, y posteriormente durante la segunda radiación parece que se propiciaron los mecanismos para la autogamia (tablas 2 y 5).

En el ciclo vital y sistemas reproductivos de las Angiospermas se hace evidente la respuesta evolutiva a las condiciones ecológicas o adaptaciones y en concreto la relación de las distintas estructuras florales y su papel en la polinización y modelos de cruzamientos (auto-alo).

La deriva genética puede producir características nuevas que las presiones ambientales pueden convertir en adaptaciones si son más beneficiosas y reportan mayores ventajas funcionales.

La divergencia evolutiva puede ser producto de la deriva genética y subsecuentes adaptaciones donde se han favorecido aquellos genotipos y fenotipos más aptos, mejor capacitados y con más vigor para un determinado ecosistema.

Como ejemplos de adaptaciones se puede citar el gran esfuerzo reproductivo de las especies anuales frente a sus parientes perennes, las convergencias florales en especies no relacionadas con polinizadores similares y también la alta incidencia de autogamia en especies colonizadoras frente a la alogamia de sus parientes de hábitats más estables, etc.

La condición de poseer flores hermafroditas con una estructura floral capaz de ser polinizadas por un amplio rango de polinizadores, de ser auto-compatibles, capaces de auto-fecundarse y con capacidad de dispersión a larga distancia, se consideran ventajas para la colonización de islas oceánicas.

Después, durante el período de establecimiento, algunas de estas floras reflejan la evolución postcolonizadora, por la selección de aspectos muy particulares relacionados con las formas de crecimiento, gigantismo o leñosidad y pérdida de tanta capacidad de dispersión debidos a presiones selectivas especialmente isleñas (GRANT, 1998).

Asimismo se considera particularmente importantes los cambios en relación con la reproducción y polinización, estructura floral, etc., según polinizadores y otros eventos estocásticos isleños (RICHARDS, 1986, 1997; PROCTOR et al., 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; GRANT, 1998).

Como ya se ha comentado, en ecosistemas isleños, el éxito de la colonización y establecimiento de un determinado taxon, dependerá en gran medida de la historia evolutiva en el continente de sus sistemas de cruzamiento: autogamia, alogamia, xenogamia (BARRETT, 1998), resultado previo de la historia y evolución de sus sistemas sexuales, sistemas de autoincompatibilidad y heteromorfismos.

Este potencial será el que le permita fundar poblaciones en principio desde la autogamia y posteriormente «escapar de ella» buscando la xenogamia obligada, mediante la dioecia y/o diversos sistemas de autoincompatibilidad que le permita, a su vez, recuperar la variabilidad suficiente y potencial evolutivo para establecerse definitivamente, fundar una población y poder diversificar y especiarse en los distintos hábitats de las islas (BAKER, 1955; EHRENDORFER, 1979).

Todavía en la actualidad, los sistemas de cruzamientos requieren infinidad de estudios en los distintos grupos taxonómicos a niveles de poblaciones naturales, no sólo en situaciones continentales, sino sobretodo en situaciones isleñas donde incluso éstos serían más fáciles, ventajosos y efectivos.

En estos estudios de evolución de los caracteres reproductivos, se recomiendan análisis comparativos de la disponibilidad de recursos del androceo y gineceo, relación Polen:Óvulo de una flor como un aspecto importante del ciclo reproductivo que puede estar relacionado íntimamente con la autogamia y alogamia (CRUDEN, 1977, 2000; WEBB, 1984; BARRETT et al., 1997) en especies con diferentes circunstancias ambientales, siempre con la debida precaución tomando los datos dentro de un mismo grupo taxonómico y en el contexto de una determinada flora.

Asimismo se deben analizar los sistemas sexuales, heteromorfismos y apareamientos o cruzamientos, en relación al hábito de los táxones (herbáceo o leñoso) y testar algunas hipótesis referidas a la asociación del hábito leñoso con longevidad, muchas flores/individuo, ocurrencia de geitonogamia, endogamia, «inbreeding depression» y desarrollo de mecanismos «anti-autógamos» como la dioecia y autoincompatibilidad frecuentes, al parecer, en el hábito leñoso.

Según algunos autores (BARRETT et al., 1997), las reconstrucciones filogenéticas morfológicas a partir de algunos caracteres reproductivos de labilidad comprobada, pueden presentar serios problemas en este tipo de estudios, en tales casos, se recomiendan las comparaciones a partir de filogenias moleculares a niveles específicos, con el requisito indispensable de una buena resolución a este nivel, para poder inferir en ellas las tendencias evolutivas de los sistemas de cruzamientos del grupo en cuestión.