

Flores y polen. Éxito reproductivo de las angiospermas en Canarias. Origen, evolución y conservación

Pérez de Paz, J., R. Febles, O. Fernández-Palacios Acosta
& M. Olangua Corral

Dpto. Biología Reproductiva y Micro-Morfología. Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo
jperezdepaz28@gmail.com

RESUMEN

La flor además de constituir uno de los ejes principales de la taxonomía, se considera la esencia de la reproducción en las angiospermas que permite la transmisión genética, controlando la biodiversidad y perdurabilidad de las poblaciones. Los diferentes rasgos morfológicos y funcionales de la flor, son capaces de predecir los cruces fértiles, éxito reproductivo y establecimiento de nuevos individuos después de un evento colonizador. En especies amenazadas, el conocimiento de la flor y de la biología reproductiva se considera especialmente relevante, porque permite la detección de fallos reproductivos, generando estrategias de recuperación correctoras que favorecen los cruces fértiles y nuevos adultos reproductores. Asimismo el significado de las distintas estructuras de la flor, permite entender los procesos micro-evolutivos de endemismos insulares, especialmente relevantes en islas como Canarias, laboratorios naturales de evolución. Resulta especialmente revelador el caso de *Neochamaelea*, género endémico canario y uno de los dos componentes de Cneoraceae. No se considera amenazada, aunque algunas de sus poblaciones adolecen de reclutamiento, necesitando especial atención y protección, si se tiene en cuenta las distintas manifestaciones florales y fenotipos sexuales de carácter temporal. Las flores y fenotipos sexuales, de crucial interés en este género, representan procesos micro-evolutivos en uno de los sistemas sexuales más complejos y desconocidos de las angiospermas (duodicogamia, heterodicogamia y androdioecia).

Palabras clave: flores, angiospermas, biología reproductiva, Canarias, dioecia, auto-incompatibilidad, éxito reproductivo, amenaza, evolución.

ABSTRACT

Flower besides being one of the main axes of the angiosperm plant taxonomy, is also considered the essence of plant reproduction that allows genetic transmission and controls the biodiversity and sustainability of natural populations. The different features of the flower in plant lineages, are able to predict reproductive success and establishment after an

event of colonization. Endangered species knowledge of flower and reproductive biology is considered particularly relevant because it allows the detection of reproductive failure, generating corrective recovery strategies that favor the fertile crossings and new adult breeders. Also the meaning of the different structures of the flowers, makes it possible to understand the micro-evolutionary processes of island endemics, especially relevant in islands such as the Canaries, natural laboratories of evolution. It is particularly revealing the case of *Neochamaelea*, canary endemic genus and one of the two components of Cneo-raceae. It is not considered threatened, although some of its natural populations suffer recruitment and need special attention and protection, especially if we take into account the different floral expressions and sexual phenotypes of their populations. The flowers and their phenotypes are of crucial interest in this genus, by the micro-evolutionary processes that they represent in one of the most complex and unknown sexual systems of angiosperms (duodichogamy, heterodichogamy and androdioecy).

Key words: flowers, angiosperms, reproductive biology, Canary, dioecy, self-incompatibility, reproductive success, threat, evolution.

INTRODUCCIÓN

El principal objetivo de estos estudios es centrar la atención en las flores de las angiospermas, cuyas diferentes estructuras y significado funcional, representan diferentes estrategias reproductivas de especial relevancia en los taxones colonizadores de la Flora Canaria, de cuyo éxito reproductivo ha dependido, en gran parte, el establecimiento y viabilidad de nuevas poblaciones naturales, potencial evolutivo, endemidad y eficacia biológica de las especies.

Se presentan ejemplos de endemismos canarios en los cuales se ha evidenciado el papel de flores en la eficacia biológica de las poblaciones, conservación de especies amenazadas, e implicaciones en procesos micro-evolutivos de las poblaciones, especialmente relevantes en islas como Canarias, tantas veces consideradas laboratorios naturales de evolución.

Para entender el significado biológico de la flor y las ventajas de su aparición en las angiospermas o plantas con flores, así como su rápida y espectacular diversificación, consideramos especialmente importante, un breve recorrido por las primeras estructuras florales de las angiospermas, su influencia en el éxito reproductivo, expansión y rápida conquista del planeta.

1.1. La flor, significado biológico y estrategias reproductivas.

Angiospermas primitivas y diversificación

Desde su origen en el Cretáceo, para la mayoría de los autores, la espectacular diversificación de las angiospermas o plantas con flores, su expansión y rápida conquista del planeta, es uno de los grandes enigmas científicos que todavía persiste, y que ya Darwin calificó de abominable misterio (FRIEDMAN, 2009; CREPET & NIKLAS, 2009; DOYLE & ENDRESS, 2014; SOLTIS & SOLTIS, 2014; DOYLE, 2015; SAUQUET *et al.*, 2017).

En este contexto, la “flor” de las angiospermas y sus distintas expresiones morfológicas y fisiológicas, representan las distintas estrategias reproductivas más ventajosas, según los diferentes entornos ambientales, y su estudio se convierte en cuestión prioritaria de la biología evolutiva en lo que concierne al origen y evolución de las plantas con flores.

Una gran mayoría de autores señalan como fuerzas motoras del origen y gran diversificación de las angiospermas, además de los acontecimientos geológicos del planeta, cambios climáticos y otras presiones bióticas (herbívoros y polinizadores), una intensa búsqueda del éxito reproductivo y eficacia biológica (BARRETT, 1995, 1998, 2010, 2013, 2015; ENDRESS, 2003, 2011; CHARLESWORTH, 2006; LORD & WESTOBY, 2012; CARR, 2013; CASTRIC *et al.*, 2014; SOLTIS & SOLTIS, 2014). Esta intensa búsqueda del éxito reproductivo considerada sin duda, la principal fuerza catalizadora del origen de las angiospermas, se cree protagonizada por una serie de limitaciones estructurales internas de las entonces plantas con semillas (gimnospermas), que obliga a una intensa búsqueda del éxito reproductivo y eficacia biológica de poblaciones y especies, que certifique la supervivencia y potencial evolutivo.

Con las primeras angiospermas, surge la flor como adquisición más importante y ventajosa frente a las gimnospermas, representando el mayor compendio de innovaciones evolutivas de especial significado en los procesos de diversificación y especiación de las plantas con flores (ENDRESS, 2011; SOLTIS & SOLTIS, 2014).

Su principal ventaja, radica en la adquisición de un gineceo con un ovario que protege a los óvulos, en cuyo interior se encuentra el saco embrionario (gametofito femenino), donde tiene lugar la doble fecundación (de la oosfera y núcleos polares) responsable de unas semillas de rápida germinación, protegidas por un fruto con endospermo, que permitió a las angiospermas, el desarrollo de nuevas estrategias de colonización terrestre y dominar los cada vez más numerosos ecosistemas y entornos ambientales (FRIEDMAN, 1994; ENDRESS & IGERSEHEIM, 1999, 2000 a; FLOYD & FRIEDMAN, 2000; FRIEDMAN & FLOYD, 2001; FRIEDMAN *et al.*, 2008; SPECHT & BARTLETT, 2009; VARGAS, 2012).

El androceo también alcanza una mayor complejidad con la aparición de las anteras que protegen a los granos de polen (gametofito masculino) guardianes del verdadero gameto masculino o núcleo generativo (ENDRESS & HUFFORD, 1989; ENDRESS, 1996, 2011; DAMERVAL & NADOT, 2007). La simetría, polaridad, aperturas (número y posición) y cubiertas del grano de polen, así como la estructura y ornamentación de su cubierta externa (exina), se consideran características de gran valor taxonómico y filogenético por su carácter conservativo en la mayoría de los linajes vegetales (WODEHOUSE, 1935; VAN CAMPO, 1967, 1976; ERDTMAN, 1969, 1971; WALKER & DOYLE, 1975; FERGUSON & MULLER, 1976; BLACKMORE & FERGUSON, 1986; BLACKMORE & BARNES, 1991; PÉREZ DE PAZ, 1993, 2002; HARLEY *et al.*, 2000; SAMPSON, 2000, 2007; NILSSON *et al.*, 2002; DOYLE, 2005, 2012; BLACKMORE, 2007). Su presencia y abundancia en los registros fósiles se justifica por la indestructibilidad de la exina (esporopolenina) que ha permitido su persistencia en el tiempo, y un papel preponderante en la reconstrucción de la historia de las vegetaciones y especialmente del origen de las angiospermas (DOYLE, 2005, 2012; ZAVADA, 2007; ENDRESS & DOYLE, 2009; DOYLE & ENDRESS, 2014; FRIIS *et al.*, 2006, 2010).

El rápido proceso de diversificación de las angiospermas que mayoritariamente se ha situado durante el cretáceo, queda representado por la última y más completa filogenia molecular de las angiospermas (SOLTIS *et al.*, 2011) fundamentada en los avances de la biología molecular (análisis de 17 genes en 320 familias de angiospermas de las 450) con la integración de los registros fósiles disponibles incluyendo polen, flores, hojas, frutos, leño (DOYLE, 2005, 2008; FRIIS *et al.*, 2006, 2010; RUDALL, 2013; HERENDEEN *et al.*, 2017).

La integración de disciplinas, incluyendo los análisis comparativos de estructura floral, ha hecho posible la reconstrucción del pasado de las actuales angiospermas, pero no deja de ser una historia de diversificaciones y extinciones, con linajes y cuestiones aún por resolver, que requiere sin duda, nuevos enfoques multidisciplinares (SOLTIS *et al.*, 2008; CHANDERBALI *et al.*, 2010; ENDRESS, 2011; DOYLE, 2012, 2015; VARGAS, 2012; DOYLE & ENDRESS, 2014; SOLTIS & SOLTIS, 2014; SAUQUET *et al.*, 2017).

Las primeras angiospermas representadas por los linajes del grado ANITA (Amborellaceae, Nymphaeales, Illiciales, Trimeniaceae y Austrobaileyaceae) o ANA de SOLTIS *et al.* (2011) junto con la clase Magnoliidae (con magnolias y laureles) se beneficiaron tanto de las flores unisexuales con polinización cruzada obligada (xenogamia), con plantas masculinas y femeninas en taxones dioicos basales (*Amborella*) o monoicos (con individuos de flores masculinas y femeninas), pero también obtuvieron los beneficios de la flor hermafrodita o bisexual. Es en la clase Magnoliidae, donde se ubican las Lauráceas con los primeros representantes macaronésicos de los bosques de laurisilva, con flores tanto hermafroditas (*Apollonias*, *Ocotea*, *Persea*) como unisexuales (*Laurus*, *Ocotea*), o de flores morfológicamente hermafroditas pero funcionalmente unisexuales (*Ocotea*).

Casi simultáneamente a estos grupos primitivos de angiospermas, surgieron las monocotiledóneas y primeras dicotiledóneas (basales) con un solo representante macaronésico en el género *Ranunculus* (Ranunculaceae) que llega a Canarias, donde se pueden observar, flores hermafroditas con órganos sexuales de características primitivas, con androceo de numerosos estambres verticilados, anteras incluidas en el propio filamento (adnatas), y gineceo de numerosos carpelos libres dispuestos en espiral (apocárpico).

Las estructuras florales de las angiospermas basales (primitivas) se han concebido hipotéticamente con órganos en espiral, estambres con anteras y filamentos poco diferenciados, estilos poco desarrollados, y otras características comunes a las monocotiledóneas actuales como, verticilos trímeros con periantio sin diferenciar (tépalos) y polen monosulcado o inaperturado y columelado (DOYLE, 2005; FRIIS *et al.*, 2006, 2010; ENDRESS, 2011; CAPPELLARI *et al.*, 2013; DOYLE & ENDRESS, 2014; STEVENS, 2015). No obstante, todavía, la estructura ancestral de la flor de las angiospermas vivientes se sigue considerando incierta (SAUQUET *et al.*, 2017).

Las últimas reconstrucciones de la flor primitiva, a partir de los más recientes avances moleculares asociados a nuevos e importantes descubrimientos paleobotánicos, constituyen el mayor conjunto de datos jamás logrado, que ha permitido profundizar en los caracteres florales ancestrales de los nodos más complejos y problemáticos de la última filogenia de las angiospermas.

Desde esta nueva perspectiva, la flor ancestral se propone como hermafrodita (bisexual), radialmente simétrica, y trímera, con periantio indiferenciado (tépalos) de más de dos verticilos como los estambres, y con más de cinco carpelos libres dispuestos en espi-

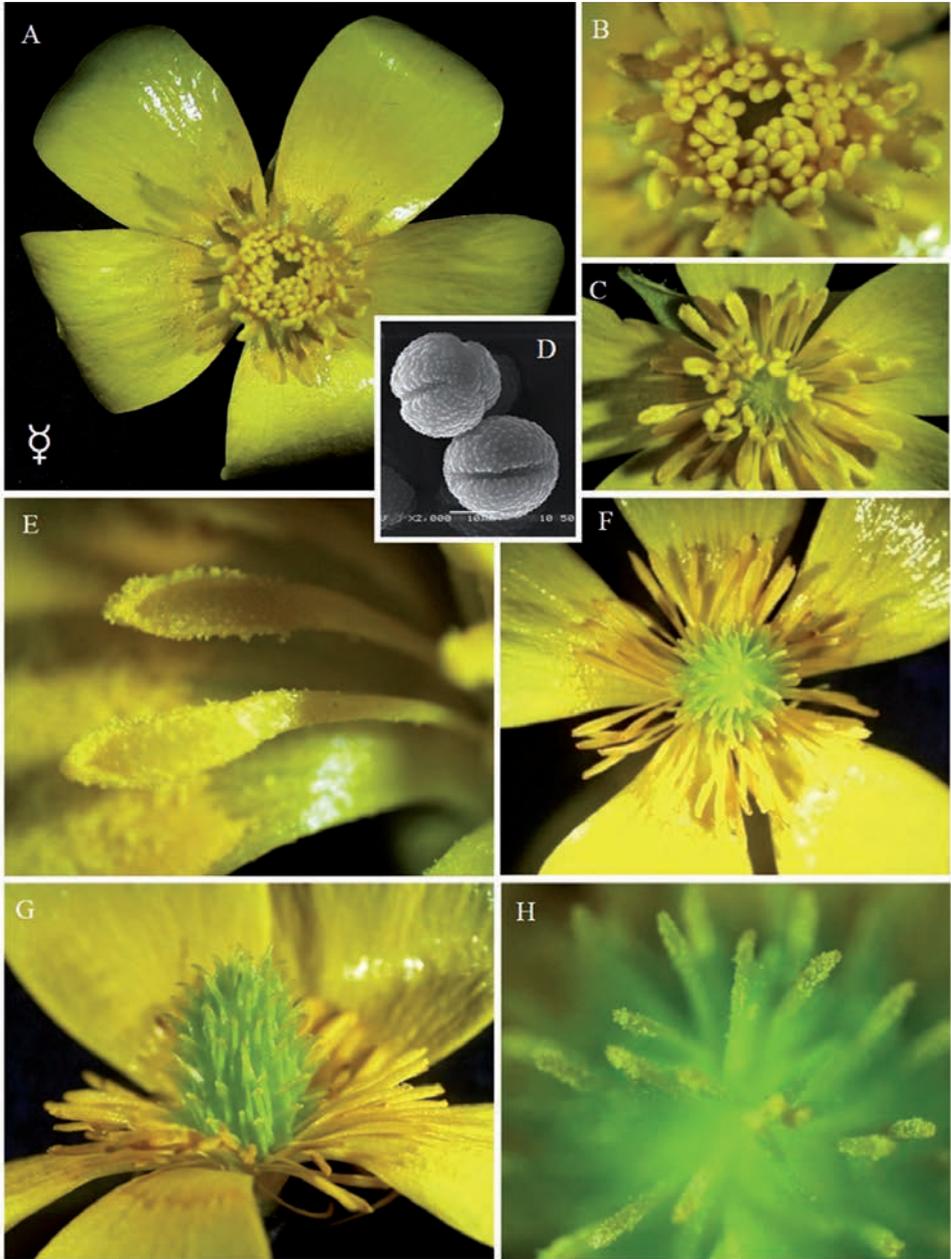


Lámina 1.- *Ranunculus cortusifolius* Willd (Ranunculaceae). Endemismo macaronésico de Azores, Madeira y Canarias. Ejemplo de dicotiledónea basal con flores hermafroditas primitivas de numerosos estambres, anteras adnatas y gineceo con numerosos carpelos libres. Se observa dicogamia con protandria incompleta. A: flor joven inmadura. B, C, E: exposición y maduración del androceo. D: granos de polen. F, G, H: fase femenina de la flor, exponiendo el gineceo.

ral. Se postula pues, que las flores ancestrales fueron probablemente hermafroditas, entre otras razones, porque la mayoría de los linajes basales con flores unisexuales, como *Amborella*, exhiben rudimentos del sexo opuesto (ENDRESS & DOYLE, 2015; SAUQUET *et al.*, 2017).

Es en el Cretáceo más avanzado cuando proliferan la mayoría de los grupos taxonómicos actuales, con nuevas estructuras florales y estrategias reproductivas sexuales propias de las eu-dicotiledóneas (FRIIS *et al.*, 2006, 2010; ENDRESS, 2011; CAPPELLARI *et al.*, 2013; DOYLE & ENDRESS, 2014; STEVENS, 2015; HERENDEEN *et al.*, 2017).

1.2. Flores y biología reproductiva. Islas, colonización, filogenia. Canarias

Desde la época de Darwin-Wallace, las islas oceánicas han sido consideradas de gran interés como ventanas o laboratorios de evolución para los procesos evolutivos (CARLQUIST 1966; MIDWAY & HODGE, 2012; TRAVESET *et al.*, 2016). Se caracterizan por sus floras disarmónicas que no representan grupos homogéneos, poseer abundantes endemismos, y suelen ser muy variables en cuanto a aislamiento geográfico, superficie, topografía, condiciones climáticas, comunidades vegetales, animales, etc., siendo difícil por tanto hacer generalizaciones en biología evolutiva, y muy especialmente en lo que se refiere a procesos evolutivos y conservación (CARLQUIST 1974; EHRENDORFER, 1979; BARRETT, 1995, 1998, 2002, 2003, 2010, 2015; TRAVESET, 2001; TRAVESET *et al.*, 2016; DUDASH & MURREN, 2008; GAVRILETS & LOSOS, 2009; LOSOS & RICKLEFS, 2009; PANNELL, 2015, 2017).

Las islas Canarias a pesar de su cercanía al continente africano, se consideran con carácter oceánico (como Hawaii, Juan Fernández, Galápagos...) por su origen volcánico, accidentada orografía y variados ecosistemas que han propiciado y albergado una gran concentración de endemismos, muchos de ellos amenazados y frágiles.

Estas islas se han ido nutriendo de las floras colindantes desde el mioceno hace ≈20 millones de años (CARRACEDO, 2013), algunas veces desde refugios mediterráneos terciarios del sur de Europa y norte de África (MALEY, 1980), y otras veces con algunos ejemplos de afinidades lejanas norte-americanas de floras macro-continenciales conectadas desde el cretáceo, en géneros como *Persea*, *Arbutus*, *Myrica*, *Juniperus*, *Ilex*, *Ocotea*, *Pistacia*, etc. (SCORA & BERGH, 1992; HILEMAN *et al.*, 2001; HUGHET *et al.*, 2005; ROHWER *et al.*, 2009; LI *et al.*, 2011), o con ejemplos de afinidades con el este y sur de África (Rand Flora) en géneros como *Parolinia*, *Canarina* o *Plocama* (BRAMWELL, 1986; AL-SHEHBAZ *et al.*, 2006; JAÉN *et al.*, 2007; MAIRAL *et al.*, 2015; BACKLUND *et al.* 2007) o también con linajes de afinidad asiática como el género *Ilex* (Aquifoliaceae) o *Picconia* en la familia Oleaceae (GREIZERSTEIN *et al.*, 2004; MANEN *et al.*, 2004, 2010; WERNER *et al.*, 2007; SELBACH-SCHNADELBACH *et al.*, 2009; HONG-WA & BESNARD, 2013; SONG *et al.*, 2016), hipótesis biogeográficas reforzadas por datos moleculares y paleobotánicos (BRAMWELL, 1986; ANDERSON *et al.*, 2009; De NASCIMENTO, 2009; SANMARTÍN *et al.*, 2010; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2011; SOSA *et al.*, 2012; SUÁREZ-RODRÍGUEZ, 2013, etc.).

Puesto que los endemismos isleños oceánicos son producto de procesos micro evolutivos en condiciones ambientales de aislamiento, y que generalmente se conforman con pocas y pequeñas poblaciones naturales, se prevén particularmente sensibles a los cam-

bios externos ambientales con exigencias y diferentes manifestaciones de flexibilidad o plasticidad reproductiva (EHRENDORFER, 1979; BARRETT, 1995, 1996, 1998, 2011, 2014; BARRETT *et al.*, 2008; PANNELL, 2015, 2017).

El auge de las técnicas moleculares y de la biología molecular con evaluaciones de diversidad genética, ha impulsado una nueva búsqueda de respuestas en cuestiones básicas de biología reproductiva, especialmente en poblaciones isleñas, pequeñas y frágiles, donde el significado morfológico y funcional de la flor se vuelve crucial (ANDERSON *et al.*, 2001, 2002; CRAWFORD *et al.*, 2001, 2015; KARRON *et al.*, 2012; CARR, 2013; KARIYAT *et al.*, 2013; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ- CASTELLS, 2013; TORICES, 2014; TRAVESET *et al.*, 2016).

Desde esta perspectiva y como premisa fundamental se entiende que, el “ciclo reproductivo” de las plantas comienza mucho antes que se formen las semillas, y son las flores, según sistemas sexuales y de auto-incompatibilidad (dependiendo de la historia evolutiva de los linajes) quienes controlan los cruces fértiles y éxito reproductivo o producción de semillas viables, influyendo decisivamente en la diversidad de fenotipos y genotipos de la progenie y eficacia biológica de las poblaciones y especies. El fallo reproductivo se produciría por desaparición de determinados individuos (con determinadas flores y/o alelos) responsables de los cruces fértiles.

El “componente filogenético” de las expresiones florales, de importancia capital, posee un fuerte valor predictivo en los ecosistemas insulares como Canarias, toda vez que el conocimiento de los colonizadores continentales potenciales, sugiere las posibles expresiones florales y estrategias reproductivas implicadas en el éxito de la colonización (establecimiento), al tiempo que puede predecir las posibles transiciones florales que posteriormente pueden ocurrir en las islas, en relación a la evolución de los polimorfismos sexuales y dioecia o sistemas de auto-incompatibilidad (SAKAI *et al.*, 1995, 1997; WELLER & SAKAI, 1999; FRIEDMAN & FLOYD, 2001; ANDERSON *et al.*, 2002; ENDRESS, 2003, 2011; LEACH & MAYO, 2005; DUMINIL *et al.*, 2007; KARRON *et al.*, 2012; CARR, 2013; KARIYAT *et al.*, 2013; BARRETT, 2013, 2014, 2015b; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ-CASTELLS, 2013; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a; DUFAY *et al.*, 2014; CASTRIC *et al.*, 2014; PANNELL, 2015, 2017).

En este contexto, la identificación de las estructuras florales de los colonizadores potenciales de las islas Canarias y posibles transiciones evolutivas de la flor, y procesos reproductivos, será determinante para conocer los mecanismos de supervivencia, éxito reproductivo y establecimiento en las islas, que sustenta el éxito de la colonización del archipiélago canario. Asimismo, la detección de anomalías reproductivas en la Flora Canaria, se considera ineludible para la generación de estrategias correctoras concretas, dirigidas a salvaguardar el éxito reproductivo poblacional (producción de semillas y generación de nuevos adultos reproductores), asegurando la viabilidad y supervivencia de poblaciones naturales y especies amenazadas.

Por tanto, el conocimiento morfológico y funcional de las flores, se entiende de importancia básica no solo para la detección de fallos reproductivos en la conservación de endemismos en peligro, sino también para comprender, el éxito de la colonización y origen de la Flora Canaria, establecimiento de los colonizadores y posterior diversificación, cuestiones inabordables desde una perspectiva exclusivamente molecular.

1.3. Flores y biología reproductiva. Islas, antecedentes, mitos e hipótesis históricas

1.3.1. Floras isleñas y taxones autógamos vs xenógamos

Después de la colonización de un nuevo hábitat, la biología reproductiva se ha considerado crucial y determinante durante la fase de establecimiento de las especies colonizadoras según los debates y escenarios actuales de la Ley de Baker (CHEPTOU, 2012; PANNELL, 2015; PANNELL *et al.*, 2015).

La conocida como regla o ley de Baker (BAKER, 1955) establece que el éxito de una colonización se sustenta por el establecimiento de especies hermafroditas auto-compatibles, aunque años después el propio Baker admite excepciones puntuales o *leaky dioecy* (BAKER & COX, 1984), para algunos autores situaciones de pseudo-compatibilidad circunstancial o “capacidad de auto-fecundación”, para otros, fenómeno natural por el cual, una especie dioica o auto-incompatible, permite la auto-fecundación ante un evento colonizador o catástrofe ambiental, asegurando así la descendencia o progenie (LEVIN, 1996; LEIMU, 2004; KALISZ, *et al.*, 2004; CHARLESWORTH, 2006; CRAWFORD *et al.*, 2008, 2009, 2010, 2011, 2015; BARRETT, 2015b; PANNELL, 2015; PANNELL *et al.*, 2015).

Prueba de ello es la detección progresiva de linajes colonizadores dioicos y auto-incompatibles en islas oceánicas, incluyendo Canarias, que justifican por otro lado, el establecimiento de colonizadores xenógamos (pero con capacidad de autogamia) con diversidad genética suficiente para abordar en algunos casos, los procesos de diversificación y especiación, propios de islas oceánicas (EHRENDORFER, 1979; CARR *et al.*, 1986; LEVIN, 1996; WELLER *et al.*, 1990, 1996; BARRETT & HARDER, 1996; ITO, 1998; NIELSEN *et al.*, 2000, 2003; CRAWFORD *et al.*, 2008, 2009, 2010, 2011; 2015; ANDERSON *et al.*, 2001, 2002; BERNARDELLO *et al.*, 2001; FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2010; CHEPTOU, 2012; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a; SCHLESSMAN *et al.*, 2014; STUESSY *et al.*, 2014; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2015; PANNELL *et al.*, 2015; OLANGUA-CORRAL, 2016).

Para determinados autores es importante distinguir entre la modalidad del sistema de cruzamiento dominante en una especie (autogamia o xenogamia) y la “capacidad de auto-fecundación”. En este contexto, la ley de Baker se debe entender como situaciones de colonización protagonizadas por especies con “capacidad de reproducción uniparental”, en lugar de colonizaciones de especies absolutamente autógamas o con “altas tasas de auto-fecundación”. De esta manera se podría aceptar la ley de Baker en situaciones de colonización de islas oceánicas, o de colonización de especies invasoras (PANNELL *et al.*, 2015).

No obstante, según un reciente trabajo (basado en las familias Asteraceae, Brassicaceae y Solanaceae), aunque parece que en las islas el porcentaje estimado de especies autógamas puede ser superior a los porcentajes evaluados en zonas continentales (GROSSENBACHER *et al.*, 2017), sin embargo no se debe descartar la posibilidad de una valoración producto de la sobrestimación de autogamia en las fuentes bibliográficas isleñas consultadas, donde probablemente se incluyen taxones xenógamos provistos de capacidad de reproducción uniparental o con capacidad de cruces mixtos.

1.3.2. Floras isleñas y bajos niveles de diversidad genética neutral

Si bien ha sido muy debatida la idea de la poca diversidad genética en las islas, actualmente se ha visto que no siempre es así. Durante algún tiempo se ha considerado a las

islas oceánicas con bajos niveles de diversidad genética neutral, consecuencia de los cuellos de botella de la colonización, auto-fecundación y autogamia (BARRETT, 1996; FRANKHAM, 1997, 1998, 2003).

Pero los altos niveles de polimorfismo genético (neutral) detectados en endemismos isleños y/o amenazados (islas Canarias, islas Channel, Bonin, Ryukyu, etc), sugieren que la diversidad genética de una determinada especie depende en gran medida de factores intrínsecos como los mecanismos reproductivos (sistemas de cruzamiento o auto-incompatibilidad total o parcial) o del número de cromosomas, y de otros agentes ajenos a la geografía, como la talla poblacional, que también juega un importante papel (HAMRICK *et al.*, 1979; ARADHYA *et al.*, 1991; HAMRICK & GODT, 1996; WELLER *et al.*, 1996; CHARLESWORTH & YANG, 1998; MAKI & MORITA, 1998; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; CRAWFORD *et al.*, 2001; MAKI, 2003; MAKI *et al.*, 2003; CLARK-TAPIA & MOLINA-FREANER, 2003; HELENURM *et al.*, 2005; CHARLESWORTH, 2006; HENDERSON *et al.*, 2006; DUMINIL *et al.*, 2007, 2009; IRIONDO *et al.*, 2008; SUÁREZ *et al.*, 2009; FRANKHAM, 2010; FERNÁNDEZ-MAZUECOS & VARGAS, 2011; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ-CASTELLS, 2013). Al mismo tiempo ha quedado demostrado que los niveles de diversidad genética neutral, no son causa de amenaza. Está universalmente aceptado, que la diversidad genética evaluada por marcadores moleculares neutrales, refleja principalmente los efectos de la deriva genética, y no el potencial evolutivo de una especie o capacidad de adaptación a presiones selectivas, como tampoco, la diferenciación poblacional provocada por la selección natural (REED & FRANKHAM, 2001; KIRK & FREELAND, 2011). No obstante, según estos últimos investigadores, aunque se continúe utilizando marcadores moleculares neutrales debido a su facilidad de uso y a su importante información, que permite inferencias bastante precisas de los eventos demográficos pasados, los análisis genéticos con marcadores no neutrales que informan de los efectos de la selección natural (QTL o genética cuantitativa y técnicas NGS o Secuencias de Nueva Generación), complementarán más eficazmente a los marcadores neutrales.

1.3.3. Floras isleñas y fragmentación poblacional

La fragmentación poblacional como amenaza, es otro de los mitos encriptados y contradictorios en las islas, con ecosistemas donde prima la fragmentación natural, esencia de micro-evolución y endemidad, que requiere especial precaución en políticas de conservación, cuando no se diferencia de la fragmentación antrópica (PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ-CASTELLS, 2013). Favorecer la conectividad de poblaciones isleñas podría suponer una homogenización artificial antrópica, convirtiendo a las islas en magníficos campos de golf. Los barrancos, barreras intrainsulares que dificultan el flujo génico inter-poblacional (polen y semillas), favorecen el aislamiento y procesos micro-evolutivos (selección). Considerar indiscriminadamente la fragmentación poblacional o diferencia genética y fenética de las poblaciones de una especie, como amenaza, sería negar la esencia de la especiación en islas oceánicas como Canarias.

2. FLORES Y ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN CANARIAS

Las flores, aunque se consideran uno de los principales ejes de la taxonomía vegetal y la esencia de la reproducción sexual de las angiospermas, todavía hay en general un gran vacío en el conocimiento de la flor en muchos de sus aspectos morfológicos, significado funcional y biológico (BARRETT, 1995, 1998, 2003, 2008, 2010, 2011, 2014; PROCOTOR *et al.*, 1996; ENDRESS, 2011; SOLTIS & SOLTIS, 2014; TORICES, 2014) y especialmente en lo que se refiere en particular a floras isleñas como Canarias (ANDERSON *et al.*, 2002; PÉREZ DE PAZ, 2002; CRAWFORD *et al.*, 2011, 2015; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ-CASTELLS, 2013; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a, 2013b).

Concretamente en las islas Canarias solo se encuentra información reproductiva en un 42% de los géneros presentes, de los cuales un 12% poseen alguna especie con dioecia o subdioecia, aproximadamente un 8% presentan dimorfismo sexual (incluyendo los sistemas sexuales de ginodioecia, androdioecia, heterodigamia y polígamodioecia), y quedan sin valorar bastantes géneros con indicios de estar afectados por mecanismos de auto-incompatibilidad, pero es un dato del que hasta el momento se tiene poca información en la flora canaria (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a).

2.1. Flores y eficacia biológica.

Sistemas de cruzamiento: dioecia y auto-incompatibilidad

Desde Darwin, considerado el “padre” de los estudios modernos de los sistemas de cruzamiento, muchos autores (DARWIN, 1876, 1877; RICHARDS, 1997; BARRETT, 1995, 2003, 2010a, 2010b, 2013, 2015; LEACH & MAYO, 2005; CHARLESWORTH, 2006; PANNELL, 2009; CARR, 2013; PANNELL & LABOUCHE, 2014; CASTRIC *et al.*, 2014) reconocen que la polinización cruzada entre plantas diferentes (xenogamia) es más exitosa que la auto-fecundación (autogamia), proporcionando, sin duda alguna, dos claras ventajas:

a) Evita la endogamia, con repercusión en el vigor de los individuos y viabilidad de las poblaciones naturales, y b) Produce una mayor variabilidad de fenotipos y genotipos en las poblaciones naturales, aportando, en principio, un mayor potencial adaptativo frente a cambios ambientales, aspecto importante para la colonización de nuevos hábitats y posibles cambios climáticos.

Las angiospermas consiguen evitar la auto-polinización o autogamia mediante dos tipos de mecanismos, que implican cambios estructurales y fisiológicos en las flores:

i) Por dioecia, con flores unisexuales en plantas o individuos diferentes, masculinos y femeninos.

ii) Por auto-incompatibilidad o incapacidad de una flor hermafrodita o individuo monoico para producir semillas viables por auto-polinización.

La detección de estos dos mecanismos reproductivos en las floras insulares implica un conocimiento previo de las filogenias moleculares bien resueltas, como obligado punto de partida que, nos da “pistas” para reconocer las expresiones y transiciones florales (GITZENDANNER & SOLTIS, 2000; FRIEDMAN & FLOYD, 2001; BARRETT, 2010; ENDRESS, 2011; KARRON *et al.*, 2012; CARR, 2013; KARIYAT *et al.*, 2013; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ-CASTELLS, 2013; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a, 2013b; CASTRIC *et al.*, 2014).

Realmente la variabilidad en los sistemas de cruzamiento de las plantas, se considera una consecuencia fundamental de la diversidad de flores (forma y función), que junto a las interacciones ecológicas y ambientales, posee una fuerte incidencia en la expresión de diversidad y estructuración genética de las poblaciones naturales, influyendo decisivamente en el curso de la evolución de las especies (BARRETT, 1995, 1998, 2013, 2014; 2015b; BARRETT *et al.*, 1997; CRAWFORD *et al.*, ; RICHARDS, 1997; CHARLESWORTH, 2006; DUMINIL *et al.*, 2007; HEREFORD, 2010; KARRON *et al.*, 2012; CARR, 2013; KARIYAT *et al.*, 2013; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ-CASTELLS, 2013; DUFAY *et al.*, 2014; CASTRIC *et al.*, 2014; TORICES, 2014; PANNELL, 2015, 2017; PANNELL *et al.*, 2015).

2.2. Dioecia y sistemas sexuales. Islas. Canarias

La dioecia (poblaciones naturales con plantas masculinas y femeninas) es un sistema sexual presente en casi la mitad de las familias de angiospermas donde es relativamente escaso (<10%) y sin embargo se considera frecuente en ecosistemas tropicales y de islas. De hecho, junto con otros aspectos (leñosidad, gigantismo, etc) forma parte de lo que se conoce como síndrome insular (CARLQUIST, 1966, 1974; TRAVESET, 2001; KÄFER *et al.*, 2017).

Desde Darwin, los biólogos evolutivos han explicado el origen de la dioecia, como el resultado de las interacciones entre factores genéticos y ecológicos, considerando dos fuerzas selectivas principales: evitar la endogamia y/o favorecer la *especialización sexual* u optimización de recursos paternos y maternos en favor de la descendencia (DARWIN, 1877; BAWA, 1980; FREEMAN *et al.*, 1997; WEBB, 1999; SAKAI & WELLER, 1999; CHARLESWORTH, 1999; BARRETT, 2002; SINCLAIR *et al.*, 2013; RENNER, 2014; KÄFER *et al.*, 2017; PANNELL, 2017). A través de modelos teóricos y trabajos empíricos se ha profundizado en el conocimiento de la flor hermafrodita y unisexual como también de los heteromorfismos sexuales, identificando varias vías evolutivas hacia la dioecia (SAKAI & WELLER, 1999; RENNER, 2014, 2016).

Hoy día, la mayoría de los modelos y trabajos empíricos justifican la aparición de la dioecia a partir del hermafroditismo a través de una serie de mutaciones independientes feminizantes o masculinizantes, que pueden estar genética y cromosómicamente vinculadas (DIGGLE *et al.*, 2011; CHARLESWORTH, 2015, 2016; RENNER, 2016; PANNELL, 2017). Es decir que la aparición y establecimiento de individuos unisexuales en una población de hermafroditas: femeninos (en la vía de la ginodioecia), o masculinos (en la vía de la androdioecia), constituye un primer paso para la evolución hacia la dioecia. Otras vías alternativas hacia la dioecia en poblaciones hermafroditas, implican a dos morfos florales diferentes o tipos de individuos cosexuales presentes (morfos A y B de las especies heterodícogamas o protándricos y protogínicos en otro tipo de heterodícogamia) que se especializan cada uno, en una de las dos funciones sexuales, masculina y femenina (DELPH, 2003; DIGGLE *et al.*, 2011; DUFAY *et al.*, 2007, 2014; RENNER, 2014, 2016).

No obstante, algunos autores siguen siendo partidarios de considerar que la dioecia puede surgir frecuentemente también, a partir de diferentes grados o niveles de monoecia (plantas con flores unisexuales masculinas y femeninas), sin embargo, aunque las bases genéticas de esta ruta no están bien establecidas, se sabe que por esta vía la evolución hacia la dioecia, depende fundamentalmente de factores ecológicos, implicando a de-

terminadas hormonas vegetales y/o factores epigenéticos que hacen de detonante para la intervención de los factores genéticos, que conducen a la diferenciación sexual de las especies monoicas que evolucionan a dioicas (DIGGLE *et al.*, 2011; GOLENBERG & WEST, 2013; DUFAY *et al.*, 2014; RENNER, 2016). Estas interacciones genético-ambientales que constituyen la base teórica de la selección sexual y asignación de recursos en individuos y poblaciones, justifican la segregación espacial de los sexos y la labilidad sexual, por factores ambientales, permitiendo la posibilidad de situaciones sexuales intermedias (PANNELL, 2017).

En la Flora Canaria se ha reconocido algunas de estas rutas hacia la dioecia, en grupos endémicos donde los sistemas sexuales y polimorfismos implicados con flores unisexuales, se corresponden a los de sus respectivos linajes taxonómicos continentales y posibles colonizadores (*Phoenix, Bryonia, Pistacia, Myrica, Laurus, Salix, Bosea, Semele, Ilex, Rhamnus, Gymnosporia, Rumex, Bencomia, Marcetella, Phyllis, Plocama, Persea, Picconia, Neochamaelea*, etc).

Entre las vías hacia la dioecia detectadas en Canarias para diversos géneros desde el hermafroditismo, pero con flores unisexuales implicadas, las filogenias moleculares han señalado y detectado que los distintos linajes han optado por vías diferentes para la conquista de la dioecia, y se han podido reconocer las rutas desde la ginodioecia, androdioecia o heterodichogamia. Asimismo se han reconocido sistemas mixtos de acceso a la dioecia, donde parecen implicados sistemas sexuales como la androdioecia con duodicogamia y heterodicogamia (*Neochamaelea*) como se verá más adelante. De la misma manera, se han considerado otros ejemplos que parecen estar en la ruta de la monoecia, donde las flores unisexuales implicadas, no exhiben rudimentos o abortos del otro sexo.

Hasta el momento, un 12% de los géneros canarios investigados poseen alguna especie dioica. Este dato situaría a las islas Canarias como otro ejemplo de islas oceánicas donde la dioecia es similar a la de Hawaii con un 11% de géneros con alguna especie dioica (SAKAI *et al.*, 1995; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a). Hay casos claros en los que la dioecia no se considera autóctona porque todos los parientes relacionados ya la poseen, en otros casos se presupone autóctona con bastante certeza, y sin embargo otros permanecen dudosos (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a).

2.2.1. Rutas de dioecia desde el hermafroditismo

Las vías evolutivas desde el hermafroditismo a la dioecia incluyen los sistemas de cruzamiento intermedios de la ginodioecia (individuos hermafroditas y femeninos) y androdioecia (individuos hermafroditas y masculinos). Estas vías comienzan con la invasión de mutantes unisexuales, femeninos o masculinos respectivamente, seguidos por alteración de los hermafroditas dando más recursos a la función sexual opuesta a los unisexuales. Cuando eventualmente, los hermafroditas se vuelven unisexuales surge (evoluciona) la dioecia, aunque en algunas especies no se completa este segundo paso, o incluso reuertien desde la dioecia (DELPH & WOLF, 2005).

Los sistemas sexuales en plantas isleñas se caracterizan por la plasticidad en su expresión sexual, de modo que la autogamia (autopolinización) y la xenogamia (polinización cruzada entre individuos diferentes) puede intercambiarse con cierta facilidad (PANNELL, 2015). Las condiciones ambientales pueden afectar y alterar la expresión sexual de una

planta o el grado en que alcanza el sexo funcional o condición masculina o femenina (DELPH, 2003; DELPH & WOLF, 2005; PANNELL, 2005).

En este trabajo y especialmente en lo que se refiere a la detección de los sistemas sexuales y vías hacia la dioecia en las islas Canarias, se han tenido en cuenta las posibles interpretaciones erróneas que pueden surgir ante las flores morfológicamente hermafroditas pero funcionalmente unisexuales (Lámina 2), definidas por algunos autores como flores unisexuales tipo-I y tipo-II (MITCHELL & DIGGLE, 2005; DIGGLE *et al.*, 2011).

Las flores tipo-I, con rudimentos del sexo opuesto, masculino o femenino, representan en algunos casos, episodios de transición desde o hacia la unisexualidad, y son frecuentes en especies con dimorfismo sexual y situaciones más o menos cercanas a la dioecia (CHARLESWORTH, 2016; RENNER, 2014, 2016; KÄFER *et al.*, 2017; PANNELL, 2017). Se manifiestan y se han detectado en algunos géneros presentes o endémicos de Macaronesia o de Canarias, como *Semele* (Ruscaceae), *Ilex* (Aquifoliaceae), *Gymnosporia* (Celastraceae), *Plocama* (Rubiaceae), *Picconia* (Oleaceae), *Neochamaelea* (Cneoraceae), etc.

2.2.1.1. Dioecia. Hermafroditismo vía heterodicogamia.

Algunos linajes primitivos como el orden Laurales con flores hermafroditas, poseen mecanismos capaces de separar temporalmente la fase masculina y femenina de la flor (dicogamia), y frecuentemente se observan flores que abren en fase femenina exponiendo el estigma maduro (protoginia). Este mecanismo se encuentra comúnmente extendido en la familia Lauráceas y se le puede observar en los representantes macaronésicos de la familia que llegan a Canarias, típicos de los bosques de laurisilva (Lámina 3).

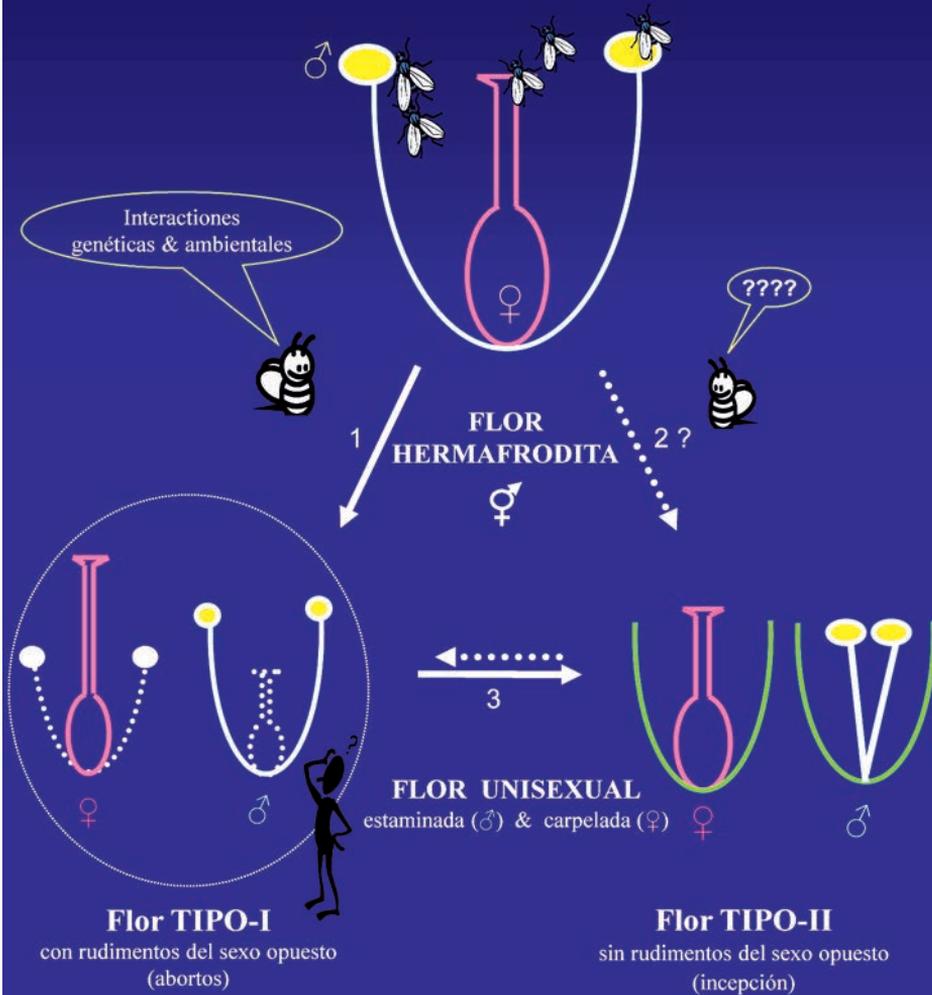
Un tipo de dicogamia sincrónica que poseen algunas especies de flores hermafroditas protogínicas, conocido como heterodicogamia, también se manifiesta en algunas angiospermas primitivas de los órdenes Magnoliales y Laurales (KUBITZKI & KURZ, 1984; LLOYD & WEBB, 1986; RENNER, 2001; ENDRESS, 2010; PANG & SAUNDERS, 2014). Se considera un mecanismo floral que proporciona dioecia temporal en las poblaciones naturales, con dos tipos de individuos o morfos: plantas A con flores que abren por la mañana (en fase femenina), y plantas B, con flores que abren por la tarde (en fase femenina) y se cruzan con las plantas del morfo A, que ya se encuentran en fase masculina.

2.2.1.1.1. El “viñático”, *Persea indica* (L.) Spreng. (Lauraceae) es un endemismo macaronésico, arbóreo, diploide con $2n=2x=24$ que no se encuentra en ninguna de las listas rojas de especies en peligro, aunque en algunas islas se considera amenazada por pérdida de hábitat. La filogenia molecular señala a esta especie con mayor afinidad americana que asiática (SCORA & BERGH, 1992; ROHWER *et al.*, 2009; LI *et al.*, 2011).

Como sus congéneres, posee flores hermafroditas protogínicas productoras de néctar, polinizadas probablemente por pequeñas abejas y moscas, y se le considera con dioecia temporal no autóctona, ocasionada por heterodicogamia sincrónica, propia del género y de otras Lauraceae (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a). Los individuos del morfo A exponen el estigma receptivo (blanco-brillante) por la mañana, mientras que sus anteras valvares liberan el polen por la tarde (fase masculina), haciendo posible la fecundación cruzada con las plantas del morfo B, que acaban de abrir sus flores en fase femenina. De esta manera se ha posibilitado la dioecia temporal con cruces obligados entre las plantas o individuos A y B.

FLOR HERMAFRODITA & UNISEXUAL

(MITCHELL & DIGGLE, 2005; DIGGLE *et al.*, 2011; GOLENBERG & WEST, 2013)



Algunas FLORES funcionalmente UNISEXUALES poseen rudimentos del sexo opuesto (abortos) y representan TRANSICIONES intermedias entre el HERMAFRODITISMO y unisexualidad

(*Semele, Plocama, Neochamaelea, Picconia, etc*)

Lámina 2.- Flor hermafrodita y unisexual de las angiospermas. Esquema que representa la transición desde la flor hermafrodita a los dos tipos de flor unisexual: tipo-I y tipo-II.

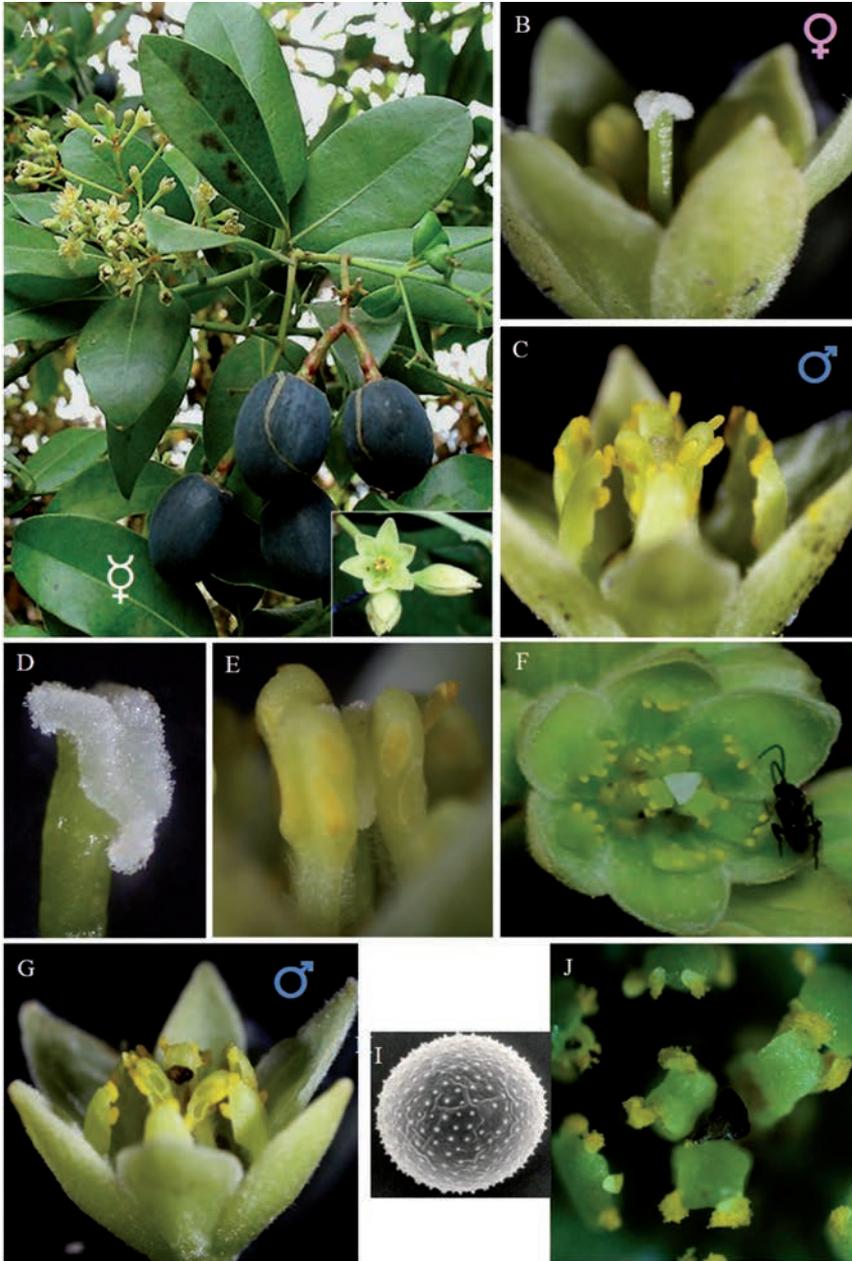


Lámina 3.- *Persea indica* (L.) Spreng. (Lauraceae). Ejemplo de dioecia temporal con heterodico-gamia sincrónica. A: planta con flor y frutos. B, D, E: flor recién abierta en fase femenina, exponiendo el gineceo maduro (protogínica) y anteras todavía cerradas. C, F: flor en fase masculina, con las anteras dehiscentes y flor con visitante floral. G y J: flor en fase masculina, con las anteras dehiscentes exponiendo el polen y el estigma ya marchito. I: polen (MEB).

2.2.1.2. Dioecia. Hermafroditismo vía ginodioecia

Es considerada como una de las vías evolutivas más importantes desde el hermafroditismo hacia la separación de sexos o dioecia. La ginodioecia, sistema considerado bastante eficaz, se caracteriza por la coexistencia de plantas hermafroditas y femeninas en la misma población que garantiza la formación de semillas xenógamas en los individuos femeninos y el vigor de la progenie (RICHARDS, 1997; CHARLESWORTH, 1999, 2006; DELPH, 2003; SPIGLER & ASHMAN, 2012; DUFAY *et al.*, 2014; RENNER, 2014). Algunos estudios destacan una mayor fertilidad de las semillas en los individuos femeninos que generalmente se correlaciona con su frecuencia en las poblaciones naturales (SPIGLER & ASHMAN, 2012).

En la adquisición de dioecia por esta vía, algunas de las hipótesis justifican su aparición y búsqueda de la xenogamia para evitar la autogamia y problemas de endogamia, pero no necesariamente de manera exclusiva. Parece extremadamente probable que la distribución de recursos y otros factores ecológicos o ambientales (aridez u otras condiciones extremas) jueguen un papel importante (CHARLESWORTH, 1999; DUFAY *et al.*, 2014).

La ginodioecia puede continuar su evolución hacia la a dioecia, a través de la pérdida de la función femenina de los hermafroditas (que se convierten en masculinos), o puede permanecer estable (DELPH, 2003; DUFAY *et al.*, 2007).

La invasión de individuos femeninos en poblaciones de individuos hermafroditas (cosexuales) suele ir acompañada casi siempre por diferencias de fertilidad en ambos morfos (masculinización de hermafroditas con escasa formación de frutos), requerimiento absolutamente necesario para que las poblaciones ginodioicas puedan evolucionar a subdioicas, trioicas y finalmente a dioicas. Es importante señalar en esta ruta hacia la dioecia, que la presencia de subdioecia y trioecia representa situaciones y sistemas intermedios diferentes, de manera que mientras la trioecia (masculinos, femeninos y hermafroditas) supone un sistema evolutivamente estable, la subdioecia representaría situaciones inestables de transición con aparición de individuos conocidos como “masculinos inconstantes” que producen algún fruto (SPIGLER & ASHMAN, 2012).

En esta ruta se han catalogado géneros presentes en Macaronesia y Canarias como, *Semele*, *Plocama*, *Gymnosporia* (*Maytenus*), *Kunkeliella*, o algunas Rosaceae-Sanguisorbeae entre otros (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a).

2.2.1.2.1. *Semele* Kunth (Ruscaceae) es género endémico de Macaronesia, diploide ($2n=40=2x$), lianoide y fuertemente leñoso, típico de los bosques de Laurisilva (Lámina 4). Las filogenias moleculares con datos morfológicos (RUDALL *et al.*, 2000; KIM *et al.*, 2010) revelan una fuerte relación con los géneros *Danae* y *Ruscus* considerados como restos de una flora terciaria (Laurasia). *Danae* es monoico mientras que *Ruscus* posee taxones subandroicos (con individuos femeninos y hermafroditas con alguna flor masculina) expresión sexual típica de taxones ginodioicos en situación próxima a la subdioecia, taxones subdioicos y dioicos (MARTÍNEZ-PALLÉ & ARONNE, 1999; HALADA & ERDELSKÁ, 2005; GIRÁLDEZ, on line).

La “gibalbera” *Semele gayae* (Webb & Berthel.) Svent. & Kunkel es una especie endémica de la isla de Gran Canaria, que se considera amenazada con categoría de vulnerable (BAÑARES *et al.*, 2004).

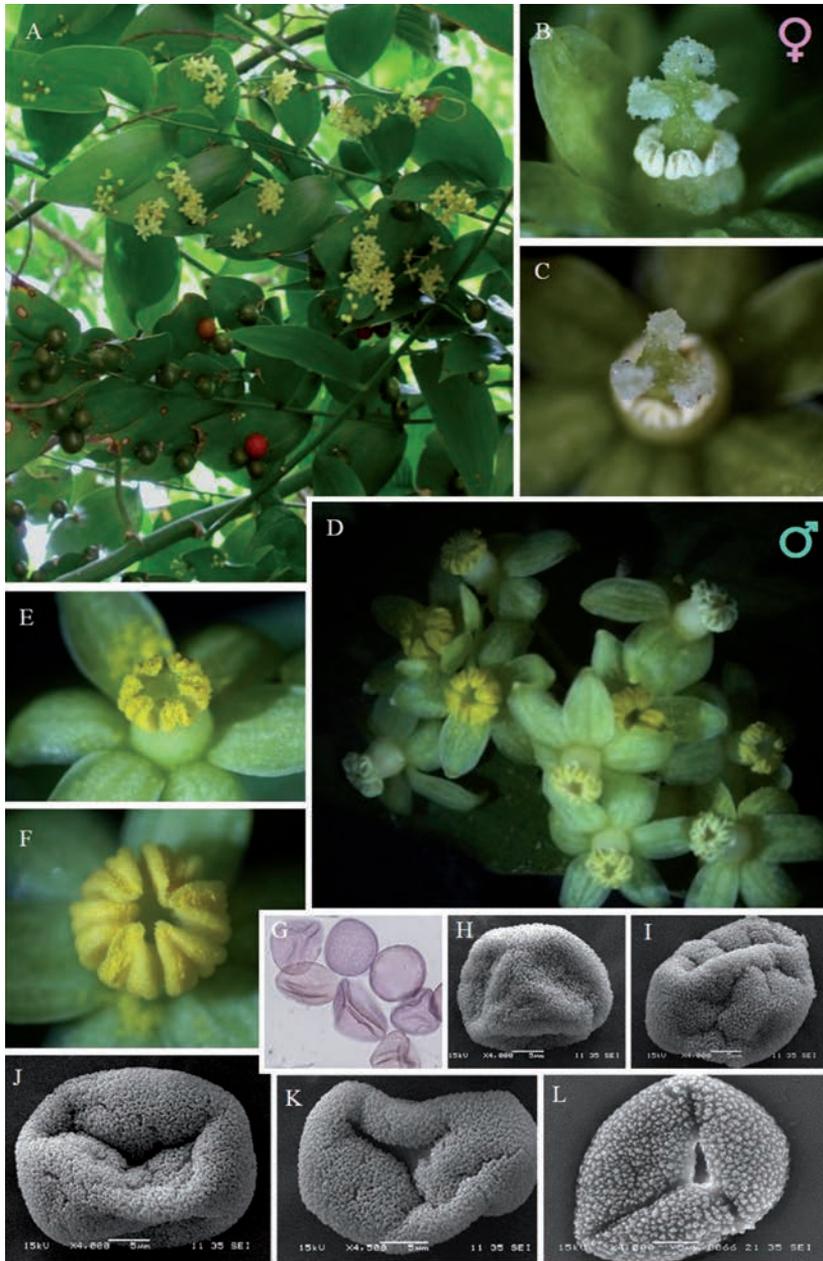


Lámina 4.- *Semele gayae* (Webb & Berthel.) Svent. & Kunkel (Ruscaceae), especie dioica con individuos femeninos y masculinos. A: planta femenina con flores y frutos. B, C: flores femeninas con el gineceo bien desarrollado y anteras abortadas. D, E, F: detalles de flores masculinas con anteras dehiscentes. G: granos de polen al microscopio óptico y H-L: pólenes al microscopio electrónico de barrido (MEB).

Esta especie, es fundamentalmente dioica con dioecia que se puede considerar autóctona, aunque posee algunas poblaciones con flores hermafroditas ocasionales y situaciones lábiles de subdioecia. Con plantas femeninas y masculinas en las poblaciones naturales, la relación de sexos es 1:1 y posee un éxito reproductivo alto. El número de flores por planta, es similar en ambos sexos. Las flores pequeñas, agrupadas en glomérulos, que se sitúan principalmente en posición central del cladodio, parecen morfológicamente hermafroditas pero funcionalmente unisexuales, exhibiendo órganos abortados del sexo opuesto. Las flores masculinas son más grandes que las femeninas y presentan un tipo polínico variable, con granos fácilmente deformables haciendo que su descripción resulte difícil, desde inaperturados (omniaperturados) a sulcado difusos, ocasionalmente tricotomosulcados con exina escabrosa y delgada (Pérez de Paz *et al.*, *in prep*). En *Danae* y *Ruscus* el polen es monosulcado pero difieren en la ornamentación de su exina, psilada en *Ruscus* o escabrosa en *Danae* como en *Semele* (ERDTMAN 1971; FURNESS & RUDALL, 1999; RUDALL & CAMPBELL, 1999). La relación Polen: Óvulo (10000) apoya la xenogamia obligada de la categoría de CRUDEN (1977) con ≈ 10000 granos por antera y ≈ 60000 granos por flor (6 anteras) mucho más severa que la de *Ruscus aculeatus* con ≈ 1000 granos por antera y ≈ 3000 granos (tres anteras) por flor (MARTÍNEZ-PALLÉ & ARONNE, 2000). La polinización de *Semele* es probablemente por dípteros y sus frutos rojos son dispersados por aves y lagartos endémicos (VALIDO, 1999).

2.2.1.2.2. El “balo” *Plocama pendula* Aiton (Rubiaceae-Paederieae) es, según autores, un género monotípico endémico de las islas Canarias que se considera con dioecia funcional autóctona. Es un arbusto leñoso propio de los cauces de los barrancos del piso basal, aunque también en laderas, malpaíses y riscos del tabaibal-cardonal de todas las islas, a excepción de Lanzarote y La Palma, donde se cree extinguida. No está presente en ninguno de los listados de plantas en peligro, pero se observan poblaciones en regresión propias de su situación geográfica en las zonas de máxima presión antrópica de las islas (Lámina 5).

Este género que no ha diversificado en las islas, se le ha considerado tradicionalmente dentro de la tribu Paederieae DC, aunque actualmente se ha reubicado en la subtribu Putoriae DC o nueva tribu Putorieae (PUFF, 1982; BACKLUND *et al.* 2007). Los análisis morfológicos y filogenéticos revelan que sus parientes continentales más cercanos se encuentran en Sudáfrica (*Crocyllis*) y Arabia (*Gaillonia*) ambos con flores predominantemente pentámeras y especies ginodioicas (PUFF, 1982; THULIN, 1998; BACKLUND *et al.* 2007). Es un género considerado tetraploide ($2n=44=4x$) a diferencia de su pariente más cercano, *Crocyllis* calificado diploide con $2n=22=2x$ al igual que el género *Putoria* de flores tetrámeras hermafroditas (LARSEN, 1958; BACKLUND & THULIN, 2007). No se le conoce su diversidad genética poblacional.

Sus flores blanquecinas e inconspicuas con síndrome anemófilo, son visitadas por varios grupos de insectos como himenópteros, dípteros y hormigas endémicas (OLESEN *et al.*, 2002; VALIDO & OLESEN, 2010). Ha sido descrito con dioecia funcional (MENDOZA-HEUER, 1987; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a), con plantas masculinas (de flores morfológicamente hermafroditas con gineceos no funcionales que no forman frutos, sino ocasionalmente, y plantas femeninas, con flores más cortas, anteras (sin polen) y gineceo con ramas estigmáticas separadas de papilas expuestas (anemofilia), con elevado éxito reproductivo y frutos (bayas transparentes) dispersados por pájaros y lagartos endémicos (BARQUIN & WILDPRETT, 1975; VALIDO, 1999; PADILLA *et al.*, 2012).



Lámina 5.- *Plocama pendula* Aiton (Rubiaceae), endemismo canario con dioecia funcional con plantas masculinas (C) de flores morfológicamente hermafroditas pero funcionalmente masculinas con las ramas estigmáticas cerradas y anteras desarrolladas que producen polen (A, B). D, E: granos de polen normales con detalle de la ornamentación exínica al MEB. F-K: polimorfismos polínicos aperturales. L: planta femenina; M, N: flores femeninas exponiendo el estigma de ramas separadas. O: flor masculina (izquierda) y femenina (derecha) de talla diferente. P: frutos en una planta femenina.

En las plantas masculinas, las flores (morfológicamente hermafroditas) mayores que las femeninas, presentan el gineceo con las ramas estigmáticas cerradas aunque algunas pueden ser funcionales (0-36%). El ratio Polen:Ovulo (6500) revela xenogamia obligada según CRUDEN (1977) con ≈ 4000 granos/antera (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a). Los granos de polen normales son buenos indicadores de sus relaciones filogenéticas (ornamentación exínica), ha sido descrito en varios trabajos (PÉREZ DE PAZ, 1977; ROBBRECHT, 1982; LECUONA *et al.*, 1987), pero no se ha denunciado previamente la presencia de polimorfismos polínicos aperturales, posible reflejo de procesos micro-evolutivos de poli o diploidización y/o marcadores de vigor o eficacia biológica al proporcionar mayores oportunidades de tubos polínicos y por tanto de germinación (MIGNOT *et al.*, 1994; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2009; TILL-BOTTRAUD *et al.*, 2012).

2.2.1.2.3. El “peralillo” *Gymnosporia cassinoides* (L’Her) Masf. (Celastraceae) es un arbolillo endémico de Canarias, propio de riscos y regiones forestales que se le presupone poliploide como sus congéneres ($2n= 36=4x$, $54= 6x$). En los análisis filogenéticos *G. cassinoides* está estrechamente relacionada con *G. senegalensis* (arbusto subcosmopolita con poblaciones marroquíes monoicas y dioicas, *G.harveyana* (árbol dioico sudafricano) y el género *Putterlickia* (SIMMONS *et al.*, 2008). El género *Gymnosporia*, recientemente rehabilitado, tiene flores funcionalmente unisexuales, frutos en cápsulas dehiscentes y semillas con arilo (Lámina 6).

Se le considera con trioecia no autóctona y tres tipos de plantas en proporciones variables (femeninas, monoicas y masculinas) aunque la presencia ocasional de flores hermafroditas y la inestabilidad de algunos individuos masculinos, refleja situaciones lábiles de subdioecia. La expresión sexual y relación de plantas más frecuentes en las poblaciones es: i) femeninas (29%) con flores sin polen y muchos frutos, ii) masculinas (48%) con frutos esporádicos (inconstantes) y iii) monoicas (18%) que pueden ser fundamentalmente masculinas (Mf) o femeninas (Fm) con producción de frutos muy variable. En ocasiones se observan individuos polígamos (5%) con flores masculinas, femeninas y raramente hermafroditas. Las flores femeninas son más pequeñas que las masculinas y tienen 5 pétalos, 5 estambres no funcionales y un ovario funcional con un estigma de 3 (4) ramificaciones en la parte superior. Las flores masculinas tienen 5 (6-7) pétalos, 5-6 estambres y un ovario corto y no funcional.

Los granos de polen son de talla pequeña y de forma variable, breviaxos y longiaxos, a veces romboidales y generalmente tricolporados con endoapertura variable dependiendo del tipo de planta. Los pólenes longiaxos de las masculinas (20-22 μm) poseen endoaperturas grandes a modo de anillo, y abundantes polimorfismos polínicos aperturales de diferente número de aperturas (4-colporates, 6-pantocolporates, etc.) como los géneros *Plocama*, *Picconia*, etc. Los individuos monoicos con pólenes más pequeños (19-20 μm) poseen pequeñas endoaperturas y no presentan granos polimórficos. Las ocasionales flores hermafroditas presentan muchos granos estériles. Como algunos de sus congéneres, las pequeñas flores atraen especialmente a moscas, pero también a hormigas y abejas (JORDAAN, 2004). La presencia de flores hermafroditas indica una etapa intermedia entre la ginodioecia y trioecia, como se observa frecuentemente en la familia Celastraceae con ejemplos en los géneros *Eumonymus* y *Maytenus* (DARWIN, 1877; WEBB, 1979; BE-NEVIDES *et al.*, 2013).

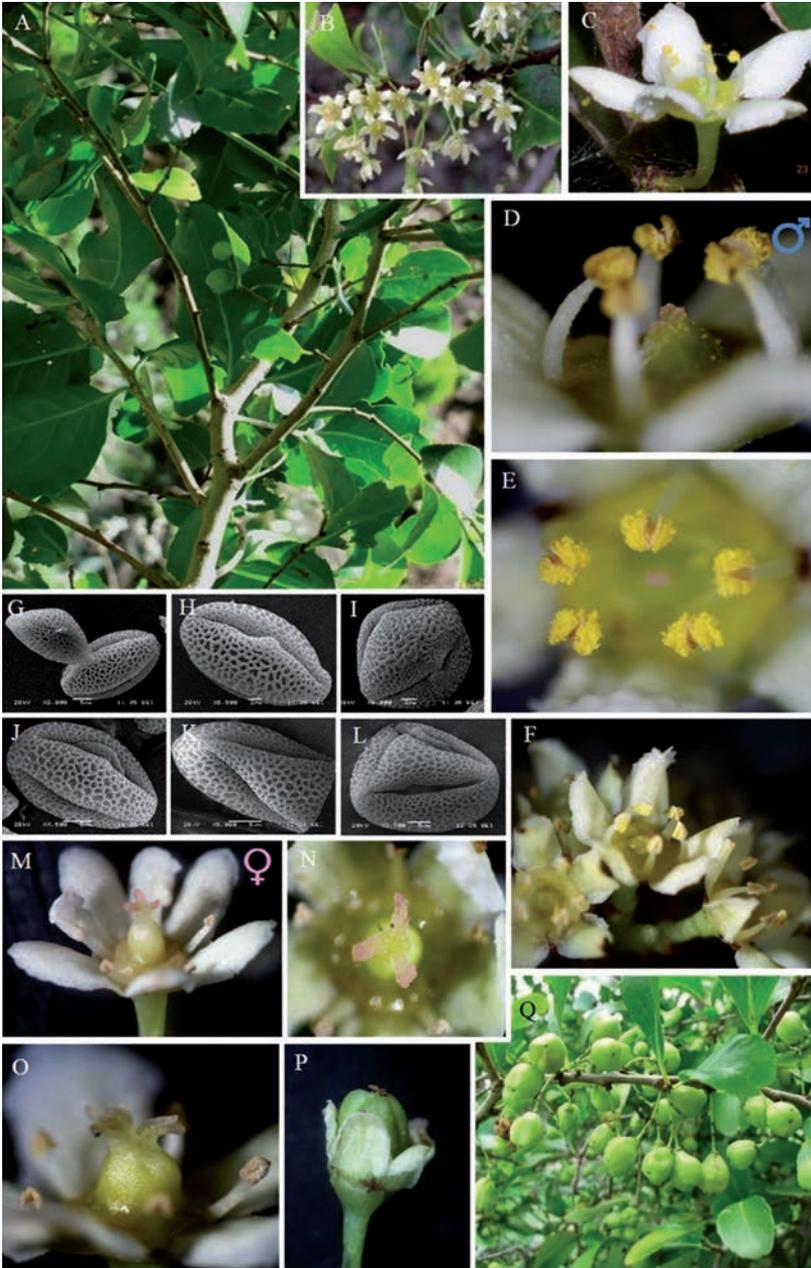


Lámina 6.- *Gymnosporia cassinoides* (L'Her) Masf. (Celastraceae). Endemismo canario ejemplo de trioecia con plantas masculinas (A), femeninas (Q) y monoicas. B-E: flores masculinas con ovarios abortados y detalles de anteras dehiscentes. G-J: pólenes normales. K-L: polimorfismos polínicos aperturales. F, M, N, O: flores femeninas con gineceo desarrollado y anteras abortadas. P, Q: frutos verdes.

Recientemente se ha descrito una nueva especie de Lanzarote y Fuerteventura *G. cryptopetala* de la sección Tenuispina y que muestra una estrecha relación con especies geográficamente distantes, como *G. tenuispina* y *G. emarginata* (ROBSON, 1965; JORDAAN & VAN WYK, 1999, 2006; REYES & SANTOS, 2010). Al parecer presenta situaciones más claras de dioecia.

2.2.1.2.4. La “escobilla de guayadeque” *Kunkeliella canariensis* Stearn (Santalaceae-Thesiaceae) es un pequeño arbusto endémico de Gran Canaria, ramificado con hojas a modo de pequeñas escamas triangulares, cuya distribución se restringe a las laderas del Barranco de Guayadeque (Monumento Natural en el este de la isla) entre los 700-800 m.s.n.m. formando parte de la vegetación termófila. Se considera amenazado críticamente (BAÑARES *et al.*, 2004) y tiene Plan de Recuperación (Lámina 7).

El género *Kunkeliella*, íntimamente relacionado a los géneros *Thesidium* y *Thesium*, constituye uno de los cinco géneros de la reciente familia Thesiaceae (antes tribu) integrada por taxones hemiparásitos (parásitos haustoriales) que, aunque poseen clorofila necesitan parasitar las raíces de otras plantas para sintetizar sus compuestos orgánicos (SVENNIUS, 1960; STEARN, 1972; NICKRENT *et al.*, 2010; FOREST & MANNING, 2013). Aunque recientemente *Kunkeliella* se ha considerado integrado en *Thesium*, su biogeografía y la reciente detección de flores unisexuales vs hermafroditas, pueden constituir un impedimento importante para esta nueva circunscripción, además del tipo polínico (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2015c). *K. canariensis* se encuentra fuertemente diferenciada genéticamente (microsatélites) del resto de las cuatro especies descritas para el archipiélago canario, según el listado oficial del Gobierno de Canarias (SOSA *et al.*, 2005).

La especie, aunque descrita con flores hermafroditas, presenta también flores unisexuales femeninas y dos tipos de individuos: i) plantas con flores hermafroditas que se comportan funcionalmente como “masculinos inconstantes” por la escasa o nula producción de frutos, y ii) plantas femeninas, con flores unisexuales femeninas, más pequeñas y micro-morfológicamente diferentes (tépalos), que llevan anteras sin polen y producen gran cantidad de frutos y semillas, aunque con bajos índices de germinación (~11%, Clara Ortega, comunicación personal). Asimismo se ha observado una escasa supervivencia de plántulas (Juan García, comunicación personal), debido probablemente a su condición hemiparásita. Esta presencia de individuos hermafroditas y femeninos define a la especie como ginodioica, aunque cercana a la dioecia funcional por la condición de “masculinos inconstantes” de las plantas hermafroditas. Se desconocen los visitantes florales y posibles polinizadores. Los frutos maduros se desprenden quedando en las proximidades de las plantas madre y se ha comprobado que son comidos por lagartos endémicos por su presencia en las heces de los mismos (Beatriz Rumeu, comunicación personal), confirmando por tanto, su carácter de vectores de dispersión. No obstante, la presencia frecuente de frutos partidos, no descarta la posible dispersión por aves (Juan García, comunicación personal).

Aunque la germinación de semillas es baja, se le considera con un éxito reproductivo aceptable. El principal problema es la supervivencia de plántulas por su condición de especie hemiparásita, constituyendo la principal amenaza inherente a la biología de la especie, además de la incidencia de factores externos como herbívoros ramoneadores (principalmente conejos) que habría que valorar.

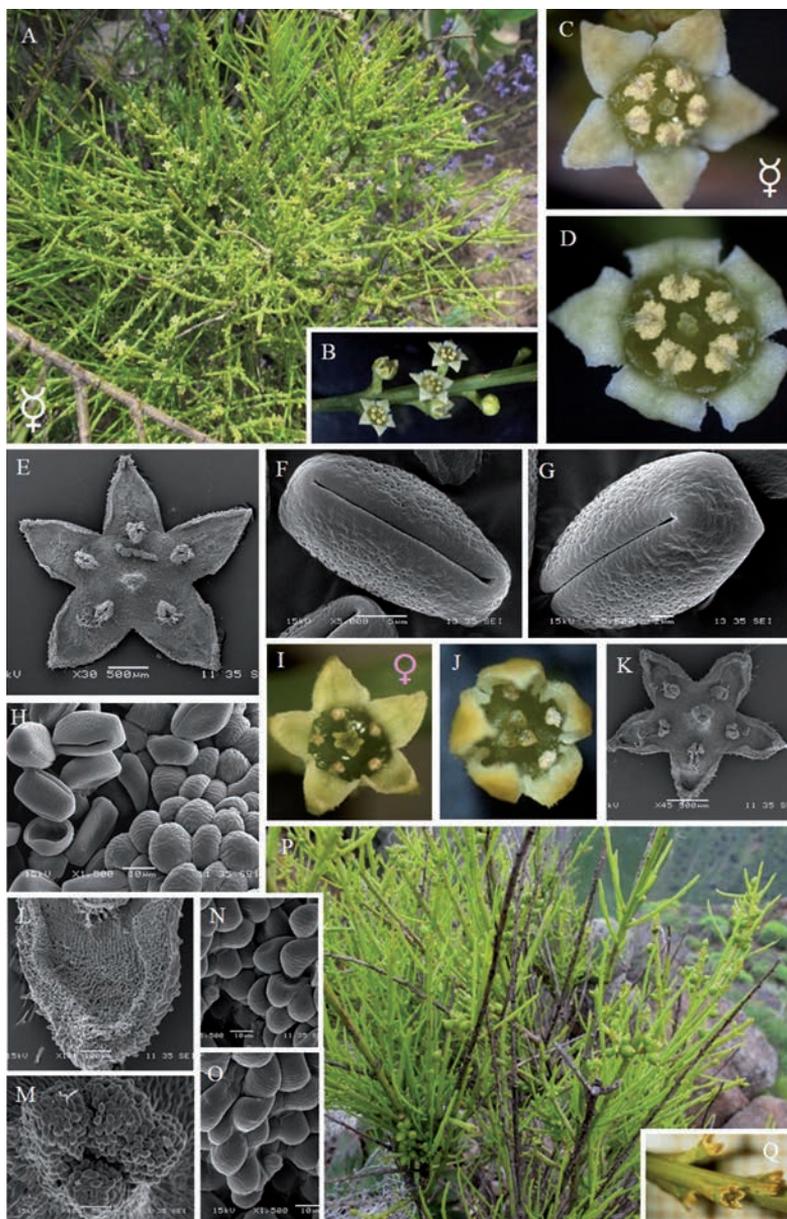


Lámina 7.- *Kunkeliella canariensis* Stearn (Santalaceae). Endemismo de Gran Canaria ejemplo de ginodioecia con situaciones cercanas a la dioecia. A, B: planta con flores hermafroditas a veces funcionalmente masculinas. C-E: flores hermafroditas con anteras bien desarrolladas y gineceo inconspicuo. F-G: granos de polen al MEB. E, H: flor al MEB y detalle del gineceo con granos de polen. I, J: flores femeninas con gineceo más desarrollado que las hermafroditas y anteras abortadas. K: flor femenina (MEB). L: pétalo femenino con solapa lateral. M-O: estigma (MEB). P: planta femenina con ramita florífera.

2.2.1.3. *Ginodioecia estable. Echium L.* (Boraginaceae)

La ginodioecia o coexistencia de plantas hermafroditas y femeninas en la misma población, como se ha dicho anteriormente, es un sistema sexual bastante eficaz para evitar la autogamia y los problemas de endogamia, garantizando la xenogamia en los individuos femeninos. Puede seguir evolucionando hacia la dioecia, si los individuos hermafroditas pierden la función femenina y se convierten en masculinos (como en los casos anteriores), o puede permanecer estable, como es el caso de los “taginastes” grupo de endemismos leñosos macaronésicos del género *Echium L.* (Lámina 8).

Merecen destacar pues a las especies del género *Echium* en general, y en particular a los “taginastes”, leñosos, como fieles representantes de la ginodioecia estable, que no se encuentran camino de la dioecia (BRAMWELL, 1971; 1972b; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 1997; DORKEN, 2010; VALDÉS, 2012).

El género *Echium* en las islas Canarias representa uno de los ejemplos más espectaculares de radiación adaptativa con una variabilidad considerable principalmente en sus caracteres florales (morfología y color) de gran importancia taxonómica (BRAMWELL, 1971, 1972a, 1975) y en lo que se refiere a síndromes de polinización por abejas y/o pájaros, posibles ex-aptaciones, más que adaptaciones a los polinizadores actuales (HERRERA, 1996; DUPONT & SCOV, 2004; VALIDO & OLESEN, 2010). Todos los endemismos son diploides con $2n=16=2x$ aunque con casos de mixoploidía (FEBLES, 1989).

La mayoría de sus especies son ginodioicas presentando individuos hermafroditas, femeninos e intermedios con distintos niveles de esterilidad masculina, que se manifiesta por los distintos grados de estambres abortados y pólenes estériles. Se ha verificado la relación de sexos en algunas especies canarias de la isla de Tenerife y de La Palma como *E. giganteum*, *E. aculeatum*, *E. leucophaeum*, *E. webbiai*, *E. brevissime* y *E. virescens* con unos niveles de ginodioecia (porcentaje de individuos femeninos) que oscilan entre el 17-30% según poblaciones y especies (BRAMWELL, 1971, 1972b; DORKEN, 2010), mientras que en Gran Canaria los niveles de ginodioecia detectados, oscilan entre un 5-50%, a excepción de poblaciones muy alteradas o antropizadas, donde los individuos femeninos pueden encontrarse en mayoría, principalmente en *E. decaisnei* (con situaciones habituales del 10-30%) y *E. onosmifolium* (con porcentajes del 2-50%) en relación a *E. callithyrsus* y a *E. triste* (herbáceo) que presentan situaciones similares de alrededor del 5-10% de femeninos (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 1997; MORA 2006). En especies herbáceas no endémicas como *E. vulgare* se han encontrado niveles parecidos de ginodioecia con un 12-26% de femeninos (KLINKHAMER *et al.*, 1991, 1994).

En este sistema sexual de ginodioecia, en relación a las ventajas de los individuos femeninos sobre los hermafroditas para generar descendencia (SHYKOFF *et al.*, 2003) hay que decir que en estas situaciones de ginodioecia estable como los *Echium* canarios estudiados, la producción de semillas tiende a ser superior en los individuos femeninos, (BRAMWELL, 1971, 1972b; MORA, 2006). Aunque todavía no se han encontrado diferencias en el peso de las semillas ni los índices de germinación, la mayor producción de semillas por parte de los individuos femeninos, resultaría de especial utilidad para la recuperación de especies en peligro crítico, como *E. acanthocarpum* endemismo de la isla de La Gomera, con requerimientos de refuerzos poblacionales, que sin embargo presenta niveles de diversidad genética altos, similares a los de su congénere *E. decaisnei*, amplia-

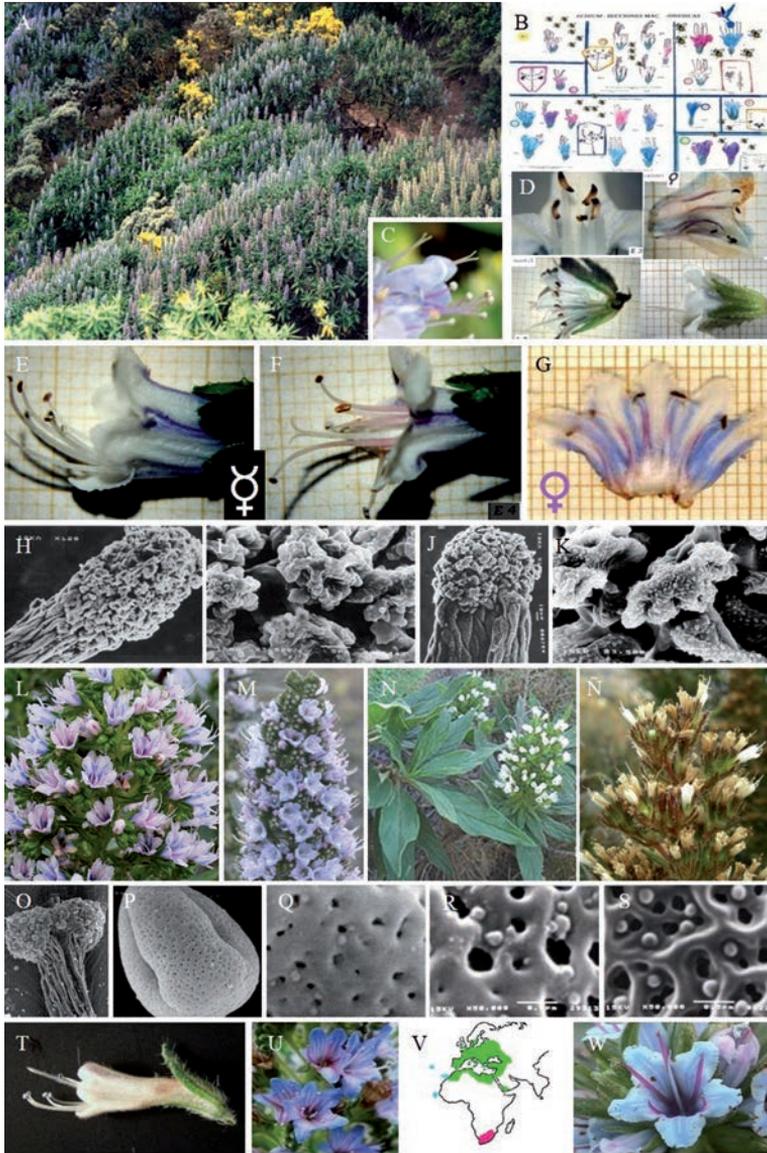


Lámina 8.- *Echium* L. (Boraginaceae). Grupo de endemismos macaronésicos ejemplo de gino-dioecia estable que no evolucionan a dioecia. A, C, N: *E. callithyrsum* con detalle de la corola. B: esquema de las corolas de los *Echium* canarios (Bramwell, 1972b) coloreado. D, G: detalles de flores femeninas con estambres abortados. E, F: flores hermafroditas de *E. decaisnei*. H-K: detalles de estigmas y papilas estigmáticas al MEB. L: *E. decaisnei*. M: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Ñ: *E. onosmifolium*. O-Q: *Pontechium* (*E. russicum* del Mediterráneo oriental), detalle del estigma como *Lobostemon* y polen. R, S: ornamentación exínica del polen de *Echium* y *Lobostemon*. T: corola de *E. triste*. U: flores de *E. acanthocarpum*. V: esquema con mapa de distribución del complejo *Echium-Lobostemon*. W: corolla de *L. montanum* (Sudáfrica).

mente distribuido en la isla de Gran Canaria (BAÑARES *et al.*, 2004; WERNER *et al.*, 2007; MORA *et al.*, 2009; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ-CASTELLS, 2013).

Varios autores han denunciado que algunas especies del género *Echium*, presentan situaciones comprometidas con niveles mixtos de un aparente sistema de auto-incompatibilidad homomórfico, con manifestaciones propias de los sistemas crípticos, que en algunos casos han valorado como posibles situaciones de depresión por endogamia (BRAMWELL, 1972b; MELSER *et al.*, 1999; KORBECKA, 2004; MORA 2006; PETA-NIDOU *et al.*, 2012; SEDLACEK *et al.*, 2012), pero las situaciones de producción de semillas en auto-cruces con problemas posteriores de germinación, hace pensar que en realidad podría tratarse de niveles mixtos de un sistema críptico o de acción tardía (LSI) con ligeras manifestaciones pre y post-cigóticas.

El género *Echium* junto con el género sudafricano *Lobostemon*, está considerado como un complejo de distribución disjunta en tres centros biogeográficos (Mediterráneo, Macaronésico y Sudafricano) con un taxón puente (*E. ruscicum* = *Pontechium*) de características morfológicas y moleculares intermedias, cuyos caracteres palinológicos se manifiestan como buenos indicadores de las relaciones filogenéticas (BRAMWELL, 1986; PÉREZ DE PAZ, 1993, 1998; PÉREZ DE PAZ & PARDO, 1994; BÖLLE *et al.*, 1996; HILGER & BÖHLE, 2000). Salvo en *E. ruscicum* (*Pontechium*), no se han observado polimorfismos polínicos aperturales (PÉREZ DE PAZ, sin publicar).

2.2.1.4. Dioecia. Hermafroditismo vía androdioecia

Con plantas hermafroditas y masculinas en la misma población, los modelos teóricos sugieren, que el mantenimiento de la androdioecia, requiere que los individuos masculinos generen más del doble de las semillas que los hermafroditas. Se ha considerado que no constituye una vía importante en la evolución de la dioecia, y que no se encuentra frecuentemente asociada a ella (CHARLESWORTH, 1984; PANNELL, 2002). Es un sistema que se sigue considerando bastante escaso en la naturaleza, incluso en ocasiones ha sido calificado de controvertido, aunque en los últimos años su evolución ha despertado un interés especial (SAUMITOU-LAPRADE *et al.*, 2010; HUSSE *et al.*, 2013; XU *et al.*, 2014). En Canarias puede estar representada en los géneros, *Euphorbia* y *Mercurialis* (Euphorbiaceae).

Es en la familia Oleaceae, donde cada vez se descubren más casos de androdioecia funcional y/o situaciones relacionadas en varios miembros de la familia, (géneros *Fraxinus*, *Osmanthus*, *Chionanthus* y *Phillyrea*), con la particularidad que la frecuencia de individuos masculinos se presenta mayor que lo predecible por los modelos teóricos (DOMMÉE *et al.*, 1999; VASSILIADIS *et al.*, 2000; SAUMITOU-LAPRADE *et al.*, 2010; HUSSE *et al.*, 2013; BILLIAR *et al.*, 2015). En *Phillyrea angustifolia* L., se encontró que las altas frecuencias de masculinos en las poblaciones naturales, se pueden mantener porque los masculinos pueden polinizar a todos los hermafroditas mientras que por el contrario los hermafroditas, con dos grupos de auto-incompatibilidad, sólo pueden fecundar a la mitad de ellos. Por lo tanto, en esta especie, la desventaja reproductiva de los masculinos por la pérdida de la función femenina, se compensa porque son totalmente compatibles con los dos grupos de hermafroditas, pudiendo engendrar nuevos masculinos (BILLIAR *et al.*, 2015; PANNELL & VOILLEMOT, 2015; VERNET *et al.*, 2016).

Actualmente una gran mayoría de autores son partidarios de considerar al sistema sexual de la androdioecia como una vía de transición desde el hermafroditismo a la dioecia en varios géneros de la familia Oleaceae (WALLANDER & ALBERT, 2000; WALLANDER, 2008, 2013; GUO *et al.*, 2011; HAO *et al.*, 2011; HONG-WA & BESNARD, 2013; XU *et al.*, 2014; SONG *et al.*, 2016; VERNET *et al.*, 2016).

La historia evolutiva del género macaronésico *Picconia* (Oleaceae) con *P. azorica* en Azores, y *P. excelsa* en Madeira y Canarias, señala como parientes estrechamente relacionados al género *Phillyrea* y a un grupo de géneros biogeográficamente lejanos como, *Notelaea* (hermafroditismo-dioecia, Australia), *Nestegis* (polígamo-dioecia, New Zealand-Hawaii), *Chionanthus* (androdioecia, Este de Asia) y *Osmanthus* (androdioecia, New Caledonia-N.America) todos ellos con flores unisexuales masculinas provistas de pistilodios o pistilos abortados no funcionales (GUO *et al.*, 2011; HONG-WA & BESNARD, 2013; XU *et al.*, 2014; SONG *et al.*, 2016). Merece destacar a *Phillyrea angustifolia*, especie mediterránea que llega a Canarias, como un caso de androdioecia con un especial sistema de auto-incompatibilidad (homomórfico dialélico) entre los individuos hermafroditas (confirmado también para el género *Fraxinus*), que proporciona ventaja a los individuos masculinos para engendrar progenie masculina, pero que también permite la evolución a la dioecia con numerosas situaciones intermedias de androdioecia y trioecia o coexistencia de individuos masculinos, hermafroditas y femeninos (SAUMITOU-LAPRADE *et al.*, 2010; HUSSE *et al.*, 2013; BILLIARD *et al.*, 2015; PANNELL & VOILLEMOT, 2015; VERNET *et al.*, 2016).

2.2.1.4.1. El “palo blanco” *Picconia excelsa* (Aiton) DC (Oleaceae) es un endemismo diploide ($2n=46=2x$) relativamente abundante de la laurisilva macaronésica (Madeira y Canarias), excepto en algunas islas donde el Monteverde se encuentra especialmente degradado (Lámina 9). En sus flores con síndrome entomófilo, no se descarta la anemofilia. Sus frutos drupáceos se dispersan por gravidez, aves, lagartos endémicos y ratas (VALIDO, 1999; ARTEAGA *et al.*, 2006; TRAVESET, 2009).

Es uno de los escasos y recientes representantes de androdioecia en Canarias y se le puede calificar con androdioecia funcional no autóctona, con una relación de individuos hermafroditas vs masculinos similar a la de sus parientes allegados con androdioecia (géneros de Oleaceae mencionados anteriormente).

Posee individuos hermafroditas (42%) y masculinos (58%), y las flores grupadas en racimos terminales o subterminales llevan corolas blancas divididas en 4 lóbulos profundos, destacando, tanto en las masculinas como hermafroditas dos grandes anteras de color amarillo, que a veces pueden ser tres y ocasionalmente 4, y cada una, puede albergar unos 95000 granos de polen. Las flores de los individuos masculinos morfológicamente son hermafroditas, pero funcionalmente masculinas de anteras grandes, de longitud el doble de los gineceos, que se caracterizan por poseer una superficie estigmática de color marrón, supuestamente no funcional (sin producción de frutos) y que se les considera homólogos a los “pistilodios” de sus parientes (XU *et al.*, 2014). Sus anteras poseen junto a los granos normales tricolporados y reticulados, porcentajes relativamente elevados de polimorfismos aperturales, similares a los observados en *Parolinia*, *Plocama* y *Gymnosporia*, posibles marcadores de vigor o eficacia biológica, al proporcionar mayores oportunidades de germinación y emisión de tubos polínicos (MIGNOT *et al.*, 1994; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2009; TILL-BOTTRAUD *et al.*, 2012).



Lámina 9.- *Picconia excelsa* (Aiton) DC (Oleaceae). Endemismo canario y de Madeira, ejemplo de androdioecia. A, B, C: planta hermafrodita y flores con pistilos de estigmas funcionales de color blanquecino-amarillento. D, E: pólenes de flor hermafrodita. F, G, L: Flores masculinas (funcionalmente) con pistilos no funcionales de estigmas color marrón (pistilodios) y anteras grandes el doble del gineceo. H: polen normal tricolporado. I, K: polimorfismos polínicos aperturales. J: planta hermafrodita con frutos.

Asimismo las plantas hermafroditas, como otras Oleaceae allegadas, presentan flores con anteras más cortas de altura similar a la del gineceo, que llevan polen fértil de talla ligeramente más pequeña, pero sin que apenas se observen los polimorfismos polínicos aperturales. El gineceo, que expone una superficie estigmática de color blanquecino amarillento, es funcional ya que produce frutos. El ratio Polen: Óvulo de la especie (≈ 60) la califica como xenógama obligada en la categoría de Cruden. Se ha observado un alto índice de mortalidad de plántulas y juveniles (80-85%) en condiciones naturales (ARTEAGA *et al.*, 2006).

La presencia ocasional de flores femeninas en individuos hermafroditas, quizás preconice su predisposición a la dioecia, como algunos de sus géneros allegados, pero por otro lado, el elevado porcentaje de individuos masculinos, hace pensar en la posible presencia de un sistema de auto-incompatibilidad homomórfico (dialélico) entre los individuos hermafroditas, ya observado en otras Oleaceae relacionadas con androdioecia, como *Osmanthus* y *Fraxinus* (DOMMÉE *et al.*, 1999; HAO *et al.*, 2011). Aunque no se han hecho análisis de paternidad, ni testado la posible presencia de mecanismos de auto-incompatibilidad entre los individuos hermafroditas, no se debe descartar su presencia, y debe ser uno de los objetivos futuros.

En *P. azorica* endemismo de Azores seriamente amenazado, no se ha estudiado, su sistema reproductivo, pero las imágenes disponibles de sus flores, preconizan un sistema sexual similar al de *P. excelsa*, con posible presencia de individuos potencialmente masculinos (flores con estigmas marrones que no producen frutos) y plantas hermafroditas (flores con estigmas blanquecino-amarillentos que producen frutos). Presenta una diversidad genética (microsatélites) relativamente alta y baja diferenciación poblacional (MARTINS *et al.*, 2013, 2015).

2.2.1.5. Dioecia. *Ruta mixta* desde la heterodicogamia y androdioecia.

Esta ruta mixta corresponde, en principio, a un caso de androdioecia y de heterodicogamia diferente al que presenta la familia Lauraceae (ver apartado anterior 2.2.1.1). Es un sistema complejo y raro representado en Canarias exclusivamente por *Neochamaelea pulverulenta* (Vent.) Erdtman.

Este tipo de *heterodicogamia* (HD), es un sistema sexual generalmente de taxones monoicos, que favorece la dioecia temporal y se considera muy raro (20 géneros, 14 familias) aunque se cree subestimado. Suele estar integrado en las poblaciones por dos fenotipos sexuales temporales, protándricos (PA) y protogínicos (PG) genéticamente determinados (RENNER, 2001; KIMURA *et al.*, 2003; FIELD & BARRETT, 2012). Es poco conocido aunque se le ha relacionado con la *duodicogamia*, sistema todavía más raro y menos conocido (8 géneros y 4 familias) con un solo fenotipo o morfo en las poblaciones (De JONG, 1976; DOMMÉE *et al.*, 1995). En la *duodicogamia* (DD), el periodo de floración de cada planta (con flores sincrónicas a nivel individuo) se caracteriza, por una secuencia temporal, masculina, femenina, masculina, donde las dos fases masculinas, están separadas temporalmente, por una fase femenina. En este sistema no existe sincronía entre los individuos de la población, con el fin de asegurar los cruces entre ellos (LUO *et al.*, 2007).

La *heterodicogamia* pues, es una forma de polimorfismo sexual temporal donde el morfo protándrico (PA) desarrolla antes las flores masculinas que las femeninas (M \rightarrow F),

mientras que el fenotipo protogínico (PG) es al contrario (F→M). El carácter recíproco y sincrónico de la floración de estos fenotipos, ha sugerido que la perdurabilidad de los mismos en las poblaciones naturales, se consigue gracias a los cruces entre ellos, con niveles variables de dioecia temporal, hipótesis que ya se ha demostrado en algunas especies del género *Acer* (Sapindaceae) con el uso de marcadores genéticos moleculares (De JONG, 1976; DOMMÉE *et al.*, 1995; GLEISER & VERDÚ, 2005; RENNER *et al.*, 2007; GLEISER *et al.*, 2008; SHANG *et al.*, 2012; FIELD & BARRETT, 2012).

Pero también en este género, y en algunos otros linajes de angiospermas, se han podido detectar estrategias sexuales más complejas y polimorfismos temporales de tres o más morfos sexuales (DD, PA, PG, M) con evidencias de *plasticidad sexual* o transiciones entre algunos de los fenotipos (PA→DD y M→PA), que, mediante análisis de paternidad, se ha confirmado la identidad de los mismos y se ha informado del flujo polínico y cruces entre ellos (SHANG *et al.*, 2012; FIELD & BARRETT, 2012).

2.2.1.5.1. La “leñabuena” *Neochamaelea pulverulenta* (Vent.) Erdtman, género monotípico exclusivo del archipiélago canario, es un arbusto leñoso que se encuentra en las laderas secas y soleadas del tabaibal-cardonal canario en las islas de La Gomera, Tenerife y Gran Canaria, donde posee sus mejores poblaciones en la zona Reserva de la Biosfera (Láminas 10, 11 y 12). Junto a *Cneorum triccocon* (mediterránea) constituye todo el patrimonio de la antigua familia Cneoraceae (Rutaceae-Spathelioideae del orden Sapindales). A pesar de su elevado número de cromosomas, se considera un paleoendemismo diploide y sus flores entomógamas son visitadas por hormigas, pequeñas abejas solitarias, melíferas y otros, aunque se desconocen sus verdaderos polinizadores efectivos (HOHMANN *et al.*, 1993; RIGUEIRO *et al.*, 2009; VALIDO & OLESEN, 2010). Sus frutos drupáceos son consumidos por lagartos endémicos que los dispersan a corta distancia, aunque rapaces que consumen lagartos (diplocoria) le proveen una dispersión secundaria a más larga distancia, que justifica la colonización de islas diferentes (VALIDO, 1999; PADILLA *et al.*, 2012; NOGALES *et al.*, 2012).

Con flores morfológicamente hermafroditas pero funcionalmente unisexuales, masculinas y femeninas, sus poblaciones naturales poseen individuos masculinos y monoicos (androdioecia), pero estos últimos con una fuerte dicogamia interfloral que separa temporalmente las flores masculinas de las femeninas, implicando a diferentes modelos y fenotipos sexuales, que le proveen situaciones de dioecia funcional de difícil evaluación y caracterización (PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013b).

En sus flores con una duración de 4-5 días al cabo de los cuales pierde los pétalos, los pedúnculos florales en las masculinas (M) y los ovarios en las femeninas (F), persisten como indicadores de ambas fases. Después de los seguimientos intensos y consecutivos de la floración en unos 230 individuos de cuatro poblaciones naturales de Gran Canaria y una cultivada (JBCVC), el estudio a lo largo de unos 5 ciclos de floración, hay que decir en primer lugar que en las poblaciones con condiciones ambientales más xerofíticas y ante situaciones de sequía que suponen un elevado estrés ambiental, un porcentaje variable de individuos o no florecen, u ocasionalmente dejan de presentar dicogamia, comportándose en ese caso como monoicos normales.

No obstante en la mayoría de las poblaciones se ha detectado y confirmado cuatro tipos de individuos o fenotipos sexuales, implicados en por lo menos tres sistemas sexuales, androdioecia, duodicogamia y heterodicogamia (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013b):

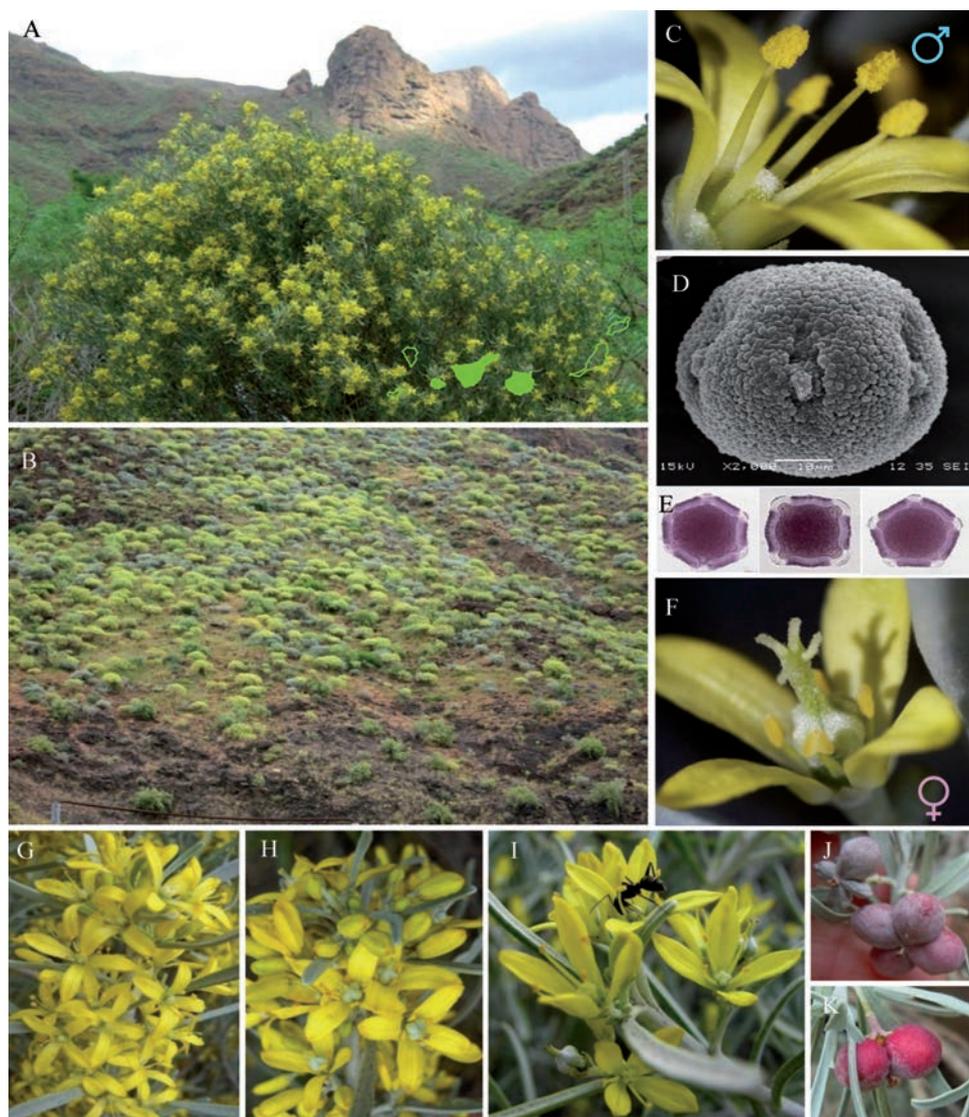
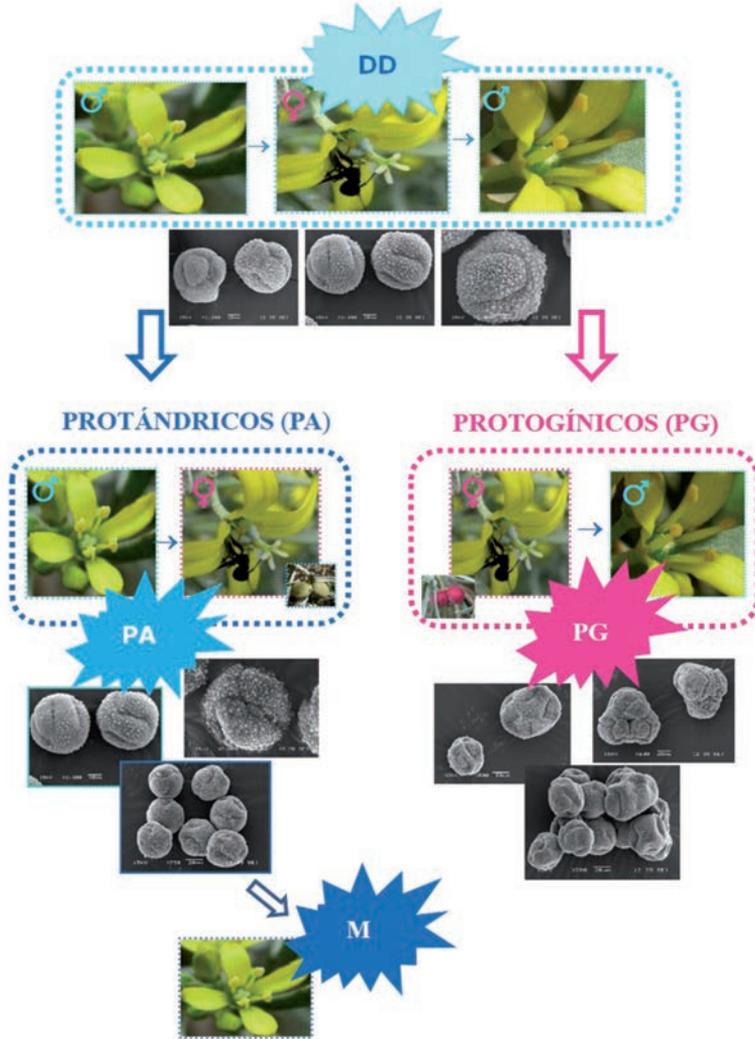


Lámina 10.- *Neochamaelea pulverulenta* (Vent.) Erdtman (Cneoraceae). Endemismo canario ejemplo de dioecia funcional con androdioecia, duodicogamia y hetrodicogamia. A: planta y distribución en las islas. B: tabaibal-cardonal con *Neochamaelea*. C, G: flores masculinas con gineceo abortado. D, E: pólenes normales al MEB y MO. F, H: Flores femeninas con gineceo bien desarrollado y anteras siempre indehiscentes. I: flores con el visitante floral más asiduo, hormigas. J, K: frutos.

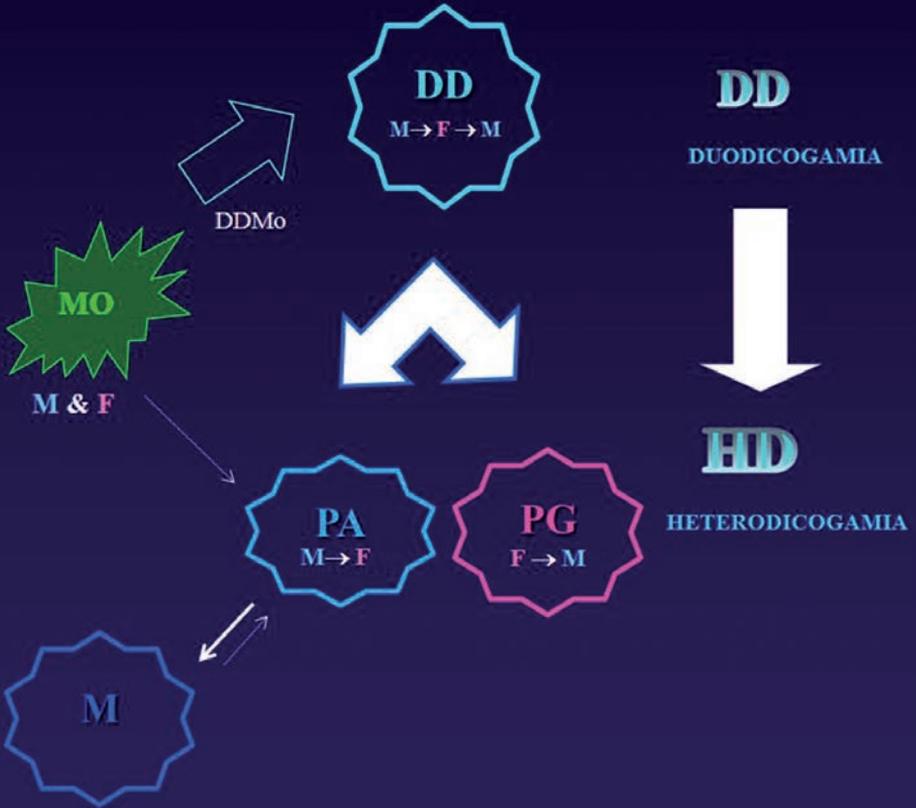
NEOCHAMAELEA. FENOTIPOS SEXUALES



Los ATRIBUTOS FLORALES revelan indicios de ESPECIALIZACIÓN SEXUAL: el fenotipo PA hacia la función M y el fenotipo PG hacia la función F.

Lámina 11.- *Neochamaelea pulverulenta*. Fenotipos sexuales en las poblaciones naturales. Fenotipo duodicógamo (DD): con secuencia temporal de tres fases: Masculina → Femenina → Masculina y pólenes con polimorfismos. Fenotipo protándrico (PA): con secuencia temporal de dos fases: Masculina → Femenina y pólenes con polimorfismos. Fenotipo protogínico (PG): con secuencia temporal de dos fases: Femenina → Masculina y pólenes abortados. Fenotipo masculino (M): con flores exclusivamente masculinas y pólenes con abundantes polimorfismos.

NEOCHAMAELEA. FENOTIPOS SEXUALES. EVOLUCIÓN



Algunos fenotipos muestran plasticidad sexual o cambios (**DD** → **PA** y **PG** o **PA** → **M**) que suponen transiciones entre los sistemas de **DUODICOGAMIA** y **HETERODICOGAMIA**. La mayor estabilidad se observa en los fenotipos **M** y **PG**.

Lámina 12.- *Neochamaelea pulverulenta*. Evolución de los fenotipos sexuales en las poblaciones. Esquema que representa la evolución y plasticidad sexual en las poblaciones naturales de los morfos o fenotipos sexuales. Relaciones entre los cuatro fenotipos o individuos implicados (DD, PA, PG, M) en los sistemas sexuales de duodigamia (DD), heterodigamia (HD) y androdioecia (AD).

i) Fenotipo duodicógamo (DD): plantas con floraciones de tres fases (M-F-M) donde las flores masculinas se caracterizan por pólenes grandes, fértiles y un alto porcentaje de polimorfismos polínicos aperturales, y las femeninas por ovarios y ramas estigmáticas bastante prominentes.

ii) Fenotipo protándrico (PA): plantas con dos fases de flores M→F donde las flores masculinas se caracterizan por anteras y pólenes grandes y numerosos, y las femeninas por ramas estigmáticas generalmente más cortas, que no siempre producen abundantes frutos.

iii) Fenotipo protogínico (PG): plantas con dos fases F→M, donde las flores femeninas con ovarios grandes y ramas estigmáticas mayores al resto de los fenotipos, producen abundantes frutos y en las flores masculinas abundan los pólenes estériles y tetradas no funcionales. Se suelen mantener constantes con poca plasticidad sexual y mayor exigencia ecológica.

iv) Fenotipo masculino (M): plantas con una sola fase de flores masculinas con anteras y pólenes grandes y numerosos y un alto porcentaje de polimorfismos polínicos aperturales. Merece señalar en estos individuos (como también en los fenotipos PA y DD) que junto a los granos normales, 4-6-colporados de ornamentación verrucosa, se detectan porcentajes relativamente elevados de polimorfismos aperturales, similares a los observados en *Parolinia*, *Plocama*, *Gymnosporia* o *Picconia*, también considerados como posibles marcadores de eficacia biológica, al proporcionar mayores oportunidades de germinación y emisión de tubos polínicos (MIGNOT *et al.*, 1994; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2009; TILL-BOTTRAUD *et al.*, 2012).

Hay que destacar, que los atributos florales de estos fenotipos revelan indicios de especialización sexual, del fenotipo PA hacia la función masculina (abundancia de polimorfismos polínicos), y del fenotipo PG hacia la función femenina (generalmente con pólenes abortados y mayor producción de frutos).

La presencia de “plasticidad sexual” en algunos fenotipos de *Neochamaelea*, y el seguimiento de tal labilidad en los fenotipos implicados es muy importante, porque señala las transiciones desde unos a otros. Así, se ha observado que algunos individuos DD, pueden convertirse en PA (sin la tercera etapa de floración masculina) y algunos de estos a M con algún año de retroceso. Asimismo los DD también pueden convertirse en PG, sin la primera fase de flores masculinas. Sin embargo, la mayoría de M y PG se mantienen estables, aunque algunos años manifiesten transiciones intermedias, con una presencia anecdótica de flores masculinas al comienzo de floración. Para su posible correlación con la expresión sexual de los fenotipos, se toman datos de talla, intensidad de floración, recursos del androceo y gineceo y formación de frutos y semillas.

Neochamaelea muestra los cuatro mismos fenotipos sexuales (DD, PA, PG, M) que el género *Acer* (De JONG, 1976; SATO, 2002; GLEISER & VERDÚ, 2005; GLEISER *et al.*, 2008; RENNER *et al.*, 2007; KIKUCHI *et al.*, 2009; SHIBATA *et al.*, 2009; TAL, 2009; SHANG *et al.*, 2012; FIELD & BARRETT, 2012), o que el género *Cupania* (BAWA, 1977; CRUDEN, 1988), o *Paullinia* (De LIMA *et al.*, 2016) todos ellos en la familia Sapindaceae. Pero también la presencia de estos mismos fenotipos sexuales en otros géneros y familias como, *Cladium* en Cyperaceae (SNYDER & RICHARDS, 2005; RENNER *et al.*, 2007), *Platycarya* en Jugladiaceae (FUKUHARA & TOKUMARU, 2014), *Bridelia* y *Cleistanthus* en Phyllanthaceae (BORGES *et al.*, 1997; LUO *et al.*, 2007; LI *et al.*, 2009; 2014), parece estar señalando y confirmando, en principio, la existencia de un sistema se-

xual complejo, donde se encontrarían implicados los sistemas de androdioecia, duodicogamia y heterodicogamia, de forma más o menos estable, y/o, como un posible tránsito hacia la dioecia.

Hay que destacar que, actualmente, en los casos conocidos de heterodicogamia, solo se reconocen las transiciones sexuales desde el fenotipo DD hacia el protándrico (PA), pero no hacia el morfo protogínico (PG), cuya presencia se considera de difícil explicación (SHANG *et al.*, 2012; FIELD & BARRETT, 2012).

Sin embargo *Neochamaelea* revela, no solamente las transiciones desde el fenotipo DD hacia el PA, sino también desde el DD hacia el fenotipo PG, reforzando, además, la hipótesis de De JONG (1976) y DOMMÉE *et al.* (1995), y llenando un importante vacío en el conocimiento de la heterodicogamia, sistema sexual donde se ha evidenciado su estrecha relación con la duodicogamia y androdioecia.

En la actualidad, *Neochamaelea* se prepara para los ineludibles análisis de paternidad con microsatélites a desarrollar en el Proyecto MACFLOR del JBCVC (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2017) con el fin de verificar la identidad de los fenotipos sexuales detectados, su mantenimiento en las poblaciones naturales, así como las relaciones entre la duodicogamia, heterodicogamia y androdioecia. Los patrones encontrandos en *Neochamaelea*, se ven muy interesantes, y sería fascinante englobarlos en un “modelo” que pudiera explicar el mantenimiento del polimorfismo sexual encontrado en las islas Canarias.

¿Cuál será el enlace entre la androdioecia, duodicogamia y heterodicogamia?...

2.2.2. Dioecia. Ruta desde la monoecia

La monoecia es un sistema sexual que caracteriza a las especies, por poseer flores unisexuales masculinas y femeninas en la misma planta. Aunque las bases genéticas de esta vía no están bien establecidas, y los modelos genéticos tradicionales no explican el papel de las variables ambientales en la plasticidad sexual, ni la evolución de las flores unisexuales en las poblaciones monoicas y submonoicas, todos los modelos asumen que la dioecia a partir de la monoecia, solo implica un cambio en la proporción de flores masculinas o femeninas en los individuos, sin que se altere la morfología y estructura de la flor (DIGGLE *et al.*, 2011; GOLENBERG & WEST, 2013).

Hoy día se considera una de las vías más complejas de evolución hacia la dioecia, aunque se sabe que las transiciones monoecia-dioecia dependen fundamentalmente de factores ambientales que constituyen la base teórica de la distribución de recursos y selección sexual en individuos y poblaciones. La segregación espacial de los sexos y la labilidad en su expresión sexual con situaciones intermedias, se justifica por intervención de factores ambientales que implican a determinadas hormonas vegetales y/o factores epigenéticos, haciendo de detonante para la intervención de los factores genéticos que conducen a la diferenciación de sexos en las especies monoicas que evolucionan a dioicas (FREEMAN *et al.*, 1997; BARRETT, 2002, 2010a; DIGGLE *et al.*, 2011; GOLENBERG & WEST, 2013; PANNELL, 2017).

Recientemente en la evolución de la dioecia por esta vía, se destaca especialmente el papel del estrés ambiental que estimulando a determinadas hormonas vegetales, de manera que, diferente concentración hormonal controla la acción de los mecanismos genéticos de determinación sexual o desarrollo diferencial de los individuos iso-génicos monoicos

(GOLENBERG & WEST, 2013; CHARLESWORTH, 2016; RENNER, 2016; KÄFER *et al.*, 2017; PANNELL, 2017).

Al contrario que las flores unisexuales tipo-I, con abortos de órganos del sexo opuesto (MITCHELL & DIGGLE, 2005), las flores unisexuales tipo-II sin abortos del sexo opuesto, no presentan dudas en cuanto a su consideración de flores unisexuales y al parecer evolucionan a través de redes genéticas diferentes (DIGGLE *et al.*, 2011) (Véase lámina 2).

En este trabajo solo se consideran las flores unisexuales tipo-II, para calificar a las especies canarias en ruta hacia la dioecia, por la vía de la monoecia. Asimismo, en esta ruta, se asume la ausencia de flores hermafroditas en los sistemas sexuales de congéneres y linajes continentales monoicos filogenéticamente relacionados. Es la razón por la que se han descalificado algunos de los géneros situados en esta vía (*Semele*, *Ilex*, *Rhamnus*) en trabajos anteriores (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2013a).

En principio se podría situar citar para Canarias en esta ruta considerada poco conocida, a linajes con flores unisexuales, en principio, sin abortos del sexo opuesto, con ejemplos en géneros como *Phoenix* (Arecaceae), *Tamus* (Dioscoreaceae), *Laurus* (Lauraceae), *Myrica* (o *Morella* Myricaceae), *Bryonia* (Cucurbitaceae), *Pistacia* (Anacardiaceae), *Salix* (Salicaceae), etc.

2.2.2.1. *Myrica* L. (Myricaceae): ¿subdioecia no-autóctona y dioecia autóctona?

El género *Myrica* se ha considerado el más numeroso de los cuatro géneros de la familia (según autores) compuesto por un conjunto de especies arbóreas y arbustivas (37-52) que se caracterizan por sus flores unisexuales extremadamente pequeñas, y con dioecia bastante generalizada y común, aunque con el 20-25 % de especies que se consideran subdioicas o no estrictamente dioicas y a veces con propagación clonal (LUTZOW-FELLING *et al.*, 1995; BRADVAIN, *et al.*, 2007). Se encuentra ampliamente distribuido en regiones subtropicales y tropicales principalmente pero con algunas especies en regiones templadas del hemisferio norte y sur, con la mayor concentración de especies en Sudáfrica. La gran uniformidad foliar y floral ha provocado una gran confusión taxonómica en el género, aunque la filogenia molecular revalida el género *Morella* en el que sitúan la mayor parte de sus especies (HUGHET *et al.*, 2005).

La “faya”, *M. faya*, actualmente, *Morella faya* (Aiton) Wilbur se considera un endemismo macaronésico (se duda de su estado nativo en Portugal) propia de los bosques de laurel y fayal-brezal macaronésicos, diploide con $2n = 16 = 2x$ (Lámina 13). Se encuentra estrechamente relacionado a su congénere canario la “faya herreña” *M. rivas-martinezii*, endemismo dioico, críticamente amenazado en las islas del Hierro, La Palma y La Gomera (BAÑARES *et al.*, 2004). Las características polínicas, relativamente homogéneas en la familia, no han revelado diferencias significativas entre las dos especies canarias (SUNDBERG, 1985; BAÑARES-BAUDET *et al.*, 1985).

Ambos taxones se consideran dioicos, aunque *M. faya* presenta situaciones subdioicas, con plantas masculinas que producen a veces algunos frutos y femeninas que pueden poseer algunas inflorescencias masculinas (BINGGELI *et al.*, 1997; STARR *et al.*, 2003; BRANDVAIN *et al.*, 2007). La polinización es fundamentalmente anemógama, pero las flores son visitadas por abejas, mientras que sus pequeñas bayas oscuras de aspecto rugoso son comidas por aves (especialmente cuervos) y lagartos endémicos que son sus principales agentes de dispersión (NOGALES *et al.*, 1999; VALIDO, 1999; STARR *et al.*, 2003).



Lámina 13.- *Myrica* L. o *Morella* (Myricaceae). *M. faya* endemismo macaronésico ejemplo de dioecia y subdioecia con situaciones variables. A: lámina de *M. faya* (M.A.Kunkel). B, D: Inflorescencias mixtas. C: flores masculinas con anteras. E, F: polen al MEB. G, H: inflorescencia femenina y detalles de flores femeninas con estigmas bifidos.

La filogenia molecular justifica la transferencia de *M. faya* y *M. rivas-martinezii*, al género, *Morella*, junto con otras especies (HUGHET *et al.*, 2005). Asimismo el árbol filogenético muestra que *M. faya* y *M. rivas-martinezii* están fuertemente relacionadas a linajes norte americanos y asiáticos, aunque con una posición aislada. No obstante, el origen de estas dos especies macaronésicas se considera enigmático, ya que la posible presencia en Portugal de *M. faya* (dudosa) y la presencia de fósiles en los yacimientos del Mioceno y Plioceno del SW de Europa, indicaría su condición de especie relictica y un posible origen europeo, que además explicaría su posición aislada en el árbol filogenético.

Por otra parte, algunos autores sugieren que *M. rivas-martinezii* y *M. faya* podría considerarse taxones de la misma especie (WERNER *et al.*, 2007; GONZÁLEZ PÉREZ *et al.*, 2009). Los resultados obtenidos utilizando marcadores moleculares (microsatélites) indican claramente que ambos taxones comparten el mismo grupo genético, y son probablemente la misma especie, pero al parecer Caujapé-Castells y otros (datos no publicados, Proyecto Garajonay) diferencian a las dos especies con ADNcp.

2.2.2.2. *Bryonia verrucosa* Dryand. (*Cucurbitaceae*): dioecia autóctona?

El género *Bryonia* L. (*Cucurbitaceae*) se considera importante porque ha proporcionado la primera evidencia clara de herencia mendeliana para la dioecia, mediante cruces entre especies dioicas (*B. dioica*) y monoicas (*B. alba*), probándose experimentalmente, la determinación del sexo mediante cromosomas sexuales (X,Y). Aplicando las herramientas moleculares a estos hallazgos, la evidencia filogenética en el género *Bryonia* detectó una cierta labilidad en el sistema genético de los cromosomas X,Y y se suscitó la idea que este género podría ser un buen ejemplo para avanzar en el estudio de la evolución de los cromosomas sexuales en las plantas con flores (VOLZ & RENNER, 2008; OYAMA *et al.*, 2009). Este género, que se distribuye desde las islas Canarias hasta Asia Central, comprende unas 10 especies de las cuales 7 son dioicas con distintos niveles de ploidía (2x-6x: 2n = 20, 40, 60), y las tres restantes especies son monoicas y también presentan diferentes niveles de ploidía (2x, 4x: 2n = 20, 40), pero no se ha encontrado correlación entre la ploidía y el sistema sexual.

Bryonia verrucosa Dryand. “el venenillo” es un endemismo canario herbáceo, lianoide, dioico y diploide con 2n= 2x= 20 (Lámina 14). Se caracteriza por la presencia de zarcillos, y por las flores de corola profundamente lobulada de color amarillo, con polinización entomófila principalmente por himenópteros (HOHMANN *et al.*, 1993). Sus frutos (bayas de 2-5 cm) verdosos con listas pálidas (inmaduros) y amarillo anaranjados al madurar, son dispersadas por pájaros y lagartos endémicos (VALIDO, 1999) pero sin descartar la dispersión acuática (bayas flotantes) considerada igualmente plausible (VOLZ & RENNER, 2009).

Los análisis moleculares, filogenéticos y de filogeografía del género *Bryonia*, revelan como pariente más cercano al género monotípico *Ecballium* (*E. elaterium*) también con taxones y poblaciones dioicas y monoicas (VOLZ & RENNER, 2008, 2009). Las características palinológicas de *Bryonia* con pólenes tricolporados, microreticulados son muy similares entre sus congéneres y a las del género *Ecballium* (PÉREZ DE PAZ, 1978; LECUONA *et al.*, 1987).

La divergencia temprana de estos dos géneros en algún lugar de la región Irano-Turaniana, permitió la expansión de *Bryonia* a lo largo del mar de Tethys, alcanzando rápidamente durante su evolución las islas Canarias, de manera que *B. verrucosa* se manifiesta

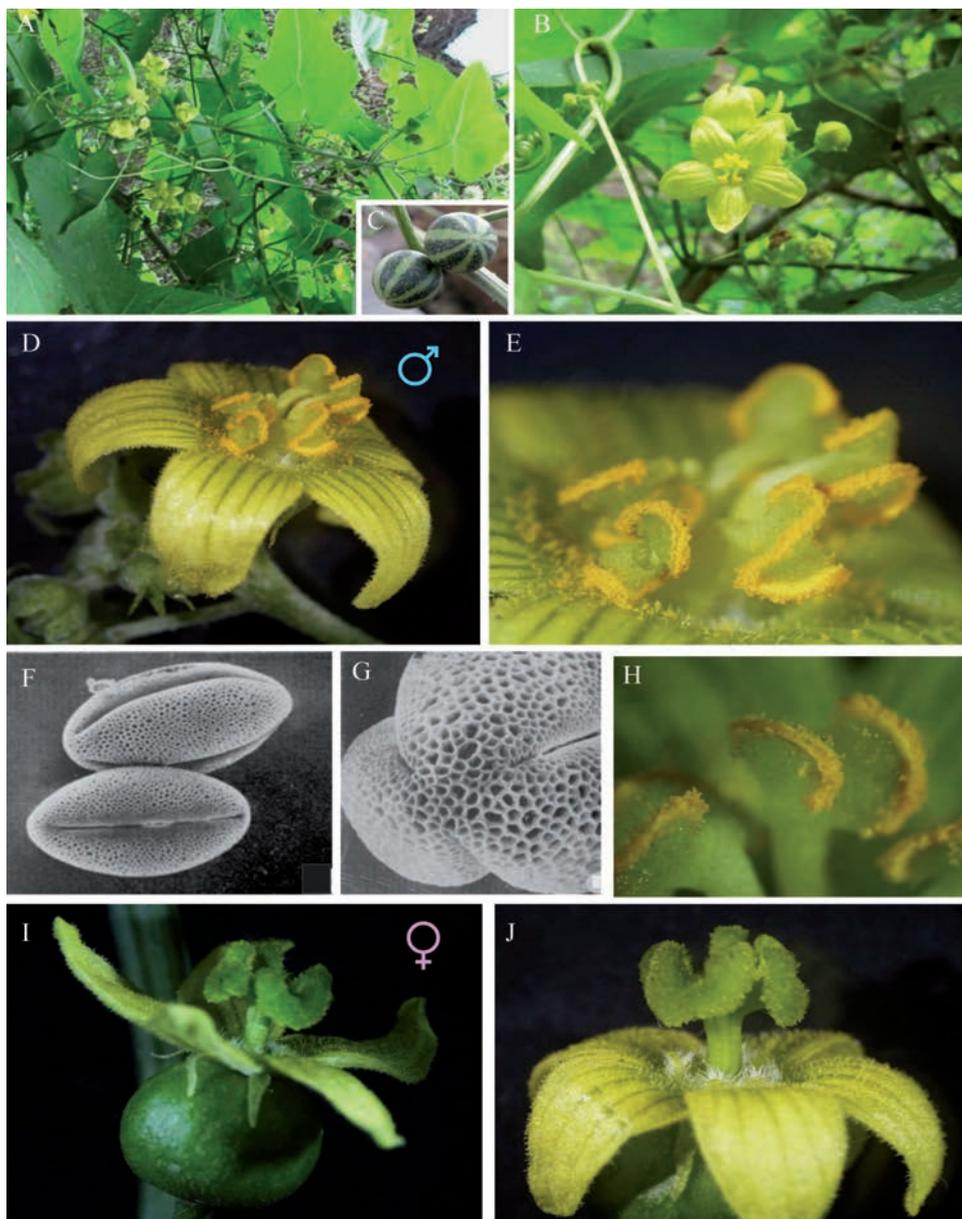


Lámina 14.- *Bryonia verrucosa* Dryand (Cucurbitaceae). Endemismo canario ejemplo de dioecia. A, B, C: plantas con flores y detalle de frutos verdes. D, E, H: flor masculina y detalles de anteras dehiscentes. F, G: polen al MEB. I, J: flor femenina y detalle del gineceo.

como el taxon hermano basal del resto de las especies. Considerando que el pariente más cercano de *Bryonia*, *Ecballium*, posee situaciones de monoecia y de dioecia, no puede inferirse con absoluta confianza el sistema sexual ancestral de *Bryonia* (VOLZ & RENNER, 2008).

2.3. Sistemas de auto-incompatibilidad en Canarias

Se ha comprobado que ya algunos de los linajes de angiospermas basales con flores hermafroditas (clado ANITA y clase Magnoliidae) son portadores de mecanismos genéticos de auto-incompatibilidad, que les impiden auto-fecundarse, evitando los problemas derivados de la endogamia, favoreciendo la polinización cruzada (xenogamia) entre plantas y salvaguardando así los cruces fértiles, éxito reproductivo y diversidad genética poblacional (SAGE *et al.*, 1994, 2009; ENDRESS & IGERSEHEIM, 1999, 2000a, 2000b; BARRETT, 2003, 2010a; ROUTLEY *et al.*, 2004; ALLEN & HISCOCK, 2008; ENDRESS, 2010; STEVENS, 2015). Es decir que los sistemas de auto-incompatibilidad son sistemas genéticos que imposibilitan la auto-fecundación en taxones hermafroditas y monoicos, rechazando al polen propio y evitando la producción de semillas por auto-polinización, favoreciendo la xenogamia o cruces entre individuos no relacionados, con la finalidad de evitar la depresión por endogamia, mantener la diversidad genética poblacional y capacidad evolutiva de las especies (CHARLESWORTH *et al.*, 2005; CHARLESWORTH, 2006).

Reconocen y rechazan en el pistilo, al polen propio que expresa el mismo alelo S de auto-incompatibilidad, mediante mecanismos fisiológicos que impiden el crecimiento del tubo polínico, evitando la autofecundación o autogamia. Se han detectado en al menos unas 100 familias de angiospermas que representan aproximadamente un 60% de todas las especies (RICHARDS, 1997; De NETTANCOURT 2001; CASTRIC & VEKEMANS, 2004; FRANKLIN-TONG, 2008; IGIC *et al.*, 2008; FERRER & GOOD, 2012; BARRETT, 2013). Se clasifican utilizando varios criterios, pero el primero de ellos y más evidente es el que se refiere a los sistemas de auto-incompatibilidad heteromórficos, con flores morfológicamente diferentes, frente a los sistemas que no manifiestan diferencia alguna en sus flores o sistemas de auto-incompatibilidad homomórficos.

2.3.1. Sistemas de auto-incompatibilidad heteromórficos. Dimorfismo floral

Algunas familias de angiospermas con flores hermafroditas presentan en una misma población, heteromorfismos florales con dos o tres tipos de flores e individuos (morfos) de manera que los cruces fértiles, que DARWIN (1877) denominó polinizaciones legítimas, se producen necesariamente entre los morfos o fenotipos diferentes. Estos heteromorfismos florales se encuentran asociados a un sistema de auto-incompatibilidad esporofítico (SSI) que impide, no solo la autofecundación, sino también la fecundación entre plantas de un mismo morfo (RICHARDS, 1997; De NETTANCOURT 2001; FRANKLIN-TONG, 2008).

El ejemplo más extendido taxonómicamente es el dimorfismo de flores pin/thrum (heterostilia) referido a individuos o morfos con flores de estigma largo con estambres cortos (pin) e individuos con flores de estigma corto y estambres largos (thrum). En las islas macaronésicas se encuentra representado por el género *Jasminum* (Oleaceae) en su especie endémica *J. odoratissimum* L. (OLESEN *et al.*, 2005).

J. odoratissimum L. (Oleaceae) es un endemismo macaronésico leñoso, presente en todas las islas Canarias salvo en Lanzarote y en el archipiélago de Madeira. Es un arbusto con inflorescencias de 1-4 flores de color amarillo, con los lóbulos de la corola más cortos que el tubo (Lámina 15).

Otras veces el dimorfismo floral se expresa por diferencias entre el tipo de polen (ornamentación de la exina) y el estigma de las flores (cob/pap) (Lámina 15). Se sabe que este sistema está asociado a un sistema de auto-incompatibilidad conocido como Esporofítico Heteromórfico que rechaza al polen propio y al del mismo morfo, impidiendo la formación de semillas sexuales (BAKER, 1953). Se ha comprobado que esta asociación de dimorfismo floral y auto-incompatibilidad está controlada genéticamente, por un conjunto de genes ligados (supergen) que actúan como un gen (dialélico), donde los individuos cob (A) funcionan como heterocigotos (Aa), y los pap (B) como homocigotos (aa) recesivos (BAKER, 1966, BOKHARI 1971; RICHARDS, 1997).

Este dimorfismo floral, típico Plumbaginaceae en general y de los géneros *Limonium* y *Armeria*, se puede observar en todos los endemismos canarios (diploides y un tetraploide), a excepción de *L. bollei* (Webb ex Wangerin) Erben de la isla de Lobos, taxon triploide ($2n=24=3x$), monomórfico con un solo morfo (cob y polen A) y reproducción asexual por semillas apomíticas (BORGÉN, 1970; FEBLES & PÉREZ-RODRÍGUEZ, 2004; SUÁREZ *et al.*, 2004). En las poblaciones naturales dimórficas, coexisten los dos morfos en proporciones similares (~50%), con producción de semillas sexuales no muy alta pero suficientes para su perdurabilidad, incluso en especies amenazadas como *L. sventenii*, *L. preauxii* y *L. benmageci*. Mientras unos individuos presentan flores con estigmas cob y polen A de retículo ancho, otros poseen flores con estigmas papilosos pap y polen B de retículo fino (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 1997).

2.3.1.1. Una flagrante excepción es la “siempre viva gigante” de la isla de La Gomera (*L. dendroides* Svent.), amenazada críticamente y sin embargo con una gran variabilidad genética (SUÁREZ *et al.*, 2009). Se ha comprobado que uno de los morfos (con flores de estigmas cob y polen A) es muy escaso y apenas está representado, incluso en situaciones de cultivo, donde curiosamente hay producción de semillas, plántulas e individuos adultos (MARRERO *et al.*, 1992; BAÑARES *et al.*, 2004; SUÁREZ *et al.*, 2009; FÉRNANDEZ-PALACIOS, 2015; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2015b).

Morfológicamente atípico en el conjunto del género, esta especie se encuentra aislada taxonómicamente en el subgénero *Limoniodendron*, a su vez desconectada filogenéticamente del resto de los taxones canarios y mediterráneos (LLEDÓ *et al.*, 2005). Junto con otros congéneres macaronésicos es una de las especies protagonistas del Proyecto Feder (Gobierno Autónomo Canario) “Actuaciones en especies con Planes de Recuperación aprobados o redactados del CEAC o prioritarias para Europa y Red Natura 2000” (Lámina 16).

Los últimos seguimientos (2014-2015) reflejan el altísimo riesgo de extinción en el medio natural (ROMERO PÉREZ, 2015). Sus principales factores de amenaza se derivan del escaso número de individuos adultos aislados (apenas 29 efectivos naturales) en andenes escarpados inaccesibles, distribuidos en núcleos fragmentados, con total ausencia de plántulas y juveniles, situación que se agrava por los frecuentes desprendimientos rocosos y la fuerte presión de herbívoros introducidos principalmente de ganado caprino y ovino (sin descartar conejos y ratas). A estos problemas se les suma el especial sistema repro-

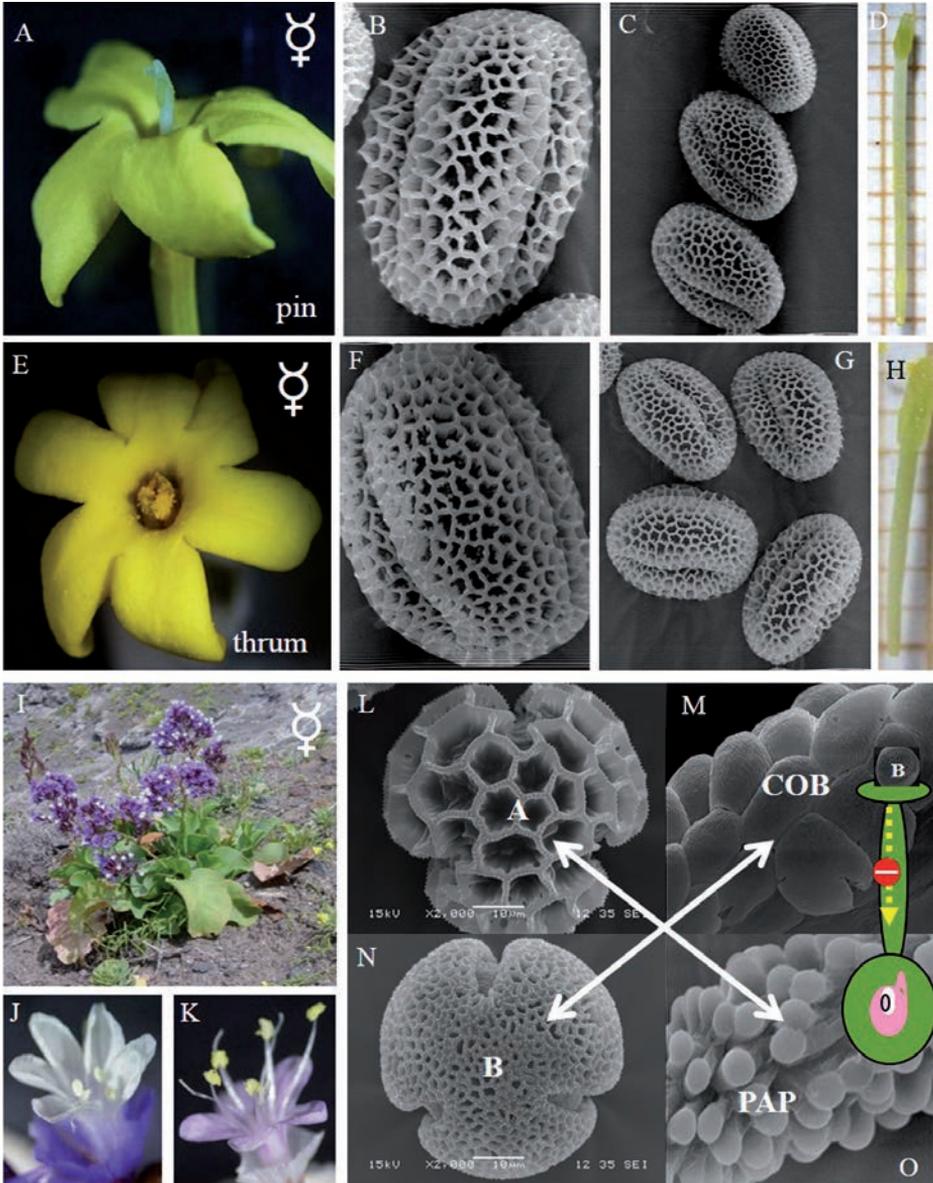


Lámina 15.- Dimorfismos florales y auto-incompatibilidad heteromórfica. *Jasminum* L. (Oleaceae) y *Limonium* Mill. (Plumbaginaceae). A-H: *Jasminum odoratissimum* ejemplo de dimorfismo pin-thrum. A: flor longistila del morfo pin. B, C: pólenes del morfo pin y D: estilo largo del morfo pin. E: flor brevistila del morfo thrum. F, G: pólenes del morfo thrum y H: estilo corto del morfo thrum. I, O: *Limonium* subsección Nobiles y K: flor de *L. tuberculatum*, ejemplos de dimorfismo cob-pap. L, M: polen A de retículo amplio y superficie estigmática del morfo cob. N, O: polen B de retículo fino y superficie estigmática del morfo pap. Las flechas indican los cruces fértiles entre morfos y el esquema del gineceo señala el lugar de interrupción (estilo) de los tubos polínicos del polen propio.

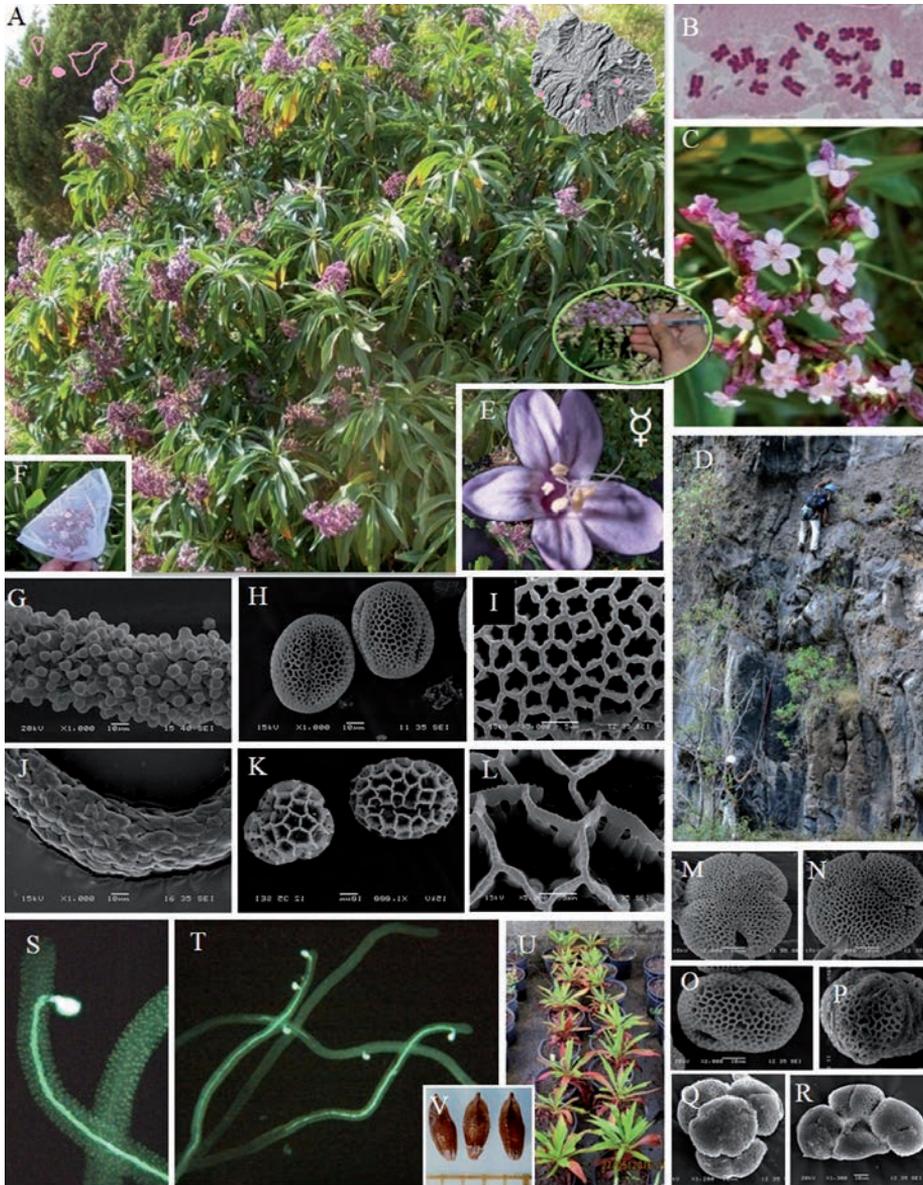


Lámina 16.- *Limonium dendroides* Svent. (subgénero *Limonioidendron*) ejemplo de dimorfismo cob-pap. A, C, E: planta (cultivada) y detalles de flores. B: vista de cromosomas somáticos ($2n=18=2x$) en mitosis. D: ejemplo de uno de los andenes escarpados inaccesibles donde se ubica la “siempre viva gigante” de La Gomera. G, H, I: estigma y polen B de retículo fino del morfo pap. J, K, L: estigma y polen A de retículo amplio del morfo cob. M-O: polimorfismos polínicos. P-R: pólenes y tetradas polínicas estériles. S, T: visión al MO de tubos polínicos en el estilo con tinción fluorescente. V, U: semillas y plántulas obtenidas en las polinizaciones experimentales con cruces entre morfos (pap-cob).

ductivo con dimorfismo floral, que asume como requisito indispensable para los cruces fértiles, la presencia de los dos morfos. Es la razón por la que el Plan de Recuperación solicita la colaboración del Cabildo de La Gomera, Gobierno de Canarias y Cabildo de Gran Canaria (JBCVC), con el fin de generar nuevos individuos que permita el refuerzo del medio natural, y como acción inmediata llevar a cabo, estudios de biología floral (que requieren nuevos muestreos en poblaciones naturales) y polinizaciones experimentales, dirigidas a producción de cruces fértiles, que demandan nuevos individuos cob (favoreciendo su propagación en cultivo por acodos).

Todas las nuevas observaciones confirman los datos de publicaciones anteriores, en lo que se refiere a las previsiones de los cruces experimentales con éxito reproductivo entre los morfos cob y pap, con formación de semillas viables y plántulas (SUÁREZ *et al.*, 2009; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2015b). Los resultados de las polinizaciones experimentales, aunque reflejan una baja producción de semillas, como en la mayoría de las especies del género con reproducción sexual (pap x cob), sin embargo, los altos índices de germinación de las mismas (~99 %) abren una puerta a la esperanza para la obtención de nuevos adultos reproductores que permitan el refuerzo poblacional.

Mención especial merece la presencia de determinados polimorfismos polínicos aperturales, como micro-marcadores de vigor y eficacia biológica, que al poseer mayor superficie apertural, aumentan las posibilidades de fecundación y de emisión de tubos polínicos. Estos polimorfismos que ya se han detectado para otros endemismos canarios, como el género *Parolinia* (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2009), ponen en valor el significado biológico del polen. Al parecer son más abundantes en individuos pap con polen B de retículo fino (Lámina 16). Asimismo el análisis polínico de ambos morfos, ha evidenciado la detección de plantas pap vegetativamente vigorosas, con polen B defectuoso y funcionalmente estéril, según pruebas de fertilidad polínica y viabilidad. Estas plantas funcionan como femeninas y no son aptas como donantes de polen, al igual que otras plantas, con flores de anteras indehiscentes y polen B agrupado en tetradas no funcionales. La detección de estos pólenes defectuosos en alguna de las poblaciones naturales, pone de manifiesto un agravamiento del sistema sexual de la especie, que se suma al desequilibrio de morfos, con lo cual, estaría incrementando el nivel de amenaza. Sin embargo la detección ocasional de los dos tipos de estigma en un mismo individuo (cob y pap), justifica la aparición de nuevas plántulas pap (aa) a partir de individuos pap.

Merece destacar que contra todo pronóstico, *Limonium dendroides* representa un tipo frecuente de endemismo isleño con alta diversidad genética neutral, a pesar de su decaída situación y escaso éxito reproductivo. El aumento de individuos cob favorecerá la reproducción sexual y cruces fértiles, permitiendo un mayor éxito reproductivo con un mayor índice de formación de semillas, plántulas y previsiblemente nuevos adultos reproductores, aptos para el refuerzo del medio natural. Asimismo la detección de plantas con polen morfológicamente defectuoso y estéril, recomienda un análisis polínico previo a las polinizaciones experimentales.

2.3.2. Flores. Sistemas de auto-incompatibilidad homomórficos

En los sistemas homomórficos, los individuos poseen genotipos de incompatibilidad con flores homomórficas que no pueden ser diferenciadas morfológicamente. Estos

sistemas se encuentran controlados por genes multi-alélicos ($s_1, s_2, s_3 \dots s_n$) y pueden tener varios *loci*. Actualmente se conocen los genes que codifican los dos componentes del reconocimiento polen-pistilo (CHARLESWORTH *et al.*, 2005). Se clasifican según el control genético se lleve a cabo desde el esporofito o desde el gametofito, y según la zona de rechazo del polen propio en el pistilo o gineceo (estigma, estilo u ovario). Cuando las flores homomórficas evitan la autogamia, rechazando al polen propio en el estigma, se trata de un Sistema de Auto-incompatibilidad Esporofítico (SSI), cuando el rechazo del tubo polínico emitido por el polen propio, se produce en el estilo, se trata de un Sistema de Auto-incompatibilidad Gametofítico (GSI), y cuando el rechazo del tubo polínico se produce en el interior del ovario, se trata de un sistema de acción tardía u ovárico (LSI) y es el más desconocido de todos los sistemas homomórficos (GIBBS, 2014). En Canarias, todos ellos necesitan estudios.

En los taxones provistos con estos sistemas homomórficos, es importante tener en cuenta la disponibilidad o probabilidad de cruces fértiles en las poblaciones naturales de las especies amenazadas, por su repercusión en cuestiones básicas de biología de la conservación. Se ha comprobado ampliamente que la disponibilidad de apareamientos compatibles o cruces fértiles, puede depender críticamente de la talla poblacional, porque el número de alelos S de las poblaciones pequeñas, puede estar severamente afectado. A este respecto se puede afirmar incluso, que hay diferencias entre los casos testados de los sistemas SSI y GSI (CASTRIC & VEKEMANS, 2004).

2.3.2.1. Sistema esporofítico (SSI). Brassicaceae y Asteraceae

El sistema esporofítico rechaza al polen propio en el estigma y está controlado por los alelos S presentes en el esporofito diploide ($2n$), es decir que en la reacción de auto-incompatibilidad polen-pistilo, no solo interviene el alelo que porta el polen o gametofito haploide (n), sino también el de la planta madre o individuo, siendo bastante restrictivo. Es un sistema multi-alélico ($s_1, s_2, s_3 \dots s_n$) pero tiene de particular que se pueden encontrar relaciones de dominancia entre los distintos alelos s , lo cual incrementa la posibilidad de apareamientos, compatibles y cruces fértiles en las poblaciones. Es característico de las familias Brassicaceae y Asteraceae y unas pocas más. En Canarias ha sido evaluado en el género endémico canario *Parolinia* Webb de la familia Brassicaceae (FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2010) y en el género endémico de Macaronesia *Argyranthemum* de Asteraceae (OLANGUA-CORRAL, 2016). Aunque merecen destacar por su relevancia y larga trayectoria los estudios en el género *Tolpis* (Asteraceae) en Macaronesia (CRAWFORD *et al.*, 2008, 2010, 2015, 2016; SOTO-TREJO *et al.*, 2013).

2.3.2.1.1. Las “damas” o taxones del género *Parolinia* Webb (Brassicaceae) constituyen un grupo de especies del tabaibal-cardonal, todas ellas amenazadas (algunas con una única población) salvo una de ellas (*P. ornata*) ampliamente distribuida en la isla de Gran Canaria. Según la filogenia molecular (AL-SHEHBAZ *et al.*, 2006; JAÉN *et al.*, 2007) sus parientes más cercanos se encuentran en zonas lejanas del África del Este (*Diceratella*) y NW de África (*Morettia*) y se pone de manifiesto una clara diferenciación entre Gran Canaria y las islas occidentales (Lámina 17).

A pesar de la aparente similitud, el estudio morfométrico de sus flores distingue tres tipos de especies: un tipo de flor abierta y otro cerrado, que parecen derivar ambos de un tipo de flor intermedio. Representan dos tendencias evolutivas del género que se ven reflejadas genéticamente (aloenzimas, ISSR) por datos moleculares (FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2010; GONZÁLEZ-PÉREZ *et al.*, in prep).

Los cruces experimentales han evidenciado en *Parolinia* distintos niveles de auto-incompatibilidad en las poblaciones naturales de las especies, evidenciándose la existencia de cruces mixtos, y la posible calificación del género como una de las excepciones a la ley de BAKER (1955). Los apareamientos fértiles y la eficacia biológica de las poblaciones, se creen asociados a las tallas poblacionales y a la diversidad de alelos S. Las tinciones fluorescentes de los gineceos procedentes de flores auto-polinizadas, han puesto de manifiesto que la interrupción de los tubos polínicos tiene lugar en los estigmas confirmándose la naturaleza esporofítica del sistema de auto-incompatibilidad (SSI) típico de las Brassicáceas (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2007; FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2010).

Todas las especies se consideran diploides con $2n=22=2x$ (BRAMWELL *et al.*, 1972; FEBLES, 1989; FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2010) y poseen junto a los granos de polen normales, *polimorfismos polínicos aperturales*, ya detectados en el 40% de las angiospermas en linajes con taxones tanto poliploides como diploides, y por eso se les considera posiblemente relacionados a duplicaciones genéticas o silenciamientos con fenómenos de di-ploidización, frecuentes en Brassicaceae (ANDERSON & WARWICK, 1999). Estos polimorfismos aperturales se consideran además marcadores de vigor o eficacia biológica, y asimismo relacionados a procesos micro-evolutivos, siendo más ventajosos en determinados entornos ambientales (POZHIDAEV, 2000; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2009). Se ha comprobado que los granos con mayor número de aperturas germinan más rápidamente que los pólenes normales, pero sus tubos polínicos son más lentos y menos longevos. Hoy se sabe que los patrones aperturales del polen heteromórfico dependen del control genético (esporofítico o gametofítico) de la micro-esporogénesis que dirige las estrategias adecuadas según las condiciones ambientales (DAJOZ *et al.*, 1991, 1995; MIGNOT *et al.*, 1994; RESSAIRE *et al.*, 2002; TILL-BOTTRAUD *et al.*, 2012).

A pesar que todas las especies a excepción de una están amenazadas, hay que destacar que todas, poseen niveles considerablemente altos de diversidad genética (aloenzimas, microsatélites), inclusive los de poblaciones pequeñas con niveles ligeramente inferiores (FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2010).

2.3.2.1.2. Las “magarzas” especies del género *Argyranthemum* Webb ex Sch.Bip. (Asteraceae-Anthemidae) han sido uno de los ejemplos clásicos en Canarias de evolución por radiación adaptativa, con gran diversificación y elevado número de especies, todas ellas ginomonoicas, con las lígulas femeninas y los flósculos hermafroditas (Lámina 18).

Las filogenias moleculares lo señalan monofilético, derivado de colonizadores mediterráneos-nor-africanos entre los que se encuentra el género *Chrysanthemum*, que se manifiesta como auto-incompatible. Se cree que la colonización interinsular ha sido la ruta principal en Canarias (especiación horizontal) con escasa divergencia molecular y especiación reciente (FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 1997a, 1997b). Asimismo constituye uno de los ejemplos de especiación por hibridación homoploide (BROCHMANN *et al.*, 2000; CHAPMAN & BURKE, 2007; FJELLHEIM *et al.*, 2009) y uno de los ejemplos donde los “singameones” han podido tener un papel importante en la radiación adaptativa del género.

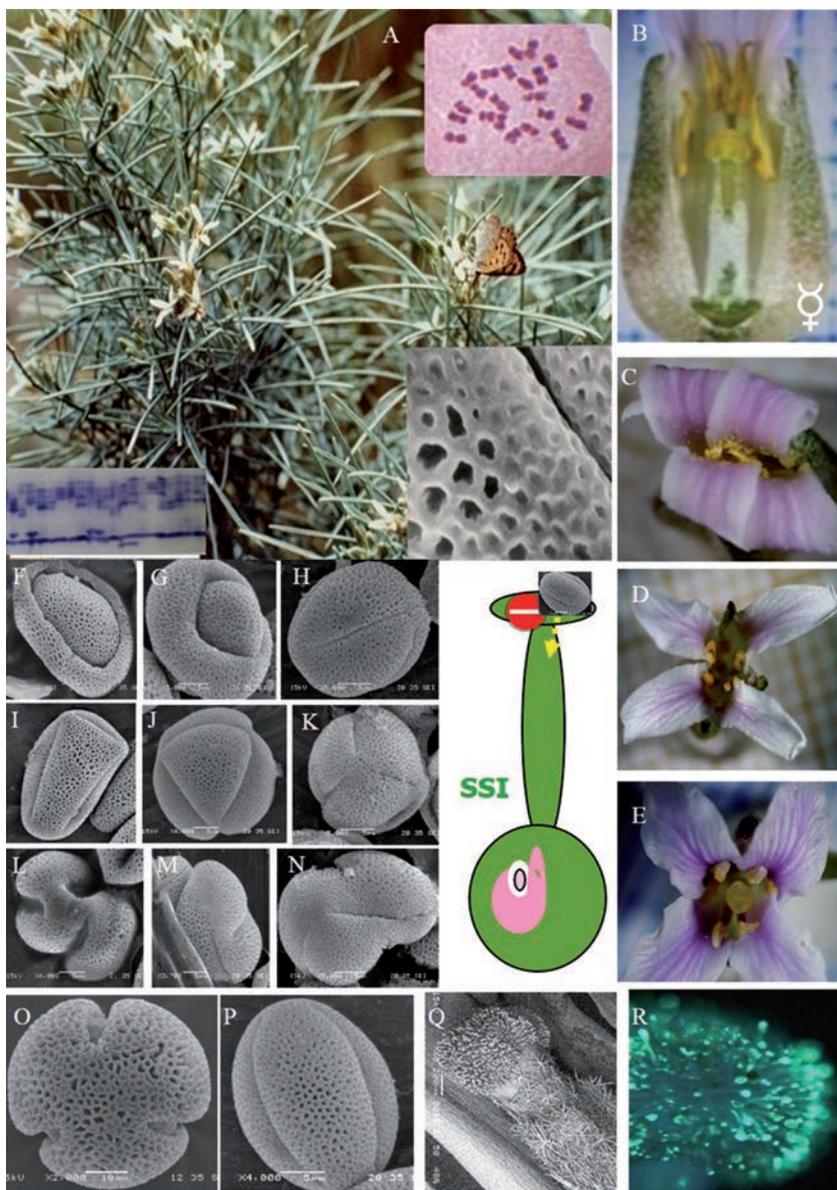


Lámina 17.- *Parolinia* Webb (Brassicaceae). Género endémico canario ejemplo de auto-incompatibilidad homomórfica esporofítica (SSI). A: *P. filifolia* con detalles de cromosomas en mitosis ($2n=22=2x$), gel de electromorfos (isoenzimas) y polen con superficie exínica en el colpo. B: detalle de flor diseccionada de *P. ornata* (GC). C: visión superficial de una flor “cerrada” de *P. ornata* (GC). D: Flor “intermedia” de *P. filifolia* (GC). E: flor “abierta” de *P. aridanae* (P). F-N: polimorfismos polínicos aperturales al MEB. O, P: polen normal en vista polar y meridiana. Q: estigma al MEB. R: estigma al MO (tinción fluorescente) y pólenes, algunos con tubos polínicos. En el centro, esquema del gineceo señalando el lugar de interrupción de los tubos polínicos del polen propio (estigma).

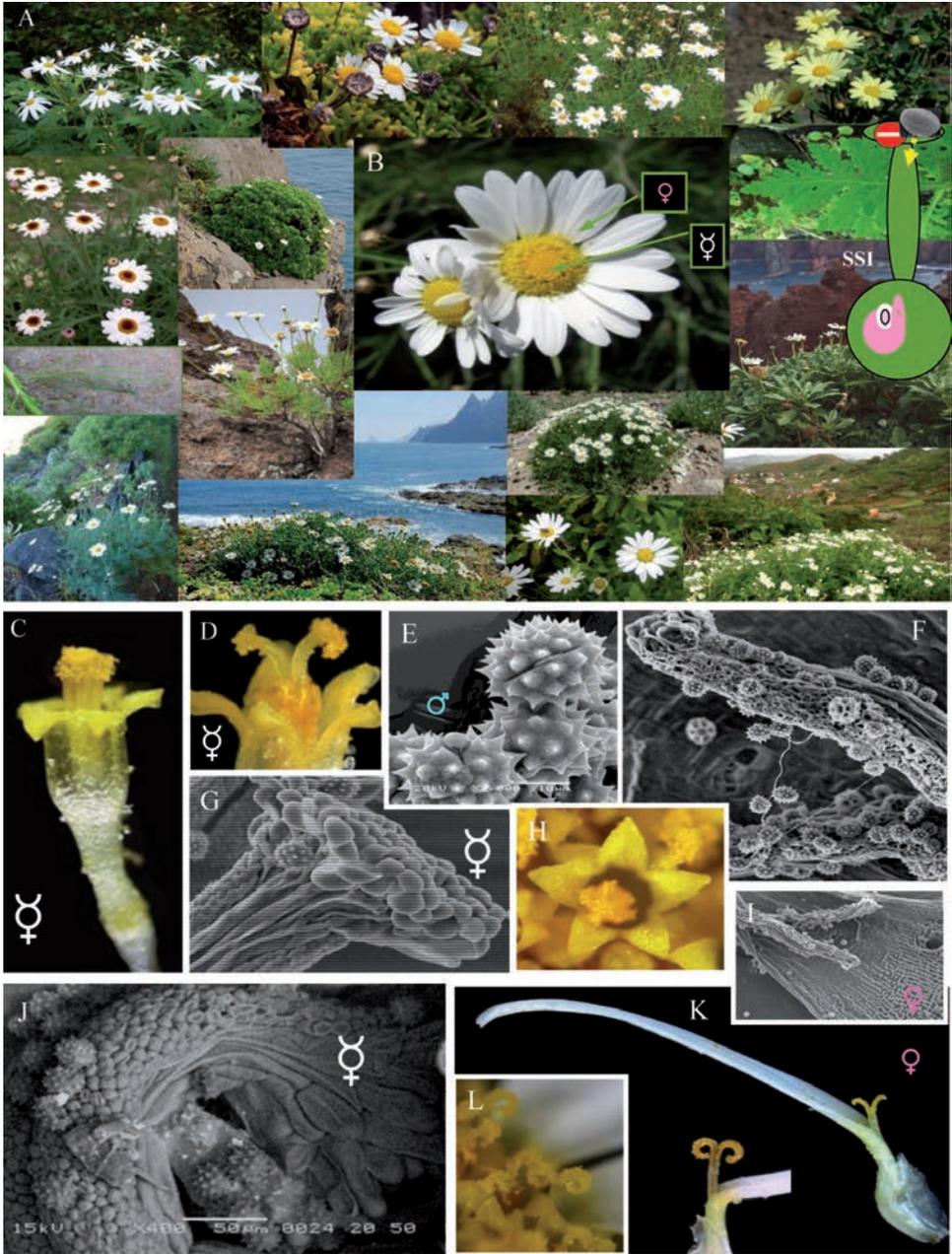


Lámina 18.- *Argyranthemum* Webb ex Sch.Bip. (Asteraceae). Género endémico macaronésico ejemplo de auto-incompatibilidad homomórfica esporofítica (SSI). A, B: imágenes de distintos taxones y de un capítulo (ginomonoico). C, D, H: flósculo hermafrodita con exposición de polen y de ramas estigmáticas. E: polen al MEB; F, I: ramas estigmáticas de las lígulas al MEB. G, J: ramas estigmáticas de los flósculos hermafroditas al MEB. K, L: ramas estigmáticas de lígulas femeninas al MEB.

A pesar de la considerable diversidad ecológica y morfológica del género, puesta de manifiesto en su modelo taxonómico y mediante la taxonomía numérica, los taxones gran-canarios analizados de *Argyranthemum*, muestran en general una gran cohesión genética en los análisis de diversidad genética (aloenzimática) realizados (HUMPHRIES, 1976; OLANGUA-CORRAL, 2016). Asimismo, los resultados de las agrupaciones UPGMA y de inferencia bayesiana obtenida (Structure) en este estudio, refuerzan la idea de la existencia de especies de origen híbrido dentro del grupo.

Todas las especies son ginomonoicas y presentan capítulos protogínicos desarrollándose primero las lígulas (femeninas) y luego los flósculos (hermafroditas) de manera centrípeta, en cuyo desarrollo se observa protandria incompleta de manera que no presentan barreras ni espaciales ni temporales contra la auto-polinización (OLANGUA-CORRAL, 2016). Al mismo tiempo, el conjunto de flósculos manifiestan un mecanismo de presentación secundaria de polen donde, las ramas estigmáticas truncadas con pelos apicales favorecen el barrido de polen que ha caído de las anteras, actuando como un “pistón” (pistón estilar), que se considera como uno de los mecanismos más eficaces para la recepción y evacuación de polen en Asteraceae (YEO, 1993; LADD, 1994; ERBAR & LEINS, 2015). Posee heterocarpía y el éxito reproductivo en las lígulas es considerablemente mayor al de los flósculos, con mayor producción de semillas y tasas de germinación superiores, asimismo las poblaciones más auto-incompatibles poseen más éxito reproductivo. La diversidad total en general se le considera alta, a excepción de un taxón y en la heterogeneidad de los niveles de diversidad genética observados, no siempre las poblaciones más pequeñas de *Argyranthemum* ostentan niveles inferiores de variabilidad genética (OLANGUA-CORRAL, 2016).

Como en el género *Parolinia*, en *Argyranthemum* las polinizaciones experimentales de las especies de Gran Canaria testadas, señalan que todas son auto-incompatibles (SSI) con diferentes niveles y con una mayor incidencia ($> SI$) en las poblaciones más pequeñas o fluctuantes (típicas del género), evidenciando un empobrecimiento del polimorfismo del locus-S (menos alelos) y de cruces fértiles con consecuencias a tener en cuenta en las estrategias de conservación (OLANGUA-CORRAL, 2016). Los apareamientos fértiles y la eficacia biológica de las poblaciones, se consideran asociados a las tallas poblacionales y diversidad de alelos S.

Asimismo, a ambos géneros se les considera otras de las excepciones a la ley de Baker. En los cruces experimentales de *Argyranthemum*, al igual que en *Parolinia*, se han detectado niveles diferentes de auto-incompatibilidad y la posibilidad de cruces mixtos en las poblaciones, que señalan además, a un posible colonizador auto-incompatible con capacidad de autopolinización o de pseudo-compatibilidad (PSC), que se estableció en las islas con la diversidad genética suficiente, inherente a los taxones xenógamos, para poder diversificar (LLOYD, 1979; LEVIN, 1996; LEIMU, 2004; KALISZ, *et al.*, 2004; CHARLESWORTH, 2006; CRAWFORD *et al.*, 2008, 2009, 2010, 2011, 2015, 2016; BARRETT, 2014, 2015; PANNELL, 2015; PANNELL *et al.*, 2015; OLANGUA-CORRAL, 2016; VOILLEMOT & PANNELL, 2017).

2.3.2.2. Sistema gametofítico (GSI).

Este sistema rechaza al polen propio generalmente a lo largo del estilo y es de los más extendidos taxonómicamente. El GSI posee mayor probabilidad de cruces porque cada

individuo heterocigoto produce dos clases de pólenes, y dos especificidades distintas (CASTRIC & VEKEMANS, 2004). En Canarias uno de los candidatos es el género *Dracaena* que aunque no ha sido testado, el aborto generalizado de frutos tempranos observado en individuos aislados, los hace candidatos de poseer un mecanismo de auto-incompatibilidad gametofítico (GSI), como muchas Monocotiledóneas.

En el género *Dracaena* Vand. ex L (Dracaenaceae), algunos autores diferencian tres grupos, según las características de la flor y de la polinización (LU & MORDEN, 2014): i) Flores largamente entubadas adaptadas a la polinización nocturna por polillas (*D. fragans*, antiguo *Pleomele*), ii) Grandes flores con síndromes de polinización ornitófilos (*D. aurea*= *Chrysodracon*), y iii) Flores de un día, con corolas cortamente entubadas, estrelladas de lóbulos recurvados, adaptadas a la polinización por abejas, propias de *Dracaena draco* y “aliados”.

Las dos especies presentes en Canarias están siendo objeto de estudio y hasta el momento se han encontrado diferencias importantes en la biología floral que sugieren estrategias reproductivas diferentes, tanto por los caracteres micromorfológicos de los verticilos de las flores, como por los recursos del androceo (número de pólenes por antera) como por los caracteres palinológicos y proceso de apertura o antesis floral (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2015a; OLANGUA *et al.*, 2015).

D. draco tiene flores de un día que abren exponiendo el estigma, marcadamente capitado, y las anteras con unos 5000 granos de polen cada una. Presentan un polen monosulcado con talla entre 40-50 μm y un modelo de ornamentación exínica de tectum punteado-fosulado de relieve accidentado a modo de lomas (Lámina 19).

D. tamaranae con flores de un día que abren resguardando al estigma “no capitado de superficie triangular” ligeramente decurrente, posee unos 11000 granos de polen por antera, con una talla polínica mayor que *D. draco* (45-60 μm) y con un tectum de ornamentación exínica foveolada-microreticulada de apenas relieve.

En principio, *D. draco* con el modelo ornamental de la exina más extendido en las especies del género observadas: dragos del Este de África (*D. cinnabari* y *D. ellenbeckiana*) y del SE asiático, *D. conchinchinensis* y *D. cambodiana* representarían una condición ancestral o plesiomorfía (YE, 1993; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2015a), reforzada por la última filogenia molecular, donde dichas especies se observan agrupadas en un clado fuertemente resuelto (LU & MORDEN, 2014).

Se observa asimismo que, la ornamentación exínica al MEB del polen de *D. tamaranae*, diferente al complejo polínico de *D. draco*, ostenta también una cierta relación palinológica con algunas de las especies tropicales (VAN CAMPO & SIVAK, 1991 y observaciones propias), reafirmando a su vez, el reciente patrón filogeográfico del género en las Islas Canarias, con una mayor afinidad asiática y tropical que con el Este de África (DURÁN *et al.*, 2017). Aunque en este estudio molecular, las dos especies macaronésicas muestran un origen común (monofilético), también reflejan una clara diferenciación genética (y polínica) con un modelo filogeográfico complejo, posiblemente afectado por episodios de extinción.

Hasta que no se disponga de una filogenia con mayor soporte que incluya además a *D. tamaranae*, los caracteres polínicos estarían en consonancia con las hipótesis fundamentadas en los registros fósiles (DENK *et al.*, 2014) que contemplan que, los dragos xeromórficos tipo *D. draco* pueden haberse originado a partir de un linaje euroasiático

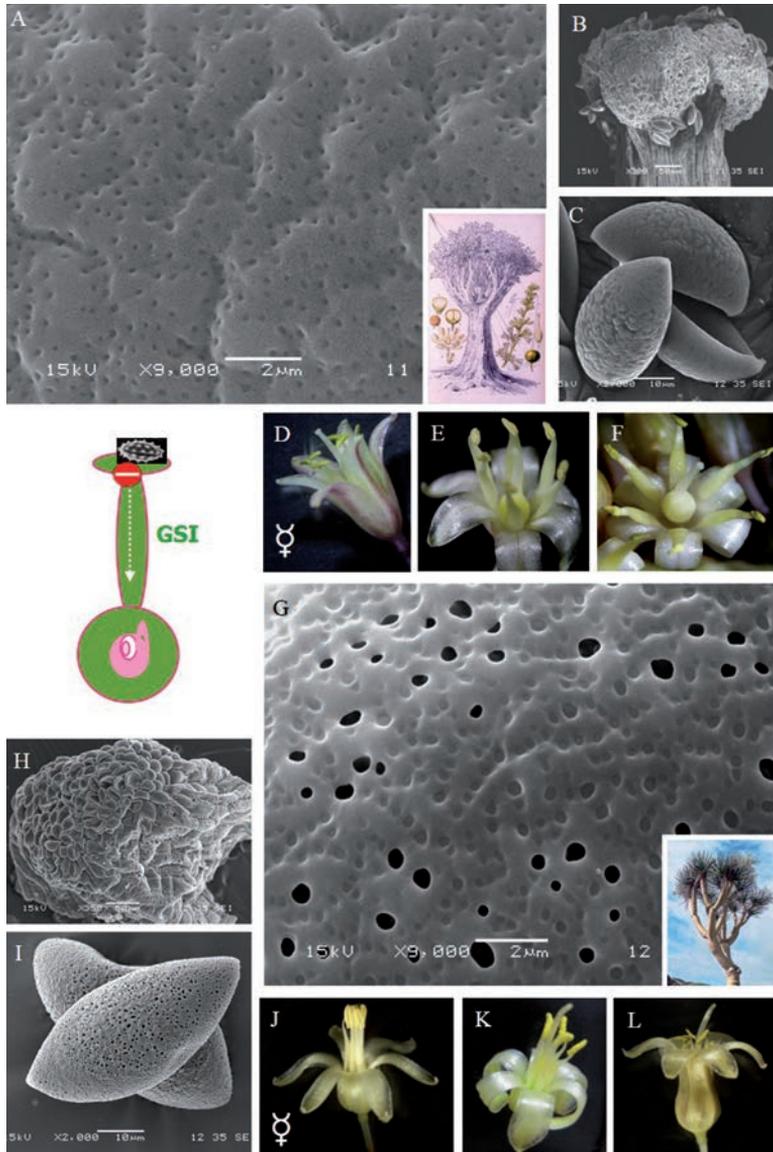


Lámina 19.- *Dracaena* Vand. ex L. (Dracaenaceae). *D. draco* (endemismo macaronésico) y *D. tamaranae* (endemismo canario de Gran Canaria) posibles ejemplos de auto-incompatibilidad gametofítica (GSI). A-F: *D. draco*. A: superficie exínica del polen y lámina de *D. draco*. B: estigma 3-lobulado al MEB. C: pólenes monosulcados al MEB. D-F: flores hermafroditas de un día que exponen el estigma desde el inicio de la antesis (apertura). G-L: *D. tamaranae*. G: superficie exínica del polen con imagen de *D. tamaranae*. H: estigma no capitado de superficie triangular ligeramente decurrente al MEB. I: pólenes monosulcados al MEB. J-L: flores hermafroditas de un día cuyos estambres resguardan al estigma en el inicio de la antesis (apertura). A la izquierda esquema de un gineceo señalando el lugar de interrupción de los tubos polínicos del polen propio (estilo).

occidental, que en el mioceno colonizó y evolucionó en los ambientes semidesérticos actuales del Mediterráneo, Macaronesia, Este de África y ecosistemas del África tropical, siguiendo el patrón de la “Rand Flora”.

2.3.2.3. Sistema de acción tardía (LSI)

Algunos de los sistemas de auto-incompatibilidad con flores homomórficas evitan la autogamia con una respuesta fisiológica tardía, o inhibición del crecimiento del tubo polínico del polen propio, en el ovario. Cuando el rechazo en el interior del ovario es pre-cigótico, no hay formación de semillas. Sin embargo, cuando el rechazo es post-cigótico, puede haber formación de semillas, pero estas pueden no germinar o fallar durante el establecimiento de plántulas, siendo difícil diferenciar un mecanismo post-cigótico de LSI de la falta de vigor por problemas de endogamia (SEAVEY & BAWA, 1986; GIBBS, 1988; SAGE *et al.*, 1994; LEIMU, 2004).

Es un sistema todavía bastante desconocido y controvertido, que ha sido tradicionalmente ignorado con errores en especies calificadas presuntamente como auto-compatibles, que en realidad no lo son. Se encuentra bastante generalizado en Asclepiadaceae (LEIMU, 2004) pero sobretodo en la familia Fabaceae en géneros como *Lotus* y *Cytisus* (OWENS, 1983; GIBBS & BIANCHI, 1999; GIBBS, 2014; VALTUEÑA *et al.*, 2010, 2014). En Canarias se ha testado en algunos representantes del género *Lotus* (Loteae) y en la retama del Teide, *Spartocytisus supranubium* (Cyticeae-Genistea) donde se ha detectado la acción tardía propia del LSI (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2015, 2017; DÍAZ-LUIS *et al.*, 2016; DÍAZ-LUIS, 2017).

2.3.2.3.1. *Lotus* sección *Pedrosia* (Lowe) Brand (Lámina 20).

Las especies de *Lotus* L. de la sección *Pedrosia* “corazoncillos” constituyen un grupo de endemismos herbáceos o perennes de flores amarillas, taxonómicamente complejos, que se caracterizan por la presencia de un diente en el estilo cerca del estigma (SANDRAL *et al.*, 2006). Con número básico de cromosomas $x=7$ presentan especies tanto diploides como poliploides (ORTEGA, 1977, 1979) y ocupan un amplio rango de condiciones ecológicas, que incluyen desde zonas litorales de las islas, hasta los altos pinares.

Algunas de ellas están amenazados críticamente como *L. kunkelii* y *L. arinagensis* del litoral de Gran Canaria. El grupo ha sido objeto de numerosos estudios principalmente de diversidad genética y filogenia molecular (BAÑARES *et al.*, 2004; OLIVA *et al.*, 2004, 2005, 2006; OJEDA *et al.*, 2012).

Recientemente mediante cruces o polinizaciones experimentales (auto-polinización vs. polinización cruzada) realizadas en el JBCVC-uaCSIC y VFT, se ha confirmado y valorado los niveles de auto-incompatibilidad tardía (LSI) de algunos de los taxones diploides y tetraploides del género: *L. kunkelii* (4x), *L. arinagensis* (4x), *L. lancerottensis* (2x) y *L. bollei*, sin que parezca que la tetraploidía haya tenido incidencia alguna en la ruptura del sistema de auto-incompatibilidad (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2015, 2017).

Lotus kunkelii (Esteve) Bramwell & Davis es un claro ejemplo de especie críticamente amenazada con una única población en Gran Canaria (Jinámar), que puede estar afectada por la pérdida de diversidad asociada a mecanismos de autoincompatibilidad (alelos S). Mediante cruces experimentales y de acuerdo con el índice ISI de auto-incompati-

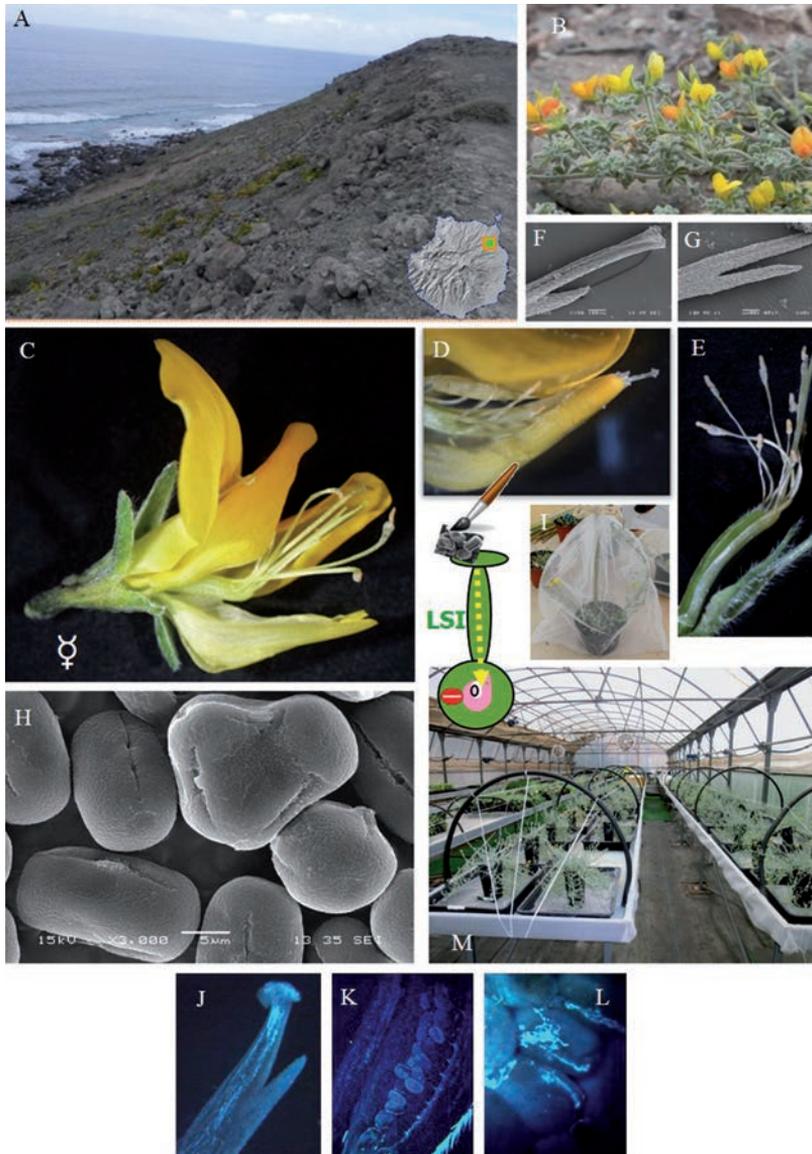


Lámina 20.- *Lotus kunkelli* (Esteve) Bramwell & Davis. Endemismo canario de la isla de Gran Canaria ejemplo de auto-incompatibilidad tardía (LSI). A, B: población natural en el litoral de Jinámar (Gran Canaria). B, C: flores y detalles de la configuración de la corola (estandarte, alas y quilla). D, E: detalles de la columna reproductiva formada por el androceo (estambres) y gineceo (estigma). F, G: dientes en los estilos cerca del estigma (MEB) característicos de la sección Pedrosia. H: polen normal y polen diploide (MEB). I: embolsamiento de un individuo sometido a polinización experimental. J-L: gineceo autofecundado al MO con tinción fluorescente de tubos polínicos que llegan al ovario y entran en los óvulos. M: Vivero de Tafira del Cabildo de Gran Canaria con plantas adultas procedentes de las polinizaciones experimentales.

bilidad, se confirma la presencia de este mecanismo con diferentes niveles según individuos de la población. Asimismo, con tinciones fluorescentes, se analiza, la germinación del polen y presencia de tubos polínicos en los gineceos de las flores auto-polinizadas (que no forman semillas), para detectar el lugar de rechazo de los pólenes propios y naturaleza del sistema. Se confirma la presencia de tubos polínicos en el ovario de las flores auto-polinizadas e incluso en el interior de los óvulos, reflejando la naturaleza tardía del sistema de auto-incompatibilidad (LSI) de *L. kunkelii*, que rechaza los tubos polínicos del polen propio, en el ovario.

En *L. kunkelii*, el éxito reproductivo (producción de frutos y semillas) en la polinización cruzada es mucho mayor que en la polinización natural abierta y auto-polinizaciones (donde es prácticamente nula), produciendo nuevas plantas con más y mayores frutos y más semillas viables, de tal manera, que se han logrado cientos de individuos y se ha podido verificar un refuerzo exitoso de individuos, en la población natural (RAMOS, 2014).

2.3.2.3.2. *Spartocytisus supranubius* (L.f.) Christ ex Kunkel (Lámina 21)

La “retama del Teide” de origen y afinidad mediterránea con el género *Cytisus* de Fabaceae-Genisteae (CUBAS *et al.*, 2002), se caracteriza por flores blanco-rosáceas a veces fuertemente olorosas que se agrupan en inflorescencias densas, y por la presencia de un androceo monadelfo con fusión de los 10 filamentos que forman el tubo estaminal portador de anteras dimórficas, grandes y pequeñas. El estigma muy variable en la tribu, se muestra con el ápice peloso-encreestado (MO y MEB) similar a *Cytisus*.

Sus flores exponen el estandarte ligeramente curvado hacia atrás a diferencia de algunos *Cytisus* y muestran quillas cerradas con la columna reproductiva (androceo y gineceo) oculta en su interior, a la espera de los polinizadores. El desarrollo del gineceo en la flor de la retama (estilo y estigma) emergen muy tardíamente como en muchas Genisteae. La longevidad de la flor de la retama se ha estimado con una duración aproximada de ocho días (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2016; DÍAZ-LUIS, 2017).

El aspecto funcional de las flores de la retama del Teide, se pone de manifiesto por los análisis de germinación del polen en gineceos de flores auto-polinizadas (tinciones fluorescentes), detectando que los tubos polínicos pueden llegar al ovario e incluso penetrar los óvulos, reflejando la naturaleza tardía del sistema de auto-incompatibilidad (LSI) de la retama del Teide (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2016). Asimismo pone de manifiesto la capacidad del gametofito masculino (polen) de producir cruces fértiles.

En los cruces experimentales realizados, la polinización cruzada produjo un mayor número de frutos y semillas que la auto-polinización, mostrando que la fecundación de las flores con polen de otros individuos (xenogamia), es más ventajosa, como también se ha demostrado para sus parientes continentales (RODRÍGUEZ-RIANO *et al.*, 1999, 2004; VALTUEÑA *et al.*, 2010). Según los valores de los índices de incompatibilidad (ISI y tasas *s* de autogamia) todas las localidades testadas de la retama del Teide se manifiestan como auto-incompatibles a excepción de una con individuos compatibles, al igual que sus parientes continentales del género *Cytisus* (DÍAZ-LUIS *et al.*, 2016 y en preparación; DÍAZ-LUIS, 2017).

La presencia de auto-incompatibilidad implica un control genético probablemente con diferentes genes vinculados al locus *s*. Una disminución en la talla poblacional puede reducir el número de estos alelos *s*, que implicaría una reducción de apareamientos y cruces fértiles con implicaciones demográficas importantes y graves en las poblaciones pe-



Lámina 21.- *Spartocytisus supranubius* (L.f.) Christ ex Kunkel (Fabaceae-Genisteae). Endemismo canario de las islas de Tenerife y La Palma, ejemplo de auto-incompatibilidad tardía (LSI). A: flor hermafrodita de la “retama del Teide”. B: Las Cañadas del Teide con retamas sometidas a polinizaciones experimentales. D-H: androceo con el tubo estaminal diseccionado y pólenes al MEB. I-L: gineceo con ovario, estilo y estigma similar al de algunos *Cytisus*. M-Q: gineceo autofecundado al MO con tinción fluorescente de tubos polínicos que llegan al ovario, penetrando los óvulos, como indica el esquema del gineceo (LSI). R, S: ovarios fecundados en las polinizaciones experimentales. T, U: frutos y semillas procedentes de los experimentos de polinización, con rudimentos seminales y semillas abortadas.

queñas y amenazadas (BYERS & MEAGHER, 1992; LIPOW & WYATT, 2000; CAS-TRIC & VEKEMANS, 2004; PICKUP & YOUNG, 2008; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ-CASTELLS, 2013). Esta información permite el diseño adecuado de estrategias de recuperación y de gestión efectiva de esta especie endémica, que consistiría en la generación de nuevos individuos a partir de una selección de semillas procedentes de las retamas de origen sexual, en las localidades con visible depauperación en la producción de semillas.

3. FLORES y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA EN CANARIAS. CONSERVACIÓN Y EVOLUCIÓN

Hoy día no se cuestiona, que después de la preservación del hábitat, el conocimiento de la biología reproductiva de las especies vegetales amenazadas en peligro de extinción, o de las especies invasoras, es una de las primeras cuestiones de investigación que se deben abordar para “identificar” las prioridades de conservación (DUDASH & MURREN, 2008). Es decir que para justificar la investigación en el ámbito de la conservación, se deben analizar las funciones esenciales de los sistemas de cruzamiento desde una perspectiva ecológico-reproductiva y genética (BARRETT, 2003, 2015; DUDASH & MURREN, 2008).

Asimismo se considera al éxito reproductivo como un aspecto especialmente crítico para la supervivencia y evolución de las especies isleñas, hasta tal punto que se piensa que cualquier plan de conservación que no incluya el conocimiento de la biología reproductiva, está destinado a fracasar (ANDERSON *et al.*, 2001; CRAWFORD *et al.*, 2011, 2015).

El conocimiento adquirido en Canarias acerca de los sistemas de cruzamiento y diversidad genética, además de cuestionar viejos mitos e hipótesis históricas isleñas, desvela la necesidad de conocer el ciclo reproductivo “completo” de las especies, que comienza “mucho antes” que se formen las semillas.

La “flor” según sistemas sexuales y de auto-incompatibilidad (dependiendo de la historia evolutiva de los linajes) controla el éxito reproductivo o formación de semillas viables y progenie vigorosa, influyendo de manera decisiva en la diversidad genético-morfológica y eficacia biológica de poblaciones y especies. El “fallo reproductivo” se potenciaría por desaparición de determinados morfos o individuos y/o alelos S (fenotipos y genotipos) susceptibles de producir cruces fértiles.

Se ha puesto de manifiesto que las especies canarias requieren un conocimiento morfológico-reproductivo adecuado cuya información debiera estar adecuadamente integrada en las *estrategias de recuperación* y conservación de las especies amenazadas. Mención especial merece la presencia de determinados polimorfismos polínicos aperturales, como micro-marcadores de vigor y eficacia biológica, que al poseer mayor superficie apertural, aumentan las posibilidades de fecundación y de emisión de tubos polínicos. Estos polimorfismos que ya se han detectado para varios linajes de endemismos canarios, ponen en valor el significado biológico del polen.

Según una gran mayoría de autores relevantes, la notable diversidad de los *sistemas de cruzamiento* de las angiospermas, proporciona oportunidades “únicas” para explorar la dinámica de los *procesos evolutivos* de las plantas, cuyo estudio requiere sin duda, enfoques multidisciplinares (CHARLESWORTH *et al.*, 2005; CHARLESWORTH, 2006; KARRON *et al.*, 2012; GOLENBERG & WEST, 2013). Desde Darwin, la variación en las

características florales y sus efectos en la evolución de los sistemas de cruzamiento, ha fascinado a los científicos. Estas variaciones tienen efectos a corto plazo en los individuos de poblaciones ecológicamente singulares, y efectos evolutivos a más largo plazo sobre las poblaciones y especies (CARR, 2013; KARIYAT *et al.*, 2013).

3.1. Dimorfismos florales y Sistemas sexuales. Micro-evolución

Los sistemas sexuales en Canarias han puesto de manifiesto flores unisexuales y *fenotipos sexuales* en géneros macaronésicos, cuyos linajes continentales, protagonizan rutas de acceso a la dioecia, desde el hermafroditismo con dioecia funcional y heterodico-gamia (*Persea*), y/o situaciones intermedias más o menos cercanas a la dioecia, desde la ginodioecia (*Semele*, *Plocama*, *Gymnosporia*, *Kunkeliella*, etc), o con ginodioecia estable (*Echium*) que nunca evoluciona a dioecia.

En la ginodioecia estable que representa el género *Echium*, no se ha verificado claramente la superioridad de las semillas de los individuos femeninos, aunque si parece claro que estos individuos se beneficien con una mayor producción. La mayor producción de semillas por parte de los individuos femeninos, resultaría de especial utilidad para la recuperación de especies en peligro crítico, como *E. acanthocarpun* endemismo de la isla de La Gomera, con requerimientos de refuerzos poblacionales, que sin embargo presenta niveles de diversidad genética bastante altos, similares a los de su congénere *E. decaisnei*, ampliamente distribuido en la isla de Gran Canaria.

Merece destacar la ruta de la androdioecia, donde el género *Picconia* adquiere un protagonismo especial con *P. excelsa*, por su condición en principio, de especie androdioica. Aunque no se han hecho análisis de paternidad, ni testado la posible presencia en los individuos hermafroditas del especial mecanismo de auto-incompatibilidad homomórfico dialélico (característico de algunas Oleáceas androdioicas), no se debe descartar su presencia, y debe ser uno de los objetivos futuros.

P. azorica endemismo de Azores, calificada como amenazada (EN) actualmente se considera su recalificación a críticamente amenazada por la depauperación de sus poblaciones naturales y la bajísima producción de semillas (MARTINS *et al.*, 2013). Los análisis de idoneidad de habitat, muestran que los requerimientos ecológicos sitúan a esta especie como potencialmente idónea para las actuaciones de restauración y reforestación del archipiélago (FERREIRA *et al.*, 2011; MARTINS *et al.*, 2013, 2015). Su sistema reproductivo no ha sido estudiado, pero sus flores preconizan un sistema sexual similar al de *P. excelsa*. En el caso de refuerzo de las poblaciones naturales, y hasta que no se disponga de nueva información, es prudente asegurar la presencia de individuos potencialmente masculinos (flores con estigmas marrones) y de individuos hermafroditas (con flores de estigmas blanquecino-amarillentos), al menos en un 50% de cada fenotipo, ya que en principio, en especies de géneros allegados, los individuos masculinos fecundarían a todos los hermafroditas, mientras que estos últimos solo a la mitad (SAUMITOU-LAPRADE *et al.*, 2010; BILLIARD *et al.*, 2015; VERNET *et al.*, 2016).

El Atlas de Flora de Amenazada española (AFA) destaca a nivel general, una supremacía de taxones hermafroditas amenazados en relación a los dioicos y polígamos (BAÑARES *et al.* 2004), lo cual induce a pensar que los sistemas sexuales relacionados a la dioecia no parecen ser factores decisivos de amenaza, de hecho especies subdioicas como

Morella faya poseen una estrategia reproductiva tan eficaz, que les permite incluso actuar como invasoras en ecosistemas como Hawaii.

Mención especial merece la ruta mixta de evolución de dioecia por androdioecia y heterodigamia que protagoniza el género *Neochamaelea*, el cual:

i) Se revela como una evidencia empírica de dioecia temporal, donde la *plasticidad sexual* de algunos fenotipos DD (duodigamia) permite su transformación en fenotipos PG y/o fenotipos PA (heterodigamia) en presencia de fenotipos masculinos (M) que recuerdan situaciones de androdioecia.

ii) Los atributos florales de los fenotipos heterodigámicos (PA y PG) revelan indicios de especialización sexual, del fenotipo PG hacia la función femenina, y del PA hacia la función masculina.

iii) La coexistencia poblacional de los cuatro fenotipos implicados (DD, PA, PG, M), pone de manifiesto uno de los sistemas sexuales más complejos y desconocidos de las angiospermas, previamente testados en otras familias del linaje de *Neochamaelea* (orden Sapindales), y recientemente también en algunos otros órdenes y familias.

iv) Refuerza la hipótesis del *fuerte componente filogenético de las expresiones florales* implicadas en los polimorfismos sexuales asociados a determinados linajes taxonómicos, que se manifiestan más fácilmente en determinadas condiciones ambientales, como los ecosistemas isleños, donde abundan estos polimorfismos y las situaciones de dioecia.

3.1.1. Flores ¿por qué merecen atención los endemismos canarios que no figuran en las listas rojas de especies en peligro?

Un ejemplo revelador es el caso de la “leñabuena” (*Neochamaelea pulverulenta*) género endémico y especie estructural emblemática del tabaibal-cardonal canario, donde algunas de sus poblaciones naturales con fuerte presión antrópica, adolecen de reclutamiento. Según recientes trabajos, la causa responsable de esta falta de individuos juveniles, es la desaparición y/o disminución de la talla de los lagartos endémicos, principales agentes de la dispersión de sus frutos y semillas (PÉREZ-MÉNDEZ *et al.*, 2015, 2016, 2017).

La gran complejidad de expresiones florales temporales de cada una de las poblaciones naturales estudiadas, se revela particularmente interesante por los “procesos micro-evolutivos” que representan y merecen especial atención y protección. Se trata de garantizar el mantenimiento y evolución de los *fenotipos sexuales* implicados en las poblaciones naturales, posibles indicadores de procesos micro-evolutivos, producto de la interacción genética y ambiental (presiones selectivas) en ecosistemas isleños como Canarias, tantas veces invocados laboratorios naturales para los estudios de evolución.

En islas como Canarias, el significado de las distintas *expresiones florales* se convierten en “indicadores indiscutibles” de *procesos micro-evolutivos* no detectables por el momento, desde una perspectiva exclusivamente molecular.

3.2. Dimorfismos florales y auto-incompatibilidad

Respecto a los dimorfismos florales asociados a sistemas de auto-incompatibilidad merece destacar el ejemplo de la “siempreviva gigante” de La Gomera, *Limonium dendroides*, especie crítica con unos 28 efectivos naturales, donde la extrema escasez de uno

de los morfos o individuos “cob” también está dificultando los cruces fértiles con producción de semillas viables y generación de progenie vigorosa, tanto en situaciones naturales como cultivadas (SUÁREZ *et al.*, 2009; FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2015; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2015b).

Contra todo pronóstico, *L. dendroides* representa un tipo frecuente de endemismo isleño con alta diversidad genética neutral, a pesar de su depauperada situación y escaso éxito reproductivo. El aumento de individuos “cob” favorece y favorecerá la reproducción sexual y cruces fértiles, permitiendo un mayor éxito reproductivo con un mayor índice de formación de semillas, plántulas y previsiblemente nuevos adultos reproductores, aptos para el refuerzo del medio natural, como ya se ha conseguido en condiciones de cultivo. La reciente detección de plantas con polen morfológicamente defectuoso y estéril, hace recomendable un análisis polínico previo a las polinizaciones experimentales (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2015b).

El conocimiento de diversidad genética y biología reproductiva en Canarias ha puesto de manifiesto, la existencia de poblaciones pequeñas con gran variabilidad genética (neutral) y éxito reproductivo “mermado” por la pérdida de diversidad asociada a dimorfismos florales, sexuales o de auto-incompatibilidad como el caso de *L. dendroides*.

3.3. Auto-incompatibilidad homomórfica. Implicaciones en la conservación de especies amenazadas. Talla poblacional y alelos S. Capacidad de auto-fecundación y cruces mixtos

La presencia de mecanismos de auto-incompatibilidad homomórfica en las plantas, implica un control genético con diferentes genes vinculados al *locus* S. Una disminución en la *talla poblacional* puede reducir el polimorfismo genético (alelos S), que redundaría en una reducción de apareamientos y cruces fértiles, con posibles implicaciones demográficas importantes en las poblaciones pequeñas y amenazadas (BYERS & MEAGHER, 1992; LIPOW & WYATT, 2000; CASTRIC & VEKEMANS, 2004; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ- CASTELLS, 2013). Esto podría ser de gran utilidad para el diseño de estrategias de recuperación y de gestión efectiva de las especies endémicas auto-incompatibles amenazadas, en poblaciones con visible depauperación en la producción de semillas, que consistiría en la generación de nuevas plantas a partir de la una selección de semillas de individuos no relacionados (que no compartan el mismo alelo S) y posteriormente cruces experimentales de polinización manual.

Los análisis de biodiversidad en especies canarias críticamente amenazadas, aconsejan precaución al interpretar niveles altos de variabilidad genética (neutral) en poblaciones naturales de especies auto-incompatibles, con bajo éxito reproductivo (incluyendo la germinación de semillas y establecimiento de plántulas). Estos casos parecen estar asociados a la pérdida de alelos S en especies homomórficas, responsables de los cruces fértiles (PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ-CASTELLS, 2013).

Especial precaución para las poblaciones naturales de especies *auto-incompatibles* homomórficas con sistema esporofítico (SSI) y alelos S codominantes, ya que poseen menos posibilidades de apareamientos compatibles, y menos probabilidad de cruces fértiles, pudiendo considerarse, por tanto más amenazadas y frágiles que las poblaciones con sistema gametofítico (GSI) o esporofítico (SSI) con relaciones de dominancia entre los alelos S,

que se comportarían de forma de forma similar (LEVIN *et al.*, 2009; YOUNG *et al.*, 2012; THRALL *et al.*, 2014). En la *flora canaria* no hay datos en la actualidad, que permitan hacer estas valoraciones, pero estos estudios, deben constituir uno de sus principales objetivos en un futuro próximo, por las implicaciones demográficas en las poblaciones de especies auto-incompatibles, amenazadas o no, con problemas en la formación de semillas.

Por otro lado, es importante tener en cuenta en las especies *auto-incompatibles*, la existencia de poblaciones e individuos con *niveles intermedios* de auto-incompatibilidad, por la repercusión en las estrategias de recuperación y en los procesos de *colonización*, ya que la posibilidad de *cruces mixtos*, (aunque todavía se desconoce su carácter estable) actúa como estrategia que proporciona garantía reproductiva (*reproductive assurance*) en situaciones de estrés ambiental donde peligran los cruces fértiles, (LLOYD, 1979; LEIMU, 2004; KALISZ *et al.*, 2004; GOODWILLIE *et al.*, 2005; PETANIDOU *et al.*, 2012; RADUSKI *et al.*, 2012; BARRETT, 2014; VOILLEMOT & PANNELL, 2017; RAMÍREZ & NASSAR, 2017).

Asimismo, otros autores consideran situaciones semejantes de “pseudo-compatibilidad” (PSC), como un fenómeno natural circunstancial, por el cual, una especie auto-incompatible, con *capacidad de auto-polinización*, permite la auto-fecundación ante un evento colonizador o catástrofe ambiental, asegurando la descendencia o progenie, sin que se comprometa la configuración genética y función del *locus S* de auto-incompatibilidad (LEVIN, 1996; KALISZ, *et al.*, 2004; CHARLESWORTH, 2006; IGIC *et al.*, 2008; BRENNAN *et al.*, 2011; CRAWFORD *et al.*, 2008, 2009, 2010, 2011; 2015; BARRETT, 2014, 2015b; PANNELL, 2015; PANNELL *et al.*, 2015; BALDWIN & SCHOEN, 2017).

Hasta el momento todas las especies canarias fundamentalmente auto-incompatibles testadas (géneros *Parolinia*, *Argyranthemum*, *Tolpis*, *Lotus*, *Spartocytisus*, etc) han mostrado distintos niveles de auto-incompatibilidad, que varían según poblaciones e individuos y que se podrían calificar como poblaciones con capacidad para los cruces mixtos y/o con *capacidad de auto-fecundación*.

Esta posibilidad de auto-polinización y de cruces mixtos en poblaciones naturales de endemismos canarios fundamentalmente auto-incompatibles, se podría interpretar como una estrategia, relativamente estable, que proporciona “garantía reproductiva” en situaciones isleñas de *estrés ambiental* y sequía, convirtiendo a las islas, una vez más, en auténticos laboratorios de investigación para los estudios de evolución de los sistemas de cruzamiento, con implicaciones importantes en la biología de la conservación de especies isleñas. La capacidad circunstancial para la auto-polinización (PSC) y posibilidad de cruces mixtos de una especie auto-incompatible, debiera constituir uno de los objetivos a tener en cuenta en estudios futuros de auto-incompatibilidad en las islas Canarias.

3.4. Auto-incompatibilidad, significado evolutivo, diversificación y extinción. Islas

Mientras que los *sistemas sexuales* en plantas isleñas, se caracterizan por una especial *plasticidad* en su expresión sexual, de modo que la xenogamia y autogamia se pueden intercambiar inesperadamente, según entornos ambientales, por el contrario, la pérdida de *auto-incompatibilidad*, se considera un proceso “irreversible” de modo que, para algunos autores, la presencia de auto-incompatibilidad en endemismos isleños, puede ser un buen indicador que proporcione respuestas a las expectativas actuales de la Ley de Baker,

que admite la colonización a taxones auto-incompatibles con *capacidad de auto-fecundación* o cruces mixtos (IGIC & BUSH, 2013; PANNELL, 2015, 2017).

Para muchos autores, la transición de la xenogamia hacia la autogamia mediante la pérdida de auto-incompatibilidad, es uno de los cambios evolutivos más comunes en las plantas con flores, cuya transición se considera “irreversible”, sin embargo, resulta sorprendente, que sólo alrededor del 10-15% de las especies, se presentan como predominantemente autógamas (WRIGHT *et al.*, 2013; BARRETT, 2013; IGIC *et al.*, 2008; IGIC & BUSCH, 2013).

Muchos autores consideran que la “alta proporción de taxones auto-incompatibles” en las angiospermas se debe, no sólo, a los mayores índices de “diversificación” de los linajes auto-incompatibles, sino también a determinadas fuerzas selectivas ambientales que favorecen la formación de barreras y la extinción de los linajes autógamos (GOLDBERG *et al.*, 2010; WRIGHT & BARRETT, 2010; FERRER & GOOD, 2012; IGIC & BUSCH, 2013). Según algunos de estos autores, las *especies auto-incompatibles* “diversifican” con una tasa significativamente más alta que las auto-compatibles que a su vez poseen mayores tasas de extinción, evidenciando que el origen evolutivo y mantenimiento de la auto-incompatibilidad, puede desempeñar un papel importante en la conformación de la extraordinaria “diversidad de las angiospermas”.

Esta hipótesis se vuelve extremadamente interesante para las *islas oceánicas* donde abundan los procesos de diversificación de especies. El descubrimiento cada vez más abundante de taxones xenógamos *auto-incompatibles en las islas*, con capacidad de auto-fecundación, sin duda implicaría altos niveles de diversidad genética que les capacitaría para la proliferación de procesos evolutivos y de *diversificación* (radiación adaptativa), propios de estas islas, lo cual no excluye, sino que complementa, otras hipótesis que justifican la radiación adaptativa en las islas, desde otros puntos de vista.

A pesar pues de los espectaculares avances en cuanto a filogenias moleculares y diversidad genética neutral de linajes oceánicos insulares en el nivel de población natural, los *estudios multidisciplinarios* integrando aspectos morfológico-reproductivos de los sistemas de cruzamiento, se consideran todavía insuficientes (SØNDERBERG & ADSERSEN, 2007; PANNELL, 2015; PANNELL *et al.*, 2015). Esto concuerda con la idea de que la relación entre determinados caracteres morfológico-reproductivos y la colonización isleña, establecimiento y posterior diversificación de los linajes oceánicos, no ha recibido la suficiente atención, o que al menos no se ha esclarecido la enorme “complejidad de procesos” que supone la colonización de las islas oceánicas, establecimiento y las presiones selectivas implicadas (CARLQUIST, 1966, 1974; GRANT, 1971; ANDERSON *et al.*, 2001; DUDASH & MURREN, 2008; CRAWFORD *et al.*, 2011, 2015; SEEHAUSEN, 2004; FRANKHAM, 2010; GIVNISH, 2010, 2015; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ CASTELLS, 2013; GARCÍA-VERDUGO *et al.*, 2014; PANNELL, 2015; PANNELL *et al.*, 2015).

Actualmente, en el debate acerca del origen de la “alta diversidad genética isleña”, una gran mayoría de autores se postulan por la incidencia de una serie de factores bióticos inherentes a la historia evolutiva de los linajes colonizadores (número de cromosomas, sistemas de cruzamiento y biología reproductiva en general) en combinación con la talla poblacional o factores abióticos como cercanía al continente o antigüedad de las islas (HAMRICK & GODT, 1996; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; CRAWFORD *et al.*, 2001; ANDERSON *et al.*, 2002; CAUJAPÉ-CASTELLS, 2011; CARR,

2013; KARIYAT *et al.*, 2013; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ CASTELLS, 2013). Sin embargo otros autores para explicar los niveles de diversidad genética en las islas, hacen hincapié en la influencia dominante de la forma de especiación, anagénesis o cladogénesis (STUESSY *et al.*, 2014; TAKAYAMA *et al.*, 2015) o por la hibridación y generación de “singameones”. Esta última hipótesis asume que los elevados niveles de variabilidad genética resultantes de la hibridación, son decisivos para la colonización exitosa y radiación de especies en un determinado linaje (JORGENSEM & OLESEN, 2001; SEEHAUSEN, 2004; GIVNISH, 2010, 2015) y ha sido recientemente postulada para la las islas Canarias (CAUJAPÉ-CASTELLS, 2011; CAUJAPÉ-CASTELLS *et al.*, 2017).

En cualquier caso hoy día se tiene la convicción que el estudio de los patrones y procesos macro-evolutivos compartidos multi-disciplinariamente, es lo que permite una mejor y más completa información (BENTON, 2009). A corta escala (geográfica y temporal), la evolución o diversificación e interacciones a nivel de ecosistema, se explican fundamentalmente por componentes bióticos (modelo “Red Queen”), pero a una escala geográfica y temporal, mucho más amplia, los grandes patrones de biodiversidad son impulsados mayoritariamente por el entorno físico (modelo “Court Jester”). En realidad se debe admitir que aún no está claro, por qué, determinados linajes isleños radian y otros no, lo más probable es que no haya una única respuesta y los linajes pueden diversificar de múltiples maneras, actuando simultáneamente varios factores o fuerzas con resultados evolutivos similares (GAVRILETS & LOSOS, 2009; LOSOS & RICKLEFS, 2009).

4. CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES GENERALES

En islas como Canarias, las distintas *expresiones florales* adquieren un alto significado como “indicadores indiscutibles” de procesos micro-evolutivos no detectables por el momento, desde una perspectiva exclusivamente molecular.

El conocimiento adquirido en Canarias acerca de los *sistemas de cruzamiento* y diversidad genética, además de cuestionar viejos mitos e hipótesis históricas isleñas, desvela la necesidad de conocer el ciclo reproductivo “completo” de las especies, que comienza “mucho antes” de que se formen las semillas.

La relación de la estructura y función de las flores (micromorfología, recursos del androceo y gineceo, ratio polen/óvulo, expresión de los sistemas sexuales o sistemas de auto-incompatibilidad) revela distintas *estrategias reproductivas* de las especies, pudiendo predecir el éxito reproductivo y mantenimiento de las poblaciones naturales, al mismo tiempo que ayuda a entender el éxito de la colonización y procesos micro-evolutivos especialmente relevantes en islas.

La *flor* según sistemas sexuales y de auto-incompatibilidad (dependiendo de la historia evolutiva) controla el éxito reproductivo o formación de semillas viables y progenie vigorosa, influyendo de manera decisiva en la diversidad genético-morfológica y *eficacia biológica* de poblaciones y especies. El fallo reproductivo se potenciaría por desaparición de determinados morfos o individuos y/o alelos S (fenotipos y genotipos) susceptibles de producir cruces fértiles.

Los sistemas de *auto-incompatibilidad* homomórficos favorecen la diversificación de las especies, y han desempeñado un importante papel en la extraordinaria diversidad de

las angiospermas. Estas hipótesis, cada vez más reforzadas, se vuelven extremadamente interesantes en las islas oceánicas, toda vez que justificarían la idea que estos sistemas pueden haber jugado también un importante papel en la proliferación de procesos evolutivos, lo cual no excluye sino que complementa, otras hipótesis que justifican los procesos de diversificación en las islas, desde otros puntos de vista.

Los análisis de biodiversidad en especies canarias críticamente amenazadas, aconsejan precaución al interpretar niveles altos de *variabilidad genética neutral* en poblaciones naturales de especies auto-incompatibles, con bajo éxito reproductivo (incluyendo la germinación de semillas y establecimiento de plántulas). Estos casos parecen estar asociados a la pérdida de alelos S en especies homomórficas, responsables de los cruces fértiles.

La *información reproductiva* (incluyendo polinizaciones experimentales) en géneros con especies críticamente amenazadas, puede ser más importante que los datos de diversidad genética neutral, y está especialmente indicada para su debida integración en las estrategias de recuperación.

Las *polinizaciones experimentales*, especialmente indicadas en Jardines Botánicos, ponen en valor los estudios dirigidos al diseño de cruces fértiles (desde el conocimiento profundo de la biología reproductiva), minimizan los fallos reproductivos y pérdida de vigor por problemas de endogamia, abriendo una puerta a la esperanza en especies críticamente amenazadas.

El *éxito reproductivo* se considera una cuestión especialmente crítica para la supervivencia y evolución de las plantas isleñas, de manera que cualquier *plan de conservación* que no incluya el conocimiento de la biología reproductiva, está destinado a fracasar (ANDERSON *et al.*, 2001; CRAWFORD *et al.*, 2011, 2015). La detección de *éxito* o *fallo reproductivo* puede generar estrategias de recuperación concretas que favorecen cruces fértiles y nuevos adultos reproductores que salvaguardan la eficacia biológica y devenir de poblaciones y especies.

Sin embargo no siempre, un bajo *éxito reproductivo* refleja una situación de amenaza, de la misma manera, que un éxito reproductivo elevado, no excluye *situaciones de amenaza*. La longevidad de las especies (con uno o varios ciclos vitales) puede modificar el concepto de supervivencia y esperanza de vida de las especies amenazadas, ya que en las especies longevas el éxito reproductivo anual, puede compensarse por los reclutamientos poblacionales de años sucesivos (IRIONDO *et al.*, 2008).

Por esta y otras razones, surge MACFLOR: Atlas Macaronésico de Biología Reproductiva y aplicaciones a la conservación. Marcadores de vigor y amenaza con análisis genéticos de paternidad (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2017). Se trata de un Proyecto de interés, porque considera los aspectos reproductivos más relevantes de los endemismos macaronésicos, con detección temprana de fallos reproductivos relacionados al declive poblacional, como uno de los riesgos más inexplorados en las estrategias de recuperación tanto de los endemismos amenazados, como de los que no figuran en ninguna lista roja. En realidad consiste en un *nuevo enfoque* de la gestión de conservación de endemismos macaronésicos, fundamentado en *viejas ideas* elementales, que ponen en valor el *conocimiento* morfológico y funcional de la *flor*, como esencia de la reproducción sexual y éxito reproductivo de poblaciones y especies (DARWIN, 1876; BARRETT. 2015).

Desde la convicción de que tanto nuestras creencias como nuestro entorno están en constante evolución, surge la necesidad de una constante evaluación crítica de los postu-

lados científicos que constituyen la esencia de la biología de la conservación. Sin duda alguna, desde la biología evolutiva, disciplinas como la ecología, genética, dinámica de poblaciones y biología reproductiva entre otras, deben plantearse revisiones críticas en las cuestiones que constituyen la pura esencia de la *biología de la conservación*, para que, de manera inflexible, seamos capaces de asimilar e integrar, las cuestiones básicas del conocimiento con los nuevos avances de las disciplinas científicas. Sin embargo esto no sería suficiente si, los otros agentes que participan en la conservación, gestores, políticos y la sociedad en general, no son capaces de adoptar y asimilar las necesidades reales y cambios que se producen (IRIONDO *et al.*, 2008).

Con demasiada frecuencia, las recomendaciones de las *políticas de conservación* se sustentan en la poca o ninguna información de las especies en cuestión. Se requieren muchos más esfuerzos de comunicación entre los investigadores y gestores de espacios naturales, que favoreciendo el intercambio de experiencias, enfoques y puntos de vista, permitan llevar a cabo, estrategias de conservación de la biodiversidad y recursos naturales, verdaderamente útiles y exitosas (DUDASH & MURREN, 2008).

5. AGRADECIMIENTOS

Al Cabildo de Gran Canaria, a los proyectos BIOMABANC (03/MAC/ 4.1/C.7), ENCLAVES (MAC/3/C141), y anteriores proyectos I+D del Gobierno de Canarias (PI1998/043), que han permitido y ayudado al desarrollo de estas investigaciones. Asimismo, agradecemos la colaboración en los Planes de Recuperación de *Limonium dendroides* Svent (Ángel Bañares Baudet del Gobierno de Canarias y Pedro Romero Manrique del Cabildo de La Gomera), *Lotus kunkelii* (Ana Ramos del Cabildo de Gran Canaria) y de *Kunkeliella canariensis* (Isabel Nogales del Cabildo de Gran Canaria). Agradecemos también la colaboración con el Parque Nacional del Teide y Universidad de La Laguna para el estudio de la biología reproductiva de la retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*).

A todos los compañeros del JBCVC, principalmente a los involucrados en planta viva, base de datos, banco de semillas, herbario, biblioteca, educación y otros; asimismo queremos agradecer al personal del Vivero Forestal de Tafira su colaboración en *Lotus*, *Kunkeliella*, *Neochamaelea*

No puede faltar el Dr. Arnoldo Santos, compañero y amigo, por la revisión del manuscrito, sugerencias y consejos.

Un reconocimiento especial a los profesores Drs. J. Ubera, P. Gibbs, D. Crawford, G. Anderson y J. Pannell, por sus consideraciones, consejos, y comentarios constructivos, que en algún momento han fortalecido nuestro trabajo.

6. BIBLIOGRAFÍA

ALLEN, A.M. & S.J. HISCOCK. 2008. Evolution and phylogeny of self-incompatibility systems in angiosperms. In Franklin-Tong V.E. (Ed), *Self-Incompatibility in Flowering Plants-Evolution, diversity and mechanisms*: 73-101. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin.

- AL-SHEHBAZ, I. A., M. A. BEILSTEIN, and E. A. KELLOGG. 2006. Systematics and phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae): an overview. *Plant Systematics and Evolution* 259 (2-4): 89-120.
- ANDERSON, J.K. & S.I. WARWICK. 1999. Chromosome number evolution in the tribe *Brassicaceae* (Brassicaceae): evidence from isozyme number. *Plant Systematics and Evolution* 215: 255-285.
- ANDERSON, G.J., G. BERNARDELLO, T.F. STUESSY & D.J. CRAWFORD. 2001. Breeding systems and pollination of selected plant endemic to Juan Fernandez Islands. *Amer. J. Bot.* 88 (2): 220-233.
- ANDERSON, G.J., S.D. JOHNSON, P.R. NEAL & G. BERNARDELLO. 2002. Reproductive biology and plant systematics: the growth of a symbiotic association. *Taxon* 51: 637-653.
- ANDERSON, C.L., A. CHANNING & A.B. ZAMUNER. 2009. Life, death and fossilization on Gran Canaria. Implications for Macaronesian biogeography and molecular dating. *Journal of Biogeography* 36: 2189-2201.
- ARADHYA, K.M., D. MUELLER-DOMBOIS & T.A. RANKER. 1991. Genetic evidence for recent and incipient speciation in the evolution of Hawaiian *Metrosideros* (Myrtaceae). *Heredity* 67: 129-138.
- ARTEAGA, M. A.G. GONZÁLEZ, J. D. DELGADO, J.R. ARÉVALO & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS. 2006. Offspring spatial patterns in *Picconia excelsa* (Oleaceae) in the Canarian laurel forest. *Flora* 201: 642-651.
- BACKLUND, M. & M. THULIN. 2007. Revision of the Mediterranean species of *Plocama* (Rubiaceae). *Taxon* 56 (2): 516-520.
- BACKLUND, M., B. BREMER & M. THULIN. 2007. Paraphyly of Paederieae, recognition of Putorieae and expansion of *Plocama* (Rubiaceae-Rubioideae). *Taxon* 56 (2): 315-328.
- BAKER, H.G. 1953. Dimorphism and monomorphism in the Plumbaginaceae. II: Pollen and stigmata in the genus *Limonium*. III: Correlation of Geographical distribution Patterns with Dimorphism and Monomorphism in *Limonium*. *Annals of Botany* 67: 433-445 y 615-627.
- BAKER, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9 (3): 347-349.
- BAKER, H.G. 1966. The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. 1. The Plumbaginaceae. *Evolution* 20: 349-368.
- BAKER, H.G. & P.A. COX. 1984. Further thoughts on dioecism and islands. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 244-253.
- BALDWIN, S.J. & D.J. SCHOEN. 2017. Genetic variation for pseudo-self-compatibility in self-incompatible populations of *Leavenworthia alabamica* (Brassicaceae). *New Phytologist* 213: 430-439.
- BAÑARES, A., G. BLANCA, J. GÜEMES, J.C. MORENO, S. ORTIZ (Eds). 2004. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid.

- BAÑARES-BAUDET, A., R.M. LECUONA NEUMANN, LA-SERNA RAMOS. I.E. & E. BELTRÁN TEJERA. 1984. Sobre la presencia de *Myrica rivas-martinezii* A. Santos en la isla de La Gomera (Islas Canarias). Estudio corológico, ecológico y palinológico. *Vieraea* 14 (1-2): 41-55.
- BARQUÍN DÍEZ, E. & W. WILDPRET DE LA TORRE. 1975. Diseminación de plantas canarias. Datos iniciales. *Vieraea* 5 (1-2): 38-60.
- BARRETT, S.C.H. 1995. Mating-system evolution in flowering plants: micro- and macroevolutionary approaches. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 385-402.
- BARRETT, S.C.H. 1996. The reproductive biology and genetics of islands plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351: 725-733.
- BARRETT, S.C.H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* 3: 335-341.
- BARRETT, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3: 274-284.
- BARRETT, S.C.H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing – selfing paradigm and beyond. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 991-1004.
- BARRETT, S.C.H. 2008. Major evolutionary transitions in flowering plant reproduction: an overview. *Int. J. PLant. Sci* 169 (1): 1-5.
- BARRETT, S.C.H. 2010a. Understanding plant reproductive diversity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 365: 99-109.
- BARRETT, S.C.H. 2010b. Darwin's legacy: the forms, function and sexual diversity of flowers. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 365: 351-368.
- BARRETT, S.C.H., 2011. Why Reproductive Systems Matter for the Invasion Biology of Plants. In D.M. Richardson (Ed), *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton*: 195-210. Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK.
- BARRETT, S.C.H. 2013. The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible? *Proc. R. Soc. B.* 280 (1765): 1-9.
- BARRETT, S.C.H. 2014. Evolution of Mating Systems: Outcrossing versus Selfing. In *The Princeton Guide to Evolution*. J. Losos (ed): 356-362. New Jersey: University Press, Princeton. Princeton.
- BARRETT, S.C.H. 2015. Foundations of invasion genetics: The Baker and Stebbins legacy. *Mol Ecol.* 24(9):1927-1941. doi: 10.1111/mec.13014.
- BARRETT, S.C.H. & L.D. HARDER. 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology & Evolution* 11 (2): 73-79.
- BARRETT, S.C.H., L.D. HARDER & A.C. WORLEY. 1997. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. In *Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny and Evolution*, Silvertown, J., Franco M. & Harper J.L. (eds): 57-76. Cambridge University Press. U.K.
- BARRETT, S.C.H., R.I. COLAUTTI & C.G. ECKERT. 2008. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology* 17: 373-383.
- BAWA, K.S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31 (1): 52-63.
- BAWA, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 11: 15-39.

- BENEVIDES, C.R., I.V.N. HADDA, N.P. BARREIRA, A.T. de A. RODARTE, L. GALLETTO, L.D.R. de SANTIAGO-FERNANDES & H.A. de LIMA. 2013. *Maytenus obtusifolia* Mart. (Celastraceae): a tropical woody species in a transitional evolutionary stage of the gynodioecy – dioecy pathway. *Plant Systematics and Evolution*. 299: 1693-1707.
- BENTON, M.J. 2009. The red queen and the court jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* 323: 728-732.
- BERNARDELLO, G., G.J. ANDERSON, T.F. STUESSY & D.J. CRAWFORD. 2001. A survey of floral traits, breeding system, floral visitors and pollination systems of the Angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *The Botanical Review* 67 (3): 255-308.
- BILLIARD, S., L. HUSSE, P. LEPERCQ, C. GODÉ, A. BOURCEAUX, J. LEPART, P. VERNET & P. SAUMITOU-LAPRADE. 2015. Selfish male-determining element favors the transition from hermaphroditism to androdioecy. *Evolution* 69 (3): 683-693.
- BINGGELI, P., J.B. HALL & J.R. HEALEY. 1997. An Overview of Invasive Woody Plants in the Tropics. School of Agricultural and Forest Sciences Publication, 13: 64-65, University of Wales, Bangor, UK.
- BLACKMORE, S. 2007. Pollen and spores: Microscopic keys to understanding the earth's biodiversity. *Plant Systematics and Evolution* 263 (1-2): 3-12.
- BLACKMORE, S. & FERGUSON, I.K. (Eds). 1986. *Pollen and Spores: Form and Function*. Linnean Society of London. Academic Press. London.
- BLACKMORE, S. & BARNES, S.H. (Eds). 1991. *Pollen and Spores. Patterns of Diversification*. Systematics Association. Clarendon Press. Oxford.
- BOKHARI, M.H. 1972. A brief review of stigma and pollen types in *Acantholimon* and *Limonium*. *Royal Bot. Gard. Edimb.* 32 (1): 79-84.
- BÖHLE, U.R., H.H. HILGER & W.F. MARTIN. 1996. Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 11740-11745.
- BORGEN, L. 1970. Chromosome numbers of Macaronesian flowering plants. *Nytt. Mag. Bot.* 17: 145-161.
- BORGES, R.M., H. SOMNATHAN & S. MALI. 1997. Alternations of sexes in a deciduous tree: temporal dioecy in *Bridelia retusa*. *Current Science* 72 (12): 940-944.
- BRANDVAIN, Y., M.S. BARKER & M.J. WADE. 2007. Gene co-inheritance and gene transfer. *Science* 315: 1685.
- BRAMWELL, D., 1971. *Studies in the Flora of the Canary Islands*. Tesis Doctoral. Department of Botany. University of Reading. Reading, 555 pp.
- BRAMWELL, D., 1972a. A revision of the genus *Echium* in Macaronesia. *Lagascalia* 2 (1): 37-115.
- BRAMWELL, D. 1972b. Breeding systems in Canary Island *Echium* species. *International Organization of Plant Biosystematics Newsletter* 6: 2-9.
- BRAMWELL, D. 1975. Some morphological aspects of the adaptive radiation of Canary Islands *Echium* species. *Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles* 32 (2): 241- 254.

- BRAMWELL, D. 1986. Contribución a la biogeografía de las islas Canarias. *Botánica Macaronésica* 14: 3-34.
- BRAMWELL, D., C.J. HUMPHRIES, B.G. MURRAY & S.J. OWENS. 1972. Chromosome studies in the Flora of Macaronesia. *Bot. Notiser* 125: 139-152.
- BRENNAN, A.C., D.A. TABAH, S.A. HARRIS & S.J. HISCOCK. 2011. Sporophytic self-incompatibility in *Senecio squalidus* (Asteraceae): S allele dominance interactions and modifiers of cross-compatibility and selfing rates. *Heredity* 106: 113-123.
- BROCHMANN, C., L. BORGÉN & O.E. STABBETORP. 2000. Multiple diploid hybrid speciation of the Canary Island endemic *Argyranthemum sundingii* (Asteraceae). *Plant Syst. Evol.* 220: 77-92.
- BYERS, D.L. & T.R. MEAGHER. 1992. Mate availability in small populations of plant species with homomorphic sporophytic self-incompatibility. *Heredity* 68: 353-359.
- CARLQUIST, S. 1966. The biota of long-distance dispersal. IV. Genetic systems in the floras of oceanic islands. *Evolution* 20 (4): 433-455.
- CARLQUIST, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press. New York.
- CAPPELLARI, S.C., H. SCHAEFER & C.C. DAVIS. 2013. Evolution: Pollen or Pollinators. Which Came First? *Current Biology* 23 (8): R316.
- CARR, D.E. 2013. A multidimensional approach to understanding floral function and form. *American Journal of Botany* 100 (6): 1102-1104.
- CARR, G.D., E.A. POWELL & D.W. KYHOS. 1986. Self-incompatibility in the Hawaiian Madiinae (Compositae): an exception to Baker's rule. *Evolution* 40 (2): 430-434.
- CARRACEDO, J.C. 2013. Unique geological values of Mt. Teide as the basis of its inclusion on the World Heritage List. *Seminarios de la Sociedad Española de Mineralogía* 10: 36-46.
- CASTRIC, V. & X. VEKEMANS. 2004. Plant self-incompatibility in natural populations: a critical assessment of recent theoretical and empirical advances. *Molecular Ecology* 13: 2873-2889.
- CASTRIC, V., S. BILLIARD & X. VEKEMANS. 2014. Trait Transitions in Explicit Ecological and Genomic Contexts: Plant Mating Systems as Case Studies. In C.R. Landry & N. Aubin-Horth (Eds), *Ecological Genomics: Ecology and the Evolution of Genes and Genomes, Advances in Experimental Medicine and Biology*: 7-36. Springer Science Business Media. Dordrecht.
- CAUJAPÉ- CASTELLS, J. 2011. Jesters, red queens, boomerangs and surfers: a molecular outlook on the diversity of the Canarian endemic flora. In Bramwell & Caujapé-Castells (Eds.), *The Biology of Island Floras*: 284-324. Cambridge University Press. Cambridge.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., C. GARCÍA-VERDUGO, A. MARRERO-RODRÍGUEZ, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, D. J. CRAWFORD & M.E. MORT. 2017. Island ontogenies, syngameons, and the origins and evolution of genetic diversity in the Canarian endemic flora. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 27: 9-22.
- CHANDERBALI, A.S., M.J. YOO, L.M. ZAHN, S.F. BROCKINGTON, P.K. WALL, M.A. GITZENDANNER, V.A. ALBERT, J. LEEBENS-MACK, N.S. ALTMAN, H. MA, C.W. PAMPHILIS, D.E. SOLTIS & P.S. SOLTIS. 2010. Conservation and cana-

- lization of gene expression during angiosperm diversification accompany the origin and evolution of the flower. *PNAS* 107 (52): 22570-22575.
- CHAPMAN, M.A. & J.M. BURKE. 2007. Genetic divergence and hybrid speciation. *Evolution* 61 (7): 1773-1780.
- CHARLESWORTH, D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. *Biological Journal of the Linnean Society* 23: 333-348.
- CHARLESWORTH, D. 1999. Theories of the evolution of dioecy. In Geber M.A., Dawson T.E. & Delph L.F. (Eds) *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*: 33-60. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin, Germany.
- CHARLESWORTH, D. 2006. Evolution of plant breeding systems. *Current Biology* 16: R726-R735.
- CHARLESWORTH, D. 2015. Plant contributions to our understanding of sex chromosome evolution. *New Phytologist* 208: 52-65.
- CHARLESWORTH, D. 2016. Plant Sex Chromosomes. *Annu. Rev. Plant Biol.* 67:397-420.
- CHARLESWORTH, D. & Z. YANG. 1998. Allozyme diversity in *Leavenworthia* populations with different inbreeding levels. *Heredity* 81: 453-461.
- CHARLESWORTH, D., VEKEMANS, X, V. CASTRIC & S. GLÉMIN. 2005. Plant self-incompatibility systems: a molecular evolutionary perspective. *New Phytologist* 168 (1): 61-69.
- CHEPTOU, P. O. 2012. Clarifying Baker's Law. *Annals of Botany* 109: 633-641.
- CLARK-TAPIA, R. & F. MOLINA-FREANER. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity* 90: 443-450.
- CRAWFORD, D.J., E. RUIZ, T.F. STUESSY, E. TEPE, P. AQEVEQUE, F. GONZALES, R.J. JENSEN, G.J. ANDERSON, G. BERNARDELLO, C.M. BAEZA, U. SWENSON & O.M. SILVA. 2001. Allozyme diversity in endemic flowering plant species of the Juan Fernandez Archipelago, Chile: ecological and historical factors with implications for conservation. *Amer. J. Bot.* 88 (12): 2195-2203.
- CRAWFORD, D.J., J.K. ARCHIBALD, D. STOERMER, M.E. MORT, J.K. KELLY & A. SANTOS-GUERRA. 2008. A test of Baker's law: breeding systems and the radiation of *Tolpis* (Asteraceae) in the Canary Islands. *Int. J. Plant Sci.* 196 (6): 782-791.
- CRAWFORD, D.J., T.K. LOWREY, G.J. ANDERSON, G. BERNARDELLO, A. SANTOS GUERRA & T.F. STUESSY. 2009. Genetic diversity in Asteraceae endemic to oceanic islands: Baker's Law and polyploidy. in *Systematic evolution and biogeography of Compositae*. Funk VA, Susanna A, Stuessy T, Bayer R (eds): 139-151. IAPT. Viena.
- CRAWFORD, D.J., J.K. ARCHIBALD, J.K. KELLY, M.E. MORT & A. SANTOS-GUERRA. 2010. Mixed mating in the 'obligately outcrossing' *Tolpis* (Asteraceae) of the Canary Islands. *Plant Species Biology* 25: 114-119.
- CRAWFORD, D.J., G.J. ANDERSON & G. BERNARDELLO. 2011. The reproductive biology of island plants. In *Biology Island Plant*. D. Bramwell & J. Caujapé-Castells (eds): 11-36. Cambridge University Press. UK.
- CRAWFORD, D.J., G.J. ANDERSON, L. BORGES SILVA, M. MENEZES DE SEQUEIRA, M. MOURA, A. SANTOS-GUERRA, J.K. KELLY & M.E. MORT. 2015.

- Breeding systems in *Tolpis* (Asteraceae) in the Macaronesian islands: the Azores, Madeira and the Canaries. *Plant Syst Evol* 301: 1981-1993.
- CRAWFORD, D.J., D.P. HAUBER, L.B. SILVA, M.M. SEQUEIRA, M. MOURA, A. SANTOS-GUERRA, J.K. KELLY, M.J.S. GIBSON & M.E. MORT. 2016. Breeding and mating systems, and breeding relationships in Macaronesian *Tolpis*: Applications to the conservation of diversity. In: R. Gabriel, R.B. Elias, I.R. Amorim & P.A.V. Borges (Eds): 237-238. Conference program and abstracts of the 2nd International Conference on Island Evolution, Ecology and Conservation: Island Biology 2016, 18-22 July 2016, Angra do Heroísmo, Azores, Portugal. *Arquipelago. Life and Marine Sciences*. Supplement 9.
- CREPET, W.L. & K.J. NIKLAS. 2009. Darwin's second 'abominable mystery': Why are there so many angiosperm species? *American Journal of Botany* 96 (1): 366-381.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-Ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31 (1): 32-46.
- CRUDEN, R.W. 1988. Temporal dioecism: systematic breadth, associated traits, and temporal patterns. *Botanical Gazette* 149 (1): 1-15.
- CUBAS, P., C. PARDO & H. TAHIRI. 2002. Molecular approach to the phylogeny and systematics of *Cytisus* (Leguminosae) and related genera based on nucleotide sequences of nrDNA (ITS region) and cpDNA (trnL-trnF intergenic spacer). *Plant Systematics and Evolution*. 233: 223-242.
- DAJOZ, I., I. TILL-BOTTRAUD & P.H. GOUYON. 1991. Evolution of Pollen Morphology. *Science* 253: 66-68.
- DAJOZ, I., A. MIGNOT, C. HOSS & I. TILL-BOTTRAUD. 1995. Pollen aperture heteromorphism is not due to unreduced gametophytes. *American Journal of Botany* 82 (1): 104-111.
- DAMERVAL, C. & S. NADOT. 2007. Evolution of perianth and stamen characteristics with respect to floral symmetry in Ranunculales. *Annals of Botany* 100: 631-640.
- DARWIN, C. 1876 *The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom*. John Murray. London.
- DARWIN, C. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray. London.
- DELPH, L. F. 2003. Sexual dimorphism in gender plasticity and its consequences for breeding system evolution. *Evolution & Development* 5 (1): 34-39.
- DELPH, L.F. & D.E. WOLF. 2005. Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems. *New Phytologist* 166: 119-128.
- De JONG, P.C. 1976. Flowering and sex expression in *Acer* L. A biosystematic study. *Mededelingen Landbouwhogeschool*. Wageningen 76 (2): 1-201.
- De LIMA H.A., G.V. SOMNER & A.M. GIULIETTI. 2016. Duodichogamy and sex lability in Sapindaceae: the case of *Paullinia weinmanniifolia*. *Plant. Syst. Evol.* 302: 109-120.
- De NASCIMENTO, L., K. J. WILLIS, J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C. CRIADO & R.J. WHITTAKER. 2009. The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *Journal of Biogeography* 36: 499-514.

- De NETTANCOURT, D. 2001. *Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants*. Springer-Verlag. Germany.
- DENK, T., T.H. GÜNER & G.W. GRIMM. 2014. From mesic to arid: Leaf epidermal features suggest preadaptation in Miocene dragon trees (*Dracaena*). *Review of Palaeobotany and Palynology* 200: 211-228.
- DER, J.P. & D.L. NICKRENT. 2008. A Molecular Phylogeny of Santalaceae (Santalales). *Systematic Botany* 33: 107-116.
- DÍAZ- LUIS, N., 2017. Estudio de la biología reproductiva de la retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*) y efectos de la abeja doméstica (*Apis mellifera*) en su conservación. Trabajo de fin de Máster. Marzo, 2017. Universidad de La Laguna.
- DÍAZ- LUIS, N., M. LÓPEZ DARIAS, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. PÉREZ DE PAZ, M. DEL ARCO & J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO. 2016. Detección de auto-incompatibilidad de la retama del Teide (Cruces experimentales). Memoria 3 Final del Proyecto del Parque Nacional del Teide *Estudio de la Biología Reproductiva de la retama del Teide (Spartocytisus supranubius). Efectos de la abeja doméstica (Apis mellifera)*. Diciembre 2016.
- DIGGLE, P.K., V.S. DI STILIO, A.R. GSCHWEND, E.M. GOLENBERG, R.C. MOORE, J.R.W. RUSSELL & J.P. SINCLAIR. 2011. Multiple developmental processes underlie sex differentiation in angiosperms. *Trends in Genetics* 27 (9): 368-376.
- DOMMÉE, B., A. GESLOT, J.D. THOMSON, M. REILLE & N. DENELLE. 1999. Androdioecy in the entomophilous tree *Fraxinus ornus* (Oleaceae). *New Phytologist* 143 (2): 419-426.
- DOMMÉE, B., A. BIASCAMANO, N. DENELLE, J.L. BOMPAR & J.D. THOMPSON. 1995. Sexual tetramorphism in *Thymelaea hirsuta* (Thymelaeaceae): morph ratios in open-pollinated progeny. *American Journal of Botany* 82, no. 6: 734-740.
- DORKEN, M.E. 2010. Sex ratio variation in gynodioecious species of *Echium* endemic to the Canary Islands. *Botany* 88: 211-216.
- DOYLE, J.A., 2005. Early evolution of angiosperm pollen as inferred from molecular and morphological phylogenetic analyses. *Grana* 44: 227-251.
- DOYLE, J.A., 2008. Integrating molecular phylogenetic and paleobotanical evidence on origin of the flower. *Int. J. PLant. Sci.* 169: 816-843.
- DOYLE, J.A. 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of Angiosperms. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 40: 301-326.
- DOYLE, J.A. 2015. Recognising angiosperm clades in the Early Cretaceous fossil record. *Hist. Biol.* 27: 414-429.
- DOYLE, J.A. & ENDRESS, P.K., 2014. Integrating Early Cretaceous fossils into the phylogeny of living angiosperms: ANITA lines and relatives of Chloranthaceae. *Int. J. Plant Sci.* 175: 555-600.
- DUDASH, M.R. & C.J. MURREN. 2008. The influence of breeding systems and mating systems on conservation genetics and conservation decisions. *In Conservation Biology: Evolution in Action*, Carroll, S.C. & C.W. Fox (Eds): 68-80. Oxford University Press. UK.

- DUFAY, M., P. TOUZET, S. MAURICE & J. CUGUEN. 2007. Modelling the maintenance of male-fertile cytoplasm in a gynodioecious population. *Heredity* 99 (3): 349-356.
- DUFAY, M., P. CHAMPELOVIER, J. KÄFER, J. P. HENRY, S. MOUSSET & G.A. B. MARAIS. 2014. An angiosperm-wide analysis of the gynodioecy – dioecy pathway. *Annals of Botany* 114 (3): 539-548.
- DUMINIL, J., O.J. HARDY & R.J. PETIT. 2009. Plant traits correlated with generation time directly affect inbreeding depression and mating system and indirectly genetic structure. *BMC Evolutionary Biology* 9: 177-190.
- DUMINIL, J., S. FINESCHI, A. HAMPE, P. JORDANO, D. SALVINI, G.G. VENDRAMIN & R.J. PETIT. 2007. Can population genetic structure be predicted from life-history traits? *The American Naturalist* 169 (5): 662-672.
- DUPONT, Y.L. & C. SKOV. 2004. Influence of geographical distribution and floral traits on species richness of bees (Hymenoptera: Apoideae) visiting *Echium* species (Boraginaceae) of the Canary Islands. *Int. J. Plant Sci.* 165 (3): 377-386.
- DURÁN, I., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, A. MARRERO & C. GARCÍA-VERDUGO. 2017. Análisis filogeográfico del género *Dracaena* en Macaronesia, in *VIII Congreso de Biología de la Conservación de Plantas, Ciudad Universitaria, Madrid 4-7 de Julio*. Libro de Resúmenes: 114. SEBICOP. Madrid.
- EHRENDORFER, F. 1979. Reproductive Biology in Island Plants. In D. Bramwell (Ed), *Plants and Island*: 293-306. Academic Press. London.
- ENDRESS, P. K. 1996. Diversity and evolutionary trends in angiosperm anthers. In W. G. D'Arcy & Keating R.C. (Eds), *The anther: form, function and phylogeny*: 92-110. Cambridge University Press. Cambridge.
- ENDRESS, P. K. 2003. Morphology and Angiosperm Systematics in the Molecular Era. *The Botanical Review* 68 (4): 545-570.
- ENDRESS, P.K. 2010. The evolution of floral biology in basal angiosperms. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 365: 411-421.
- ENDRESS, P.K., 2011. Evolutionary diversification of the flowers in Angiosperms. *American Journal of Botany* 98 (3): 370-396.
- ENDRESS, P.K. & J.A. DOYLE. 2009. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *American Journal of Botany* 96 (1): 22-66.
- ENDRESS, P. K. & J. A. DOYLE. 2015. Ancestral traits and specializations in the flowers of the basal grade of living angiosperms. *Taxon* 64: 1093-1116.
- ENDRESS, P.K. & L.D. HUFFORD. 1989. The diversity of stamen structures and dehiscence patterns among Magnoliidae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 100: 45-85.
- ENDRESS, P.K. & A. IGERSCHEIM. 1999. Gynoecium diversity and systematics in basal eudicots. *Botanical Journal of the Linnean Society* 130 (4): 305-393.
- ENDRESS, P. K., & A. IGERSCHEIM, 2000a. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 161(6 Suppl.): S211-S223.
- ENDRESS, P.K., & A. IGERSCHEIM, 2000b. The reproductive structures of the Basal Angiosperm *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Int. J. Plant Sci.* 161(6): S237-S248.

- ERBAR, C. & P. LEINS. 2015. Diversity of styles and mechanisms of secondary pollen presentation in basal Asteraceae. New insights in phylogeny and function. *Flora* 217: 109-130.
- ERDTMAN, G. 1969. *Handbook of Palynology. Morphology, Taxonomy, Ecology*. Munksgaard, Estocolmo.
- ERDTMAN, G. 1971. *Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms. An introduction to Palynology*. Almqvist & Wiksell, 2ª edition. New York.
- FEBLES, R. 1989. Estudios en la flora macaronésica: algunos números de cromosomas. VI. *Botánica Macaronésica* 17: 57-76.
- FEBLES, R. & E. PÉREZ-RODRÍGUEZ. 2004. Análisis cariotípico de *Limonium* Mill. sección Pteroclados Boiss. subsección Nobiles Boiss (Plumbaginaceae). *Botánica Macaronésica* 25: 79-94.
- FERGUSON, I.K. & J. MULLER (eds.), 1976. *The evolutionary significance of the exine*. Linnean Society of London. Academic Press. London.
- FERNÁNDEZ-MAZUECOS, M. & P. VARGAS. 2011. Genetically depauperate in the continent but rich in oceanic Islands: *Cistus monspeliensis* (Cistaceae) in the Canary Islands. *PLoS One* 6 (2): e17172 (1-10).
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., L. De NASCIMENTO, R. OTTO, J.D. DELGADO, E. GARCÍA DEL REY, J.R. ARÉVALO & R.J. WHITTAKER. 2011. A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic island laurel forests. *Journal of Biogeography* 38: 226-246.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O. 2010. Biodiversidad morfológico-reproductiva y genética del género endémico canario *Parolinia* Webb (Brassicaceae), 716 pp. Tesis Doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O. 2015. Estudio y ejecución de cruces y polinizaciones experimentales para la detección de auto-incompatibilidad y estudio del éxito reproductivo en la especie *Limonium dendroides*. Informe interno, Proyecto Feder *Actuaciones en especies con Planes de Recuperación aprobados o redactados del CEAC o prioritarias para Europa y Red Natura 2000*. Gobierno Autónomo Canario.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 2007. Duplicaciones y diversidad genética de *Parolinia ornata* (Brassicaceae: Matthioleae) endemismo de Gran Canaria en relación a dos congéneres más restringidos y otros taxones isleños y continentales. *Botánica Macaronésica* 26 (2006): 19-54.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., F. OLIVA, J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES, A. ROCA, J. GARCÍA & A. RAMOS. 2015. Determinación de auto-incompatibilidad en *Lotus kunkelii* (yerbamuda de Jinámar) y su incidencia en el Plan de Recuperación. III Reunión Técnica para el Seguimiento del Plan de Recuperación del Pico de Fuego (*Lotus pyranthus*) y Pico Cernicalo (*Lotus eremiticus*). Breña Baja, 28-30 de abril. Libro de Resúmenes: 2. La Palma.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., F. OLIVA, J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES, A. ROCA, J. GARCÍA & A. RAMOS. 2017. Autoincompatibilidad tardía en *Lotus kunkelii* (la yerbamuda de Jinámar) y su incidencia en el plan de recuperación, in *VIII Congreso de Bio-*

- logía de la Conservación de Plantas, Ciudad Universitaria, Madrid 4-7 de Julio*. Libro de Resúmenes: 32-33. SEBICOP. Madrid.
- FERREIRA, R.C., R. PIREDDA, F. BAGNOLI, R. BELLAROSA, M. ATTIMONELLI, S. FINESCHI, B. SCHIRONE & M.C. SIMEONE. 2011. Phylogeography and conservation perspectives of an endangered macaronesian endemic: *Picconia azorica* (Tutin) Knobl. (Oleaceae). *Eur. J. Forest Res.* 130: 181-195.
- FERRER, M.M. & S.V. GOOD. 2012. Self-sterility in flowering plants: preventing self-fertilization increases family diversification rates. *Annals of Botany* 110: 535-553.
- FIELD, D.L. & S.C.H. BARRETT. 2012. Disassortative mating and the maintenance of sexual polymorphism in painted maple. *Molecular Ecology* 21: 3640-3643.
- FJELLHEIM, S., M.H. JØRGENSEN, M. KJOS & L. BORGÉN. 2009. A molecular study of hybridization and homoploid hybrid speciation in *Argyranthemum* (Asteraceae) on Tenerife, the Canary Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 159, no. (1): 19-31.
- FLOYD, S. K., & W. E. FRIEDMAN. 2000. Evolution of endosperm developmental patterns among basal flowering plants. *Int. J. Plant Sci.* 161(6. Suppl.): S57-S81.
- FOREST, F., & MANNING, J.C. 2013. Santalaceae. The minor genera *Kunkeliella* and *Thesidium* included in *Thesium*. *Bothalia* 43 (2): 214-216.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., D.J. CRAWFORD, A. SANTOS-GUERRA & R.K. JANSEN. 1997a. Origin and Evolution of *Argyranthemum* (Asteraceae-Anthemideae) in Macaronesia. In *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. T. J. Givnish & K.J. Sytsma (Eds): 407-431. Cambridge University Press. USA.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, A. HINES & R.K. JANSEN. 1997b. Molecular evidence for a Mediterranean origin of the Macaronesian endemic genus *Argyranthemum*. *American Journal of Botany* 84 (11): 1595-1613.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, S.C. KIM & D.J. CRAWFORD. 2000. Plant genetic diversity in the Canary Islands: a conservation perspective. *American Journal of Botany* 87 (7): 909-919.
- FRANKLIN-TONG, V.E. (ed.). 2008. *Self-Incompatibility in Flowering Plants. Evolution, Diversity, and Mechanisms*. Springer-Verlag Heidelberg, Berlin.
- FRANKHAM, R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* 78: 311-327.
- FRANKHAM, R. 1998. Inbreeding and extinction: island populations. *Conservation Biology* 12 (3): 665-675.
- FRANKHAM, R. 2003. Genetics and conservation biology. *C. R. Biologies* 326: S22-S29.
- FRANKHAM, R. 2010. Where are we in conservation genetics and where do we need to go? *Conserv Genet*, 11: 661-663.
- FREEMAN, D.C., J. LOVETT-DOUST, A. EL-KEBLAWY, K.J. MIGLIA & E.D. MCARTHUR. 1997. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. *The Botanical Review* 63: 65-92.
- FRIEDMAN, W.E. 1994. The evolution of embryogeny in seed plants and the developmental origin and early history of endosperm. *Amer. J. Bot.* 81 (11): 1468-1486.
- FRIEDMAN, W.E., 2009. The meaning of Darwin's 'abominable mystery'. *American Journal of Botany* 96 (1): 5-21.

- FRIEDMAN, W.E., & S.K. FLOYD. 2001. The origin of flowering plants and their reproductive biology- a tale of two phylogenies. *Evolution* 55 (2): 217-231.
- FRIEDMAN, W.E., E.N. MADRID & J.H. WILLIAMS, 2008. Origin of the fittest and survival of the fittest: relating female gametophyte development to endosperm genetics. *Int. J. Plant. Sci* 169 (1): 79-92.
- FRIIS, E.M., PEDERSEN, K.R., CRANE, P.R., 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232: 251-293.
- FRIIS, E.M., K.R. PEDERSEN & P.R. CRANE, 2010. Diversity in obscurity: fossil flowers and the early history of angiosperms. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 365: 369-382.
- FUKUHARA, T. & S. TOKUMARU. 2014. Inflorescence dimorphism, heterodichogamy and thrips pollination in *Platycarya strobilacea* (Juglandaceae). *Annals of Botany* 113: 467-476.
- FURNESS, C.A. & P.J. RUDALL. 1999. Inaperturate pollen in monocotyledons. *Int. J. Plant Sci.* 160 (2): 395-414.
- GARCÍA-VERDUGO, C., B.G. BALDWIN, M.F. FAY & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 2014. Life history traits and patterns of diversification in oceanic archipelagos: a meta-analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society* 174 (3): 334-348.
- GAVRILETS, S. & J.B. LOSOS. 2009. Adaptive Radiation: Contrasting theory with data. *Science* 323: 732-737.
- GIBBS, P.E. 1988. Self- Incompatibility mechanisms in flowering plants: some complications and clarifications. *Lagascalia* 15: 17-28.
- GIBBS, P.E. 2014. Late-acting self-incompatibility. The pariah breeding system in flowering plants. *New Phytologist* 203: 717-734.
- GIBBS, P.E., & M.B. BIANCHI. 1999. Does late-acting self-incompatibility (LSI) show family clustering? Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cynanchoides* and *Tabebuia nodosa*. *Annals of Botany* 84: 449-457.
- GIRÁLDEZ, X. on line. *Ruscus* L. In *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Vol. XX. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- GITZENDANNER, M.A. & SOLTIS. P.S. 2000. Patterns of genetic variation in rare, and widespread plant congeners. *Amer. J. Bot.* 87 (6): 783-792.
- GIVNISH, T.J. 2010. Ecology of plant speciation. *Taxon* 59 (5): 1326-1366.
- GIVNISH, T.J. 2015. Adaptive radiation versus radiation and explosive diversification: why conceptual distinctions are fundamental to understanding evolution. *New Phytol.* 207: 297-303.
- GLEISER, G. & M. VERDÚ. 2005. Repeated evolution of dioecy from androdioecy in *Acer*. *New Phytologist* 165 (2): 633-640.
- GLEISER, G., M. VERDÚ, J.G. SEGARRA-MORAGUES, S.C. GONZÁLEZ-MARTÍNEZ & J.R. PANNELL. 2008. Disassortative mating, sexual specialization, and the evolution of gender dimorphism in heterodichogamous *Acer opalus*. *Evolution* 62 (7): 1676-1688.
- GOLENBERG, E.M. & N.W. WEST. 2013. Hormonal interactions and gene regulation can link monoecy and environmental plasticity to the evolution of dioecy in plants. *American Journal of Botany* 100 (6): 1022-1037.

- GOLDBERG, E.E., J.R. KOHN, R. LANDE, K.A. ROBERTSON, S.A. SMITH & B. IGIC. 2010. Species selection maintains self-incompatibility. *Science* 330: 493-495.
- GONZÁLEZ PÉREZ, M.A., P.A. SOSA, E. RIVERO, E.A. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ & A. NARANJO. 2009. Molecular markers reveal no genetic differentiation between *Myrica rivas-martinezii* and *M. faya* (Myricaceae). *Annals of Botany* 103 (1): 79-86.
- GOODWILLIE, C., S. KALISZ & C.G. ECKERT. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 47-79.
- GRANT, V. 1971. *Plant Speciation*. Columbia University Press. London.
- GREIZERSTEIN, E.J., G.C. GIBERTI & L. POGGIO. 2004. Cytogenetic studies of Southern South-American *Ilex*. *Caryologia* 57 (1): 19-23.
- GROSSENBACHER, D.L., Y. BRANDVAIN, J.R. AULD, M. BURD, P.O. CHEPTOU, J.K. CONNER, A.G. GRANT, S.M. HOVICK, J.R. PANNELL, A. PAUW, T. PETANIDOU, A.M. RANDLE, R. RUBIO DE CASAS, J. VAMOSI, A. WINN, B. IGIC, J.W. BUSCH, S. KALISZ & E.E. GOLDBERG. 2017. Self-compatibility is over-represented on islands. *New Phytol.* 215 (1): 469-478.
- GUO, S.-Q., M. XIONG, C.-F. JI, Z.-R. ZHANG, D.-Z. LI & Z.-Y. ZHANG. 2011. Molecular phylogenetic reconstruction of *Osmanthus* Lour. (Oleaceae) and related genera based on three chloroplast intergenic spacers. *Plant Systematics and Evolution* 294: 57-64.
- HALADA, L. & O. ERDELSKÁ. 2005. Reproductive biology of *Ruscus hypoglossum* L. in Slovakia. *Acta Biologica Cracoviensia* 47 (1): 213-217.
- HAMRICK, J. L., Y. B. LINHART & J.B. MITTON. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 173-200.
- HAMRICK, J.L. & M.J.W. GODT. 1996. Conservation Genetic of Endemic Plant Species, in *Conservation Genetic: Case Histories from Nature*, Avise J.C. & J.L. Hamrick (eds): 281-304. Chapman & Hall. Madrid, London, Paris, New York.
- HAO, R.M., H.B. ZHAO, J.H. WANG & L.H. ZHOU. 2011. Observation and study on breeding system of wild *Osmanthus fragrans*. *Journal of Plant Resources and Environment* 20: 17-24.
- HARLEY, M.M., MORTON, C.M. & BLACKMORE S. (Eds). 2000. *Pollen and Spores: Morphology and Biology*. Kew. Great Britain.
- HELENURM, K., R. WEST & S. J BURCKHALTER. 2005. Allozyme variation in the endangered insular endemic *Castilleja grisea*. *Annals of Botany* 95 (7): 1221-1227.
- HENDERSON, S. A., N. BILLOTE & J.C. PINTAUD. 2006. Genetic isolation of Cape Verde Island *Phoenix atlantica* (Arecaceae) revealed by microsatellite markers. *Conservation Genetics* 7: 213-233.
- HEREFORD, J. 2010. Does selfing or outcrossing promote local adaptation? *American Journal of Botany* 97 (2): 298-302.
- HERENDEEN, P.S., E.M. FRIIS, K.R. PEDERSEN & P.R. CRANE. 2017. Palaeobotanical redux: revisiting the age of the angiosperms. *Nature Plants* 3 (17015).

- HERRERA, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In Lloyd, D.G. & S.C.H. Barrett (Eds), *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*: 65-87. Chapman & Hall. USA.
- HILEMAN, L.C., M.C. VASEY & V.T. PARKER. 2001. Phylogeny and biogeography of the Arbutioideae (Ericaceae): implications for the Madrean-Tethyan hypothesis. *Systematic Botany* 26 (1): 131-143.
- HILGER, H.H. & U.R. BÖHLE. 2000. *Pontechium*: a new genus disting from *Echium* and *Lobostemon* (Boraginaceae). *Taxon* 49: 737-746.
- HOHMANN, H., F. LA ROCHE, G. ORTEGA & J. BARQUIN. 1993. Plantas alimenticias y sus visitantes. *Abejas, avispas y hormigas de las Islas Canarias (Insecta: Hymenoptera: Aculeata)*: 591-712. Vol. Band II. Veröffentlichungen aus dem Übersee-Museum Bremen (Naturwissenschaften).
- HONG-WA, C. & G. BESNARD. 2013. Intricate patterns of phylogenetic relationships in the olive family as inferred from multi-locus plastid and nuclear DNA sequence analyses: A close-up on *Chionanthus* and *Noronhia* (Oleaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 67: 367-378.
- HUGUET, V., M. GOUY, P. NORMAND, J.F. ZIMPFER & M.P. FERNÁNDEZ. 2005. Molecular phylogeny of Myricaceae: a reexamination of host – symbiont specificity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34 (3): 557-568.
- HUMPHRIES, C.J. 1976. A revision of the Macaronesian genus *Argyranthemum* Webb ex Schultz Bip. (Compositae-Anthemideae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Bot.)* 5: 145-240.
- HUSSE, L., S. BILLIARD, J. LEPART, P. VERNET & P. SAUMITOU-LAPRADE. 2013. A one-locus model of androdioecy with two homomorphic self-incompatibility groups: expected vs. observed male frequencies. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 1269-1280.
- IGIC, B. & J.W. BUSCH. 2013. Is self-fertilization an evolutionary dead end? *New Phytologist* 198: 386-397.
- IGIC, B., R. LANDE & J.R. KOHN. 2008. Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences. *Int. J. Plant Sci.* 169 (1): 93-104.
- IRIONDO, J.M., A. ESCUDERO & M.J. ALBERT. 2008. Conservation of plant populations. Myths and Paradigms. In *Unity in diversity. Reflections of ecology after the legacy of Ramon Margalef*. Valladares F, Camacho A., Elosegí A., Gracia C., Estrada M., Senar J.C. & J.M Gili. (eds): 247-268. Fundación BBVA.
- ITO, M. 1998. Origin and evolution of endemic plants of the Bonin (Ogasawara) Islands. *Res. Popul. Ecol.* 40 (2): 205-212.
- JAÉN MOLINA, R., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES & BRAMWELL. 2007. Filogenia molecular del género *Parolinia* (Brassicaceae) basada en secuencias ITS. *III Congreso de Biología de la Conservación de Plantas (Libro de Resúmenes)*. Puerto De La Cruz. Tenerife: 153.
- JORDAAN, M. 2004. *Gymnosporia harveyana*. www.Plantzafrica.com. South African National Biodiversity Institute's plant information website.
- JORDAAN, M. & A.E. VAN WYK. 1999. Systematic studies in subfamily Celastroideae (Celastraceae) in southern Africa: reinstatement of the genus *Gymnosporia*. *S. Afr. J. Bot.* 65 (2): 177-181.

- JORDAAN, M. & A.E. VAN WYK. 2006. Sectional classification of *Gymnosporia* (*Celastraceae*), with notes on the nomenclatural and taxonomic history of the genus. *Taxon* 55 (2): 515-525.
- JORGENSEN, T.H. & J.M. OLESEN. 2001. Adaptive radiation of island plants: evidence from *Aeonium* (Crassulaceae) of the Canary Islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4 (1): 29-42.
- KÄFER, J., G.A. MARAIS & J.R. PANNELL. 2017. On the rarity of dioecy in flowering plants. *Mol Ecol.* 26 (5): 1225-1241.
- KALISZ, S., VOGLER, D.W., & K.M. HANLEY. 2004. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating. *Nature* 430: 884-887.
- KARRON, J.D., C.T. IVEY, R.J. MITCHELL, M.R. WITEHEAD, R. PEAKALL & A.L. CASE. 2012. New perspectives on the evolution of plant mating systems. *Annals of Botany* 109: 493-503.
- KARIYAT, R.R., J.P. SINCLAIR & E.M. GOLENBERG. 2013. Following Darwin's trail: Interactions affecting the evolution of plant mating systems. *American Journal of Botany* 100 (6): 999-1001.
- KIKUCHI, S., M. SHIBATA, H. TANAKA, H. YOSHIMARU & K. NIYAMA. 2009. Analysis of the disassortative mating pattern in a heterodichogamous plant, *Acer mono Maxim.* using microsatellite markers. II. *Plant Ecology* 204: 43-54.
- KIM, J.H., D.K. KIM, F. FOREST, M.F. FAY & M.W. CHASE. 2010. Molecular phylogenetics of Ruscaceae sensu lato and related families (Asparagales) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Annals of Botany* 106 (5): 775-790.
- KIMURA, M.K., K. SEIWA, Y. SUYAMA & N. UENO. 2003. Flowering system of heterodichogamous *Juglans ailanthifolia*. *Plant Species Biology* 18: 75-84.
- KIRK, H. & R. FREELAND. 2011. Applications and implications of neutral versus non-neutral markers in molecular ecology. *International Journal Molecular Science* 12: 3966-3988.
- KLINKHAMER P.G.L, T.J. DE JONG & R.A. WESSELINGH. 1991. Implications of differences between hermaphrodite and female flowers for attractiveness to pollinators and seed production. *Netherlands Journal of Zoology* 41 (2-3): 130-143.
- KLINKHAMER, P.G.L., T.J. DE JONG & H.W. NELL. 1994. Limiting factors for seed production and phenotypic gender in the gynodioecious species *Echium vulgare* (*Borraginaceae*). *Oikos* 71 (3): 469-478.
- KORBECKA, G. 2004. *Genetic structure and post-pollination selection in biennial plants. Tesis Doctoral* Leiden University: 96 pp. Leiden.
- KUBITZKI, K. & H. KURZ. 1984. Synchronized dichogamy and dioecy in neotropical *Lauraceae*. *Plant Systematics and Evolution* 147 (3-4): 253-266.
- LADD, P.G. 1994. Pollen Presenters in the flowering Plants, form and function. *Botanical Journal of the Linnean Society* 115 (98): 165-195.
- LARSEN, K. 1958. Comunicación preliminar sobre la citología del elemento endémico-canario. *SÆrtryk Af Botanisk Tidsskrift* 54: 167-169.
- LEACH, C. & O. MAYO. 2005. *Outbreeding Mechanisms in Flowering Plants. An evolutionary perspective from Darwin onwards*. J. Cramer. Stuttgart. Berlin.

- LECUONA-NEUMANN, R.M., I.E. LA-SERNA RAMOS, B. MENDES PÉREZ & W. WILDPRET DE LA TORRE. 1987. Contribución al estudio palinológico de la flora endémica macaronésica. *Pollen et Spores* XXIX (4): 359-390.
- LEIMU, R. 2004. Variation in the Mating System of *Vincetoxicum hirundinaria* (Asclepiadaceae) in Peripheral Island Populations. *Annals of Botany* 93 (1): 107-113.
- LEVIN, D.A. 1996. The evolutionary significance of pseudo-self-fertility. *The American Naturalist* 148 (2): 321-332.
- LEVIN, D.A., C.D. KELLEY & S. SARKAR. 2009. Enhancement of Allee effects in plants due to self-incompatibility alleles. *Journal of Ecology* 97: 518-527.
- LI, L., J. LI, J.G. ROHWER, H. VAN DER WERFF, Z.H. WANG & H.W. LI. 2011. Molecular phylogenetic analysis of the *Persea* group (Lauraceae) and its biogeographic implications on the evolution of tropical and subtropical amphy-Pacific disjunctions. *American Journal of Botany* 98 (9): 1520-1536.
- LI, Y.Q., S. DRESSLER, D.X. ZHANG & S.S. RENNER. 2009. More Miocene Dispersal Between Africa and Asia the Case of *Bridelia* (Phyllanthaceae). *Systematic Botany* 34 (3): 521-529.
- LI, Y.Q., S.X. LUO & D.X. ZHANG. 2014. Fly pollination and duodichogamy in *Bridelia stipularis* and *Cleistanthus sumatranus* (Phyllanthaceae). *Plant Species Biology* 29: e85-e92.
- LIPOW, S.R., & R. WYATT. 2000. Single gene control of postzygotic self-incompatibility in poke milkweed, *Asclepias exaltata* L. *Genetics* 154: 893-907.
- LLEDÓ, M.D., M.B. CRESPO, M.F. FAY & M.W. CHASE. 2005. Molecular phylogenetics of *Limonium* and related genera (Plumbaginaceae) : biogeographical and systematic implications. *American Journal of Botany* 92 (7): 1189-1198.
- LLOYD, D.G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *The American Naturalist* 113 (1): 67-79.
- LLOYD, D.G. & C.J. WEBB. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 34: 135-162.
- LORD, J.M., & M. WESTOBY. 2012. Accessory costs of seed production and the evolution of angiosperms. *Evolution* 66 (1): 200-210.
- LOSOS, J.B. & R.E. RICKLEFS. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457: 830-836.
- LU, P.L. & C.W. MORDEN. 2014. Phylogenetic relationships among dracaenoid genera (Asparagaceae: Nolinoideae) inferred from chloroplast DNA loci. *Systematic Botany* 39 (1): 90-104.
- LUO, S.X., D.X. ZHANG & S.S. RENNER. 2007. Duodichogamy and androdioecy in the chinese Phyllanthaceae *Bridelia tomentosa*. *American Journal of Botany* 94 (2): 260-265.
- LUTZOW-FELLING, C., D.E. GARDNER, G.P. MARKIN & C.W. SMITH. 1995. *Myrica faya*: Review of the biology, ecology, distribution, and control, including an annotated bibliography. *Technical Report* 94: 115.
- MAKI, M. 2003. Population genetics of threatened wild plants in Japan. *J Plant Res* 116: 169-174.

- MAKI, M. & H. MORITA. 1998. Genetic diversity in island and mainland populations of *Aster spathulifolius* (Asteraceae). *Int. J. Plant Sci.* 159 (1): 148-52.
- MAKI, M., T. YAMASHIRO & S. MATSUMURA. 2003. High levels of genetic diversity in island populations of the island endemic *Suzukia luchuensis* (Labiatae). *Heredity* 91 (3): 300-306.
- MAIRAL, M., L. POKORNY, J.J. ALDASORO, M. ALARCÓN & I. SANMARTÍN. 2015. Ancient vicariance and climate-driven extinction explain continental-wide disjunctions in Africa: The case of the Rand Flora. *Molecular Ecology* 24 (6): 1335-1354.
- MALEY, J. 1980. Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique: leur conséquence sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. in A.A.Balkema, Williams, M.A.J. & Faure, H. (Eds), *The Sahara and the Nile. Quaternary environments and pre-historic occupation in northern Africa*: 63-86. Rotterdam.
- MANEN, J.F. 2004. Are both sympatric species *Ilex perado* and *Ilex canariensis* secretly hybridizing? Indication from nuclear markers collected in Tenerife. *BMC Evolutionary Biology* 4:46.
- MANEN, J.F., G. BARRIERA, P.A. LOIZEAU & Y. NACIRI. 2010. The history of extant *Ilex* species (Aquifoliaceae): Evidence of hybridization within a Miocene radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 961-977.
- MARTINS, J.M., O.C.B. MOREIRA, J. SARDOS, M.GRACIETE, B. MACIEL, L. SILVA & M.M.T. MOURA. 2013. Population genetics and conservation of the Azorean tree *Picconia azorica*. *Biochemical Systematics and Ecology* 49: 135-143.
- MARTINS, J., H. COSTA, O. MOREIRA, E. BRITO DE AZEVEDO, M.M.T. MOURA & L. SILVA. 2015. Distribution and conservation status of the endangered Azorean tree *Picconia azorica*. *International Journal of Biological Sciences and Applications* 2 (1): 1-9.
- MARRERO RODRÍGUEZ, A., J.Y. LESQUEF & M.A. CABRERA. 1992. Estudios previos para un programa de rescate genético de *Limonium dendroides* Svent. *Botánica Macaronésica* 19-20: 3-14.
- MARTÍNEZ-PALLÉ, E. & G. ARONNE. 1999. Flower development and reproductive continuity in Mediterranean *Ruscus aculeatus* L. (Liliaceae). *Protoplasma* 208: 58-64.
- MELSER, C., A. BIJLEVELD & P.G.L. KLINKHAMER. 1999. Late-acting inbreeding depression in both male and female function of *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Heredity* 83: 162-170.
- MENDOZA-HEUER, I. 1987. Makaronesische endemiten: zur blütenbiologie von *Plocama pendula* Ait. (Rubiaceae). *Bauhinia* 8 (4): 235-241.
- MIDWAY, S.R. & A.C. HODGE. 2012. Carlquist revisited: history, success, and applicability of a natural history model. *Biol Philos* 27 : 497-520.
- MITCHELL, C.H. & P.K. DIGGLE. 2005. The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. *American Journal of Botany* 92 (7): 1068-1076.
- MIGNOT, A., C. HOSS, I. DAJOZ, C. LEURET, J.P. HENRY, J.M. DREUILLAUX, E. HEBERLE-BORS & I. TILL-BOTTRAUD. 1994. Pollen aperture polymorphism in the Angiosperms: importance, possible causes and consequences. *Acta. Bot. Gallica* 141: 109-122.

- MORA-VICENTE, S. 2006. *Contribuciones al estudio de los tajinastes. Biología reproductiva, morfología, diversidad genética y estado de conservación de algunos endemismos canarios del género Echium L.* Tesis Doctoral Universidad Autónoma de Madrid: 579 pp. Madrid.
- MORA-VICENTE, S., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES-HERNÁNDEZ & J.E. MALO. 2009. Isozyme diversity in some Canarian woody endemisms of the genus *Echium* L. (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution* 279 (1-4): 139-149.
- NICKRENT, D.L., V. MALÉCOT, R. VIDAL-RUSSELL & J.P. DER. 2010. A revised classification of Santalales. *Taxon* 59 (2): 538-558.
- NIELSEN, L. R. 2000. Natural hybridization between *Vanilla claviculata* (W. Wright) Sw. and *V. barbellata* Rchb.f. (Orchidaceae): genetic, morphological, and pollination experimental data. *Biological Journal of the Linnean Society* 133: 285-302.
- NIELSEN, L.R., R.S. COWAN, H.R. SIEGISMUND, H. ADSERSEN, M. PHILIPP & M.F. FAY. 2003. Morphometric, AFLP and plastid microsatellite variation in populations of *Scalesia divisa* and *S. incisa* (Asteraceae) from the Galápagos Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 143: 243-254.
- NILSSON, S., M. HELLBOM & W. SMOLENSKI. 2002. A reappraisal of the significance of pollen in classifications of the Gentianaceae. *Grana* 41(2): 90-106.
- NOGALES, M., E.C. HERNÁNDEZ & F. VALDÉS. 1999. Seed dispersal by common ravens *Corvus corax* among island habitats (Canarian Archipelago). *Ecoscience* 6 (1): 56-61.
- OJEDA, I., A. SANTOS- GUERRA, R. JAÉN MOLINA, F. OLIVA TEJERA, J. CAUJAPÉ-CASTELLS & Q.C.B. CRONK. 2012. The origin of bird pollination in Macaronesian *Lotus* (Loteae, Leguminosae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 306-318.
- OLANGUA-CORRAL, M. 2016. *El género Argyranthemum Webb ex Sch.Bip. (Asteraceae-Anthemideae) en Gran Canaria. Evaluación de la biodiversidad, biología reproductiva y viabilidad de sus poblaciones naturales*, 467 pp. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Gran Canaria.
- OLANGUA-CORRAL, M., J. PÉREZ DE PAZ, R.FEBLES & O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2015. Secretos no confesados sobre la biología reproductiva de los emblemáticos dragos canarios, *Dracaena draco* L y *D. tamaranae*. VII Congreso de Biología de la Conservación de Plantas. Vitoria-Gasteiz, 30 Septiembre-2 Octubre. Libro de Resúmenes: 45. Álava.
- OLESEN, J.M., A. VALIDO & Y.L. DUPONT. 2002. Polinización de plantas canarias. *El Indiferente* 13: 18-29.
- OLESEN, J.M., Y.L. DUPONT, B.K. EHLERS, A. VALIDO & D.M. HANSEN. 2005. Heterostyly in the Canarian endemic *Jasminum odoratissimum* (Oleaceae). *Nordic Journal of Botany* 23: 537-539.
- OLIVA TEJERA, F., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. NARANJO SUÁREZ, J. NAVARRO DÉNIZ, J.R. ACEBES GINOVÉS & D. BRAMWELL. 2004. Variación genética de los *Lotus* l. (Fabaceae: Loteae) de pinar en Gran Canaria. *Botánica Macaronésica* 25: 31-52.

- OLIVA TEJERA, F., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. NARANJO SUÁREZ, J. NAVARRO DÉNIZ & J.R. ACEBES-GINOVÉS. 2005. Population genetic differentiation in taxa of *Lotus* (Fabaceae: Loteae) endemic to the Gran Canaria pine forest. *Heredity* 94 (2): 199-206.
- OLIVA TEJERA, F., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. NAVARRO DÉNIZ, J. A. REYES-BETANCORT, S. SCHOLZ, BACCARANI-ROSAS & N. CABRERA GARCÍA. 2006. Patterns of genetic divergence of three Canarian endemic *Lotus* (Fabaceae): implications for the conservation of the endangered *L. kunkelii*. *American Journal of Botany* 93 (8): 1116-1124.
- ORTEGA, J. 1977. Citogenética del género *Lotus* en Macaronesia. I. Números de Cromosomas. *Botánica Macaronésica* 1 (1976): 17-24.
- ORTEGA, J. 1979. Citogenética del género *Lotus* en Macaronesia. III. Variación en el contenido de glucósidos cianogénicos en *Lotus* de las islas Canarias y Madeira. *Botánica Macaronésica* 5: 9-19.
- OWENS, S.J. 1985. Seed Set in *Lotus berthelotii* Masferrer. *Annals of Botany* 55 (6): 811-814.
- OYAMA, R.K., S.M VOLZ & S.S. RENNER. 2009. A sex-linked SCAR marker in *Bryonia dioica* (Cucurbitaceae), a dioecious species with XY sex-determination and homomorphic sex chromosomes. *J. Evol. Biol.* 22: 214-224.
- PADILLA, D.P., A GONZÁLEZ-CASTRO & M. NOGALES. 2012. Significance and extent of secondary seed dispersal by predatory birds on oceanic islands: the case of the Canary archipelago. *Journal of Ecology* 100: 416-427.
- PANG, C.C. & R.M.K. SAUNDERS. 2014. The evolution of alternative mechanisms that promote outcrossing in Annonaceae, a self-compatible family of early-divergent angiosperms. *Botanical Journal of the Linnean Society* 174: 93-109.
- PANNELL, J.R. 2002. The evolution and maintenance of androdioecy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 397-425.
- PANNELL, J.R. 2005. Phenotypic plasticity and a functional vs genetic perspective of plant gender. *New Phytologist* 168: 499-503.
- PANNELL, J.R. 2009. Mating-system evolution: genes from a bottleneck. *Current Biology* 19 (9): R369-R370.
- PANNELL, J.R., 2015. Evolution of the mating system in colonizing plants. *Molecular Ecology* 24 (9): 2018-2037.
- PANNELL, J.R. 2017. Plant Sex Determination. *Current Biology* 27: R191-R197.
- PANNELL, J. R. & M. VERDÚ. 2006. The evolution of gender specialization from dimorphic hermaphroditism: paths from heterodichogamy to gynodioecy and androdioecy. *Evolution* 60: 660-673.
- PANNELL, J.R. & M. VOILLEMOT. 2015. Plant mating systems: female sterility in the driver's seat. *Current Biology* 25: R490-R514.
- PANNELL, J.R., J.R. AULD, Y. BRANDVAIN, M. BURD, J.W. BUSCH, P-O. CHEPTOU, J.K. CONNER, E.E. GOLDBERG, A-G. GRANT, D.L. GROSSENBACHER, S. M. HOVICK, B. IGIC, S. KALISZ, T. PETANIDOU, A.M. RANDLE, R. RUBIO DE CASAS, A. PAUW, J.C. VAMOSI, & A.A. WINN. 2015. The scope of Baker's law. *New Phytologist* 208: 656-667.

- PÉREZ DE PAZ, J. 1977. Contribución al atlas palinológico de endemismos canario-macaronésicos 1. *Botánica Macaronésica* 2 (1976): 75-80.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1978. Contribución al Atlas palinológico de endemismos Canario-Macaronésicos 2. *Botánica Macaronésica* 3 (1977): 35-39.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1993. *Diversidad polínica, sistemática, evolución y biogeografía del género Echium L. en Macaronesia y del género Lobostemon Lehm. (Boraginaceae)*. Tesis doctoral. Departamento de Biología Vegetal (Botánica). Universidad de La Laguna, Tenerife.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1998. Diversidad polínica y taxonomía numérica del género *Echium* L. (Boraginaceae) en Macaronesia. *Botánica Macaronésica* 23 (1996): 47-81.
- PÉREZ DE PAZ, J. 2002. La biología reproductiva. Importancia y tipos de estudios. In A. Bañares-Baudet (Ed), *Biología de la conservación de plantas amenazadas*: 71-132. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid.
- PÉREZ DE PAZ, J. & C. PARDO. 1994. Affinités palynologiques entre la genre *Echium* L. (sect. Gigantea, Decaisnea, Simplicia, Auberiana) et *Lobostemon* Lehm. (Boraginaceae). *Acta Bot. Gallica* 141 (2): 243-255.
- PÉREZ DE PAZ, J. & J. CAUJAPÉ- CASTELLS. 2013. A review of the allozyme data set for the Canarian endemic flora: causes of the high genetic diversity levels and implications for conservation. *Annals of Botany* 111: 1059-1073.
- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES & D. BRAMWELL. 1997. Memoria del proyecto de Investigación del Gobierno Autónomo Canario 94/2666. Estudio de la biodiversidad y biología reproductiva de endemismos canarios para su conservación. Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo. Las Palmas de Gran Canaria. Islas Canarias.
- PÉREZ DE PAZ, J., O. FERNÁNDEZ-PALACIOS & R. FEBLES. 2009. Polimorfismos y series polínicas en el género canario *Parolinia* y parientes continentales *Diceratella* y *Morettia* (Matthioleae-Brassicaceae). Significado biológico y filogenético. In Beltrán Tejera E., Afonso-Carrillo J., García Gallo A. & O. Rodríguez Delgado (Eds), *Homenaje al Prof. Dr. Wolfredo Wildpret de La Torre*. Instituto de Estudios Canarios 78: 309-327. La Laguna, Tenerife. Islas Canarias.
- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS ACOSTA & M. OLANGUA CORRAL. 2013a. Sexual systems in canarian flora. Evolutionary pathways to gender dimorphism and dioecy. In Caujape-Castells J, Nieto Feliner G, Fernández Palacios JM (Eds), *Proceedings of the Amurga international conferences on island biodiversity 2011*: 78-89. Fundacion Canaria Amurga-Maspalomas. Las Palmas de Gran Canaria, Spain.
- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS & M. OLANGUA-CORRAL. 2013b. Evolución y vías de acceso a la dioecia en la Flora Canaria: *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae) un ejemplo desde heterodicoгамия y androdioecia. *Vieraea* 41: 269-292.
- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, M. OLANGUA, Á. MARRERO, C. HARROUNI & F. MSANDA. 2015a. Los dragos de Canarias y sus parientes. Leyenda y ciencia. *Floramac 2015: Congreso Internacional de Flora Macaronésica. Las Palmas de Gran Canaria, 23-27 de marzo*. Libro de Resúmenes: 83. Las Palmas.

- PÉREZ DE PAZ, J., O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R. FEBLES, & P. ROMERO MARIQUE. 2015b. Salvando a *Limonium dendroides* Svent. Desde la biología reproductiva, con amor. In *VII Congreso de Biología de la Conservación de Plantas. Vitoria-Gasteiz, 30 Septiembre-2 Octubre*. Libro de Resúmenes: 44. Álava.
- PÉREZ DE PAZ, J., C. ORTEGA, R. FEBLES, J. GARCÍA MEDINA & I. NOGALES. 2015c. *Kunkeliella canariensis*, hemiparásito y nuevo caso de ginodioecia en las islas canarias. Conservación. In *VII Congreso de Biología de la Conservación de Plantas. Vitoria-Gasteiz. 30 Septiembre-2 Octubre*. Libro de Resúmenes: 97. Álava.
- PÉREZ DE PAZ, J., N. DÍAZ-LUIS, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R. FEBLES HERNÁNDEZ & M. LÓPEZ DARIAS, 2016. Biología floral de la retama del Teide. Memoria 2 Final del Proyecto del Parque Nacional del Teide *Estudio de la Biología Reproductiva de la retama del Teide (Spartocytisus supranubius). Efectos de la abeja doméstica (Apis mellifera)*. Diciembre 2016.
- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS & M. OLANGUA-CORRAL. 2017. MACFLOR. Atlas Macaronésico de Biología Reproductiva y aplicaciones a la conservación. Marcadores de vigor y amenaza con análisis genéticos de paternidad. In *VIII Congreso de Biología de la Conservación de Plantas, Ciudad Universitaria, Madrid 4-7 de Julio*. Libro de Resúmenes: 146. SEBICOP. Madrid.
- PÉREZ-MÉNDEZ, N., P. JORDANO & A. VALIDO. 2015. Downsized mutualisms: Consequences of seed dispersers' body-size reduction for early plant recruitment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 151-159.
- PÉREZ-MÉNDEZ, N., P. JORDANO, C. GARCÍA & A. VALIDO. 2016. The signatures of Anthropocene defaunation: cascading effects of the seed dispersal collapse. *Scientific Reports* 6 (24820): 1-9.
- PÉREZ-MÉNDEZ, N., P. JORDANO & A. VALIDO. 2017. Persisting in defaunated landscapes: reduced plant population connectivity after seed dispersal collapse. *Journal of Ecology* 00. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12848>: 1-12.
- PETANIDOU, T., R.C. GODFREE, D.S. SONGA, A. KANTSA, Y.L. DUPONT & N.M. WASER. 2012. Self-compatibility and plant invasiveness: Comparing species in native and invasive ranges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 3-12.
- PICKUP, M. & A. G. YOUNG. 2008. Population size, self-incompatibility and genetic rescue in diploid and tetraploid races of *Rutidosia leptorrhynchoides* (Asteraceae). *Heredity* 100: 268-274.
- POZHIDAEV, A.E. 2000. Pollen variety and aperture patterning. In Harley M., Morton C. M. & S. Blackmore (Eds), *Pollen and Spores: Morphology and Biology*: 205-225. Royal Botanic Gardens, Kew. Great Britain.
- PROCTOR, M., P. YEO & A. LACK. 1996. *The Natural History of Pollination*. 479pp. Harper Collins Publishers. London.
- PUFF, C. 1982. The limitation of the tribe Anthospermeae and its affinities to the Paederieae (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 84 (4): 355-377.
- RADUSKI, A.R., E.B. HANEY & B. IGIC. 2012. The expression of self-incompatibility in Angiosperms is bimodal. *Evolution* 66 (4): 1275-1283.

- RAMÍREZ, N. & J.M. NASSAR. 2017. Breeding systems in Angiosperms: novel inferences from a new analytical approach. *Plant Syst Evol* 303: 119-137.
- RAMOS, 2014 (coordinadora). Memoria del Plan de Recuperación de la especie vegetal yerbamuda de Jinámar (*Lotus kunkelii*). <http://cabildo.grancanaria.com/plan-de-recuperacion-de-la-especie-vegetal-yerbamuda-de-jinamar>.
- REED, D.H. & R. FRANKHAM. 2001. How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? a meta-analysis. *Evolution* 55 (6): 1095-1103.
- RENNER, S.S. 2001. How common is heterodichogamy? *Trends in Ecology & Evolution* 16 (11): 595-597.
- RENNER, S.S. 2014. The relative and absolute frequencies of Angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany* 101 (10): 1588-1596.
- RENNER, S.S. 2016. Pathways for making unisexual flowers and unisexual plants: Moving beyond the “two mutations linked on one chromosome” model. *American Journal of Botany* 103 (4): 587-589.
- RENNER, S.S., L. BEENKEN, G.W. GRIMM, A. KOCYAN & R.E. RICKLEFS. 2007. The evolution of dioecy, heterodichogamy, and labile sex expression in *Acer*. *Evolution* 61 (11): 2701-2719.
- RESSAYRE, A., C. RAQUIN, A. MIGNOT, B. GODELLE & P.H. GOUYON. 2002. Correlated variation in microtubule distribution, callose deposition during male post-meiotic cytokinesis, and pollen aperture number across *Nicotiana* species (Solanaceae). *American Journal of Botany* 89 (3): 393-400.
- REYES-BETANCORT, J.A. & A. SANTOS-GUERRA. 2010. *Gymnosporia cryptopetala* Reyes-Bet. & Santos (Celastraceae), a new species from the Canary Islands. *Candollea* 65 (2): 189-196.
- RICHARDS, A.J. 1997. *Plant Breeding Systems*. Chapman & Hall. London.
- RIGUEIRO, C., J. M. ARROYO, A. VALIDO & P. JORDANO. 2009. Isolation and characterization of 13 microsatellite loci for *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae). *Molecular Ecology Resources* 9: 1497-1500.
- ROBSON, N. 1965. *New and little known species from the Flora Zambesiaca area. XVI Taxonomic and nomenclatural notes on Celastraceae*. Boletim dam Sociedade Broteriana XXXIX (2 .A SÉRIE), 413 pp.
- ROBBRECHT, E. 1982. Pollen morphology of the tribes Anthospermeae and Paederieae (Rubiaceae). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 52: 349-366.
- RODRÍGUEZ-RIAÑO, T., A. ORTEGA-OLIVENCIA & J.A. DEVESA. 1999. Reproductive biology in two Genisteae (Papilionoideae) endemic of the western Mediterranean region: *Cytisus striatus* and *Retama sphaerocarpa*. *Can. J. Bot.* 77: 809-820.
- RODRÍGUEZ-RIAÑO, T., A. ORTEGA OLIVENCIA & J.A. DEVESA. 2004. Reproductive biology in *Cytisus multiflorus* (Fabaceae). *Ann. Bot. Fennici* 41: 179-188.
- ROHWER, J.G., J. LI, B. RUDOLPH, S.A. SCHMIDT, H. VAN DER WERFF & H.W. LI. 2009. Is *Persea* (Lauraceae) monophyletic? Evidence from nuclear ribosomal ITS sequences. *Taxon* 58 (4): 1153-1167.

- ROMERO PÉREZ, P.H., 2015. Valoración del estado de las poblaciones naturales de *Limonium dendroides* y Prácticas de acodado en vivero. Actuaciones en especies con planes de recuperación aprobados o redactados del CEAC o prioritarias para Europa y Red Natura 2000". Gobierno de Canarias: 18 pp.
- ROUTLEY, M B., R.I. BERTIN & B.C. HUSBAND, 2004. Correlated evolution of dichogamy and self-incompatibility: a phylogenetic perspective. *Int. J. Plant Sci.* 165 (6): 983-993.
- RUDALL, P.J. 2013. Identifying key features in the origin and early diversification of angiosperms. *Annu. Plant Rev.* 45: 163-188.
- RUDALL, P.J. & G. CAMPBELL. 1999. Flower and pollen structure of Ruscaceae in relation to Aspidistreae and other Convallariaceae. *Flora* 194: 201-214.
- RUDALL, P.J., J.G. CONRAN & M.W. CHASE. 2000. Systematics of Ruscaceae/Convallariaceae: a combined morphological and molecular investigation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 73-92.
- SAGE, T.L., R.I. BERTIN & E.G. WILLIAMS. 1994. Ovarian and other late-acting self-incompatibility systems. In Williams E.G., A.E. Clarke & R.B. Knox (Eds), *Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants*: 116-140. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- SAGE, T.L., K. HRISTOVA-SARKOVSKI, V. KOEHL, J. LYEW, V. PONTIERI, P. BERNHARDT, P. WESTON, S. BAGHA & G. CHIU. 2009. Transmitting tissue architecture in basal-relictual angiosperms: Implications for transmitting tissue origins. *American Journal of Botany* 96 (1): 183-206.
- SAKAI, A.K. & S.G. WELLER. 1999. Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants: Review of Terminology, Biogeographic Patterns, Ecological Correlates, and Phylogenetic Approaches. In Geber, M.A., Dawson T.E. & Delph L.F. (eds), *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*: 1-31. Springer-Verlag. Heidelberg, Berlin. Germany.
- SAKAI, A.K., W.L. WAGNER, D.M. FERGUSON & D.R. HERBST. 1995. Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian Flora. *Ecology* 76 (8): 2530-2543.
- SAKAI, A.K., WELLER S.G., WAGNER W.L, SOLTIS P.S. & SOLTIS D.E. 1997. Phylogenetic perspectives on the evolution of dioecy: adaptive radiation in the endemic Hawaiian genera *Schiedea* and *Alsiniidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae). In T.J. Givnish & Sytsma K.J. (Eds), *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*: 455-473. Cambridge University Press. USA.
- SAMPSON, F.B. 2000. Pollen diversity in some modern Magnoliids. *Int. J. PLant. Sci* 161 (6 Supp.): S139-S210.
- SAMPSON, F.B. 2007. Variation and similarities in pollen features in some basal angiosperms, with some taxonomic implications. *Plant Systematics and Evolution* 263 (1-2): 59-75.
- SANDRAL, G., M.V. REMIZOWA & D.D. SOKOLOFF. 2006. A taxonomic survey of *Lotus* section *Pedrosia* (Leguminosae, Loteae). *Wulfenia* 13: 97-192.

- SANMARTÍN I., C.L. ANDERSON, M.L. ALARCÓN, F. CRONQUIST & J.J. ALDASORO. 2010. Bayesian island biogeography in a continental setting: the Rand Flora case. *Biology Letters* 6: 703-707.
- SATO, T. 2002. Phenology of sex expression and gender variation in a heterodichogamous maple, *Acer japonicum*. *Ecology* 83 (5): 1226-1238.
- SAUMITOU-LAPRADE, P., P. VERNET, C. VASSILIADIS, HOAREAU, J. DE MELO, B. DOMMÉE & J. LEPART. 2010. A self-incompatibility system explains high male frequencies in an androdioecious plant. *Science* 327: 1648-1650.
- SAUQUET, H., M. VON BALTHAZAR, S. MAGALLÓN, J.A. DOYLE, P.K. ENDRESS, E.J. BAILES, E. BARROSO DE MORAIS, K. BULL-HERENU, L. CARRIVE, M. CHARTIER, G. CHOMICKI, M. COIRO, R. CORNETTE, J.H.L. EL OTTRA, C. EPICOCO, C.S.P. FOSTER, F. JABBOUR, A. HAEVERMANS, T. HAEVERMANS, R. HERNÁNDEZ, S.A. LITTLE, S. LÓFSTRAND, J.A. LUNA, J. MASSONI, S. NADOT, S. PAMPERL, C. PRIEU, E. REYES, P. DOS SANTOS, K.M. SCHOONDERWOERD, S. SONTAG, A. SOULEBEAU, Y. STAEDLER, G.F. TSCHAN, A. WING-SZE LEUNG & J. SCHONENBERGER. 2017. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Communications*, 8:16047. DOI: 10.1038.
- SCHLESSMAN, M.A., L.B. VARY, J. MUNZINGER & P.P. LOWRY II. 2014. Incidence, correlates, and origins of dioecy in the island flora of New Caledonia. *Int. J. Plant Sci.* 175 (3): 271-286.
- SCORA, R.W. & B.O. BERGH. 1992. Origin of and taxonomic relationships within the genus *Persea*. *Proc. of second world avocado congress*: 505-514.
- SEAVEY, S.R. & K.S. BAWA. 1986. Late-Acting Self-Incompatibility in Angiosperms. *The Botanical Review* 52 (2): 195-219.
- SEDLACEK, J., B. SCHMID, D. MATTHIES & M. ALBRECHT. 2012. Inbreeding depression under drought stress in the rare endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *PLoS One* 7 (10): e47415.
- SEEHAUSEN, O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology & Evolution* 19 (4): 198-207.
- SELBACH-SCHNADELBACH, A., S. SMITH CAVALLI, J.F. MANEN, G.C. COELHO & T. TEIXEIRA DE SOUZA-CHIES. 2009. New information for *Ilex* phylogenetics based on the plastid *psbA-trnH* intergenic spacer (Aquifoliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 159 (1): 182-193.
- SHANG, H., Y.B. LUO & W.N. BAI. 2012. Influence of asymmetrical mating patterns and male reproductive success on the maintenance of sexual polymorphism in *Acer pictum* subsp. *mono* (Aceraceae). *Molecular Ecology* 21: 3869-3878.
- SHIBATA, M., S. KIKUCHI, H. TANAKA, M. SUEYOSHI, H. YOSHIMARU & K. NUYAMA. 2009. Effects of population density, sex morph, and tree size on reproduction in a heterodichogamous maple, *Acer mono*, in a temperate forest of Japan. I. *Ecological Research* 24: 1-9.
- SHYKOFF, J. A., S. O. KOLOKOTRONIS, C. L. COLLIN, and M. LÓPEZ-VILLAVICENCIO. 2003. Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis. *Oecologia* 135: 1-9.

- SIMMONS, M.P., J.J. CAPPA, R.H. ARCHER, A.J. FORD, D. EICHSTEDT & C.C. CLE-
VINGER. 2008. Phylogeny of the Celastrae (Celastraceae) and the relationships of
Catha edulis (qat) inferred from morphological characters and nuclear and plastid
genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48 (2): 745-757.
- SINCLAIR, J.P., G.D. MAXWELL & D.C. FREEMAN. 2013. Consanguineous mating,
specialization, and the environment: How multiple variable interactions affect the evo-
lution of dioecy. *American Journal of Botany* 100 (6): 1038-1049.
- SNYDER, J.M. & J.H. RICHARDS. 2005. Floral phenology and compatibility of saw-
grass, *Cladium jamaicense* (Cyperaceae). *American Journal of Botany* 92 (4): 736-743.
- SOLTIS, P.S. & D.E. SOLTIS. 2014. Flower Diversity and Angiosperm Diversification.
Methods in Molecular Biology 1110: 85-102.
- SOLTIS, D.E., C.D. BELL, S. KIM & P.S. SOLTIS. 2008. Origin and Early Evolution of
Angiosperms. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1133: 3-25.
- SOLTIS, D.E., SMITH, S.A., CELLINESE N., WURDACK, K.J. & TANK, D.C. 2011.
Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *American Journal of Botany* 98 (4):
704-730.
- SØNDERBERG BROK, C. & H. ADSERSEN. 2007. Morphological variation among po-
pulations of *Lecocarpus* (Asteraceae) on the Galápagos Islands. *Botanical Journal of
the Linnean Society* 154 (4): 523-544.
- SONG, J.H., M.K. OAK & S.P. HONG. 2016. Morphological traits in an androdioecious
species, *Chionanthus retusus* (Oleaceae). *Flora* 223: 129-137.
- SOSA, P.A., A. NARANJO CIGALA, F.J. PÉREZ TORRADO, M.C. CABRERA SAN-
TANA & E. FRANQUIZ ALEMÁN. 2012. Fósiles de palmeras en Gran Canaria.
Www.Ulpgc.Es.
- SOSA P.A., L. CURBELO, P. RODRÍGUEZ, P.L. PÉREZ DE PAZ, A. ACEVEDO3 & Á.
PALOMARES. 2015. Relaciones genéticas del género *Kunkeliella* en Canarias. Bus-
cando una nueva especie para conservarla. In *VII Congreso de Biología de la Conser-
vación de Plantas*. Vitoria-Gasteiz. 30 Septiembre-2 Octubre. Libro de Resúmenes: 33.
Álava.
- SOTO-TREJO, F., J.K. KELLY, J.K. ARCHIBALD, M.E. MORT, A. SANTOS- GUERRA
& D.J. CRAWFORD. 2013. The genetics of self-compatibility and associated floral cha-
racters in *Tolpis* (Asteraceae) in the Canary Islands. *Int. J. Plant Sci.* 174 (2): 171-178.
- SPECHT, C.D. & M.E. BARTLETT. 2009. Flower evolution: The origin and subsequent
diversification of the Angiosperm flower. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 217-243.
- SPIGLER, R.B. & T.L. ASHMAN. 2012. Gynodioecy to dioecy: are we there yet? *Annals
of Botany* 109: 531-543.
- STARR, F., K. STARR & L. LOOPE. 2003. *Morella faya*. *Www. Hear. Org. Starr Hiplants.*
Hawaii Reports: 8 pp. www.hear.org/starr/hiplants/reports.
- STEARNS, W.T. 1972. *Kunkeliella*, a new genus of Santalaceae in the Canary Islands. *Cua-
derno Botánica Canaria* 16: 11-26.
- STEVENS, P.F. 2015. Angiosperm Phylogeny Website. Version 13. Enero 2015.
<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/Stevens>, 2015.

- STUESSY, T.F., K. TAKAYAMA, P. LÓPEZ-SEPÚLVEDA & D.J. CRAWFORD. 2014. Interpretation of patterns of genetic variation in endemic plant species of oceanic islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 174 (3): 276-288.
- SUÁREZ, C., J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 2009. Genetic diversity and floral dimorphism in *Limonium dendroides* (Plumbaginaceae), a woody Canary species on the way of extinction. *Plant Systematics and Evolution* 280 (1-2): 105-117.
- SUÁREZ-RODRÍGUEZ, C. 2013. Registro fósil de *Dracaenites* Saporta en el Plioceno de Gran Canaria, islas Canarias. *Vieraea* 41: 385-388.
- SUNDBERG, M.D. 1985. Pollen of the Myricaceae. *Pollen Et Spores* XXVII (1): 15-28.
- SVENTENIUS, E.R. 1960. *Additamentum ad Floram Canariensem*, Part1. Agronomiarum Investigationem Nationale Hispanicum Institutum. Madrid.
- TAKAYAMA, K., P. LÓPEZ-SEPÚLVEDA, J. GREIMLER, D.J. CRAWFORD, P. PEÑAILILLO, M. BAEZA, E. RUIZ, G. KOHL, K. TREMETSBERGER, A. GATICA, L. LETELIER, P. NOVOA, J. NOVAK & T.F. STUESSY. 2015. Genetic consequences of cladogenetic vs. anagenetic speciation in endemic plants of oceanic islands. *AoB Plants* 7 (102): 1-16.
- TAL, O. 2009. *Acer pseudoplatanus* (Sapindaceae): Heterodichogamy and thrips pollination. *Plant Systematics and Evolution* 278 (3-4): 211-221.
- TILL-BOTTRAUD, I., P.H. GOUYON, A. RESSAYRE & B. GODELLE. 2012. Gametophytic vs. sporophytic control of pollen aperture number: A generational conflict. *Theoretical Population Biology* 82: 147-157.
- THRALL, P.H., F. ENCINAS-VISO, S.E. HOEBEE & A.G. YOUNG. 2014. Life history mediates mate limitation and population viability in self-incompatible plant species. *Ecology and Evolution* 4(6): 673-687.
- THULIN, M. 1998. *Gaillonia* (Rubiaceae- Paederieae) in Africa and Arabia. *Nordic Journal of Botany* 18 (1): 31-38.
- TORICES, R. 2014. La ecología reproductiva de las plantas: estrategias reproductivas, fuerzas ecológicas y evolutivas. *Ecosistemas* 23(3): 1-5.
- TRAVESET, A. 2001. Ecología reproductiva de plantas en condiciones de insularidad: consecuencias ecológicas y evolutivas del aislamiento geográfico. in *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*. Zamora R. & Pugnaire F.J. (Eds): 269-89. CSIC-AEET.
- TRAVESET, A., M. NOGALES, J.A. ALCOVER, J.D. DELGADO, M. LÓPEZ-DARIAS, D. GODOY, J.M. IGUAL & P. BOVER. 2009. A review on the effects of alien rodents in the Balearic (Western Mediterranean Sea) and Canary Islands (Eastern Atlantic Ocean). *Biological Invasions* 11: 1653-1670.
- TRAVESET, A., J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C. KUEFFER, P.J. BELLINGHAM, C. MORDEN & D.R. DRAKE. 2016. Introduction to the special issue: Advances in island plant biology since Sherwin Carlquist's Island Biology. *AoB Plants* 8: plv148.
- VALDÉS, B. 2012. *Echium*. In *Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*, Talavera, S.C. Andrés M. Arista M.P. Fernández Piedra M.J. Gallego P.L. Ortiz C. Romero Zarco F.J. Salgueiro S. Silvestre & A. Quintanar (Eds): 89-121. Vol XI. Real Jardín Botánico, CSCI. Madrid.

- VALIDO, A. 1999. *Ecología de la dispersión de semillas por los lagartos endémicos canarios (Gallotia, Lacertidae)*. Tesis Doctoral. 320 pp. Universidad de La Laguna, Tenerife.
- VALIDO, A. & J.M. OLESEN. 2010. Pollination on islands: examples from the Macaronesian archipelagos. In *Terrestrial Arthropods of Macaronesia. Biodiversity, Ecology and Evolution*. primera ed., Serrano, A.R.M., P.A.V. Borges, M. Boieiro & P. Oromí (Eds): 249-283. Sociedade Portuguesa de Entomologia. Lisboa.
- VALTUEÑA, F.J., T. RODRÍGUEZ-RIAÑO, F. ESPINOSA & A. ORTEGA-OLIVENCIA. 2010. Self-sterility in two *Cytisus* species (Leguminosae, Papilionoideae) due to early-acting inbreeding depression. *American Journal of Botany* 97 (1): 123-135.
- VALTUEÑA F.J., J. LÓPEZ, A. ORTEGA-OLIVENCIA, T. RODRÍGUEZ-RIAÑO & M. GONZÁLEZ. 2014. Contrasting inbreeding depression in early and late stages of the life cycle of a Mediterranean shrub, *Anagyris foetida* (Leguminosae). *Turk. J. Bot.* 38: 334-346.
- VAN CAMPO, M. 1967. Pollen and Classification. *Review of Palaeobotany and Palynology* 3: 65-71.
- VAN CAMPO, M. 1976. Patterns of pollen morphological variation within taxa. In Ferguson & Müller (eds), *The evolutionary significance of the exine*: 125-137. Linnean Society of London. Academic Press. London.
- VAN CAMPO, E. & J. SIVAK. 1991. Presence de pollens de *Dracaena* dans le Néogène Méditerranéen. *Revue de Micropaléontologie* 18 (4): 264-268.
- VARGAS, P. 2012. Angiospermas. In Vargas, P. & R. Zardoya (Eds), *El Árbol de la Vida: sistemática y evolución de los seres vivos*: 114-123. Museo de Ciencias. Madrid.
- VASSILIADIS, C., M VALERO, P. SAUMITOU-LAPRADE & B. GODELLE. 2000. A model for the evolution of high frequencies of males in an androdioecious plant based on a cross-compatibility advantage of males. *Heredity* 85 (4): 413-422.
- VERNET, P., P. LEPERCQ, S. BILLIARD, A. BOURCEAUX, J. LEPART, B. DOMMÉE & P. SAUMITOU-LAPRADE. 2016. Evidence for the long-term maintenance of a rare self-incompatibility system in Oleaceae. *New Phytologist*, 13872: 10 pp.
- VOILLEMOT, M. & PANNELL J.R. 2017. Maintenance of mixed mating after the loss of self-incompatibility in a long-lived perennial herb. *Ann Bot.* 119 (1): 177-190.
- VOLZ, S.M. & S.S. RENNER. 2008. Hybridization, polyploidy, and evolutionary transitions between monoecy and dioecy in *Bryonia* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany* 95 (10): 1297-1306.
- VOLZ, S.M. & S.S. RENNER. 2009. Phylogeography of the ancient Eurasian medicinal plant genus *Bryonia* (Cucurbitaceae) inferred from nuclear and chloroplast sequences. *Taxon* 58 (2): 550-560.
- WALLANDER, E. 2008. Systematics of *Fraxinus* (Oleaceae) and evolution of dioecy. *Plant Systematics and Evolution* 273 (1-2): 25-49.
- WALLANDER, E. 2013. Systematics and floral evolution in *Fraxinus* (Oleaceae). *Belgische Dendrologie Belge* 2012: 38-58.
- WALLANDER, E. & V. A. ALBERT. 2000. Phylogeny and classification of Oleaceae based on *rps16* and *trnL-F* sequence data. *American Journal of Botany* 87: 1827-1841.

- WALKER, J.W. & J.A. DOYLE. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: palynology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 664-723.
- WANG, B., H. ZHANG & EA. JARZEMBOWSKI. 2013. Early Cretaceous angiosperms and beetle evolution. *Frontiers in Plant Science* 4 (360): 1-6.
- WEBB, C.J. 1979. Breeding system and seed set in *Euonymus europaeus* (Celastraceae). *Plant Syst. Evol.* 132: 299-303.
- WEBB, C.J. 1999. Empirical studies: evolution and maintenance of dimorphic breeding systems. In Geber, M.A. Dawson T.E. & Delph L.F. (Eds). *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*: 61-95. Springer-Verlag. Heidelberg. Berlin. Germany.
- WELLER, S.G. & A.K. SAKAI. 1999. Using phylogenetic approaches for the analysis of plant breeding system evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 167-199.
- WELLER, S.G., A.K. SAKAI, W.L. WAGNER & D.R. HERBST. 1990. Evolution of dioecy in *Schiedea* (Caryophyllaceae: Alsinoideae) in the Hawaiian Islands: biogeographical and ecological factors. *Systematic Botany* 15 (2): 266-276.
- WELLER, S.G., A.K. SAKAI & C. STRAUB. 1996. Allozyme diversity and genetic identity in *Schiedea* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae) in the Hawaiian islands. *Evolution* 50 (1): 23-34.
- WERNER, O., R.M. ROS & A. FERNÁNDEZ. 2007. Caracterización genética de poblaciones de varias especies amenazadas en el Parque Nacional de Garajonay. *III Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 70-72.
- WODEHOUSE, R.P. 1935. *Pollen grains*. McGraw Hill Book Company. New York. 574 pp.
- WRIGHT, S.I. & S.C.H. BARRETT. 2010. The long-term benefits of self-rejection. *Science* 330: 459-460.
- WRIGHT, S.I., S. KALISZ, and T. SLOTTE. 2013. Evolutionary consequences of self-fertilization in plants. *Proc Roy Soc London Ser B Biol Sci* 280: 20130133.
- XU, Y.-C., L.-H. ZHOU, S.-Q. HU, R.-M. HAO, C.-j. HUANG & H.-B. ZHAO. 2014. The differentiation and development of pistils of hermaphrodites and pistillodes of males in androdioecious *Osmanthus fragrans* L. and implications for the evolution to androdioecy. *Plant Systematics and Evolution*, 300: 843-849.
- YE, G.Z. 1993. Study on the pollen morphology of the genus *Dracaena* (Liliaceae) in China. *Acta Botanica Yunnanica* 15 (3): 275-277.
- YEO, P.F. 1993. Secondary Pollen Presentation. Form, Function and Evolution. *Plant Systematics and Evolution*. Supplementum 6: 1-268.
- YOUNG, A. G., L.M. BROADHURST & P.H. THRALL. 2012. Non-additive effects of pollen limitation and self-incompatibility reduce plant reproductive success and population viability. *Annals of Botany* 109: 643-653.
- ZAVADA, M. S. 2007. The identification of fossil angiosperm pollen and its bearing on the time and place of the origin of angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 263 (1-2): 117-134.

Fecha de recepción: 3 de julio de 2017 / **Fecha de aceptación:** 9 de agosto de 2017