

# El papel de los polinizadores en la evolución floral: una perspectiva mediterránea

Violeta I. Simón-Porcar<sup>1,\*</sup>, Mohamed Abdelaziz<sup>2</sup>, Juan Arroyo<sup>1</sup>

(1) Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, E-41080 Sevilla, España.

(2) Departamento de Genética, Universidad de Granada, E-18071, Granada, España.

\* Autor de correspondencia: V.I. Simón-Porcar [[violetasp@us.es](mailto:violetasp@us.es)]

> Recibido el 03 de mayo de 2017 - Aceptado el 10 de octubre de 2017

**Simón-Porcar, V., Abdelaziz, M., Arroyo, J. 2018. El papel de los polinizadores en la evolución floral: una perspectiva mediterránea. *Ecosistemas* 27(2): 70-80. Doi.: 10.7818/ECOS.1433**

Los polinizadores son un determinante clave en la evolución floral a escala global. En el ámbito mediterráneo, son muchos los ejemplos de su papel en poblaciones de plantas de nuestra flora. A nivel macroevolutivo o de linajes, hay menos estudios que a nivel poblacional, pero algunos son ilustrativos. Tanto en sistemas generalistas como a través de algunas interacciones altamente especializadas, la literatura nos muestra cómo las flores mediterráneas se adaptan en diversa medida a sus polinizadores mediante el desarrollo de recompensas o el modelado de sus corolas y órganos sexuales. Por tanto, variaciones en el espectro de polinizadores causadas por el cambio global pueden tener consecuencias no solo a escala ecológica, sino también a escala evolutiva. Oponiéndose a fuerzas antagónicas y de la mano de otros factores ambientales de selección, las interacciones de polinización han captado la atención de numerosos biólogos evolutivos en nuestra región.

**Palabras clave:** alogamia; eficacia de polinización; especialización; generalización; mutualismo; recompensas

**Simón-Porcar, V., Abdelaziz, M., Arroyo, J. 2018. The role of pollinators in floral evolution: a Mediterranean perspective. *Ecosistemas* 27(2): 70-80. Doi.: 10.7818/ECOS.1433**

Pollinators are a key determinant of floral evolution on a global scale. In the Mediterranean area, there are many examples of their role in plant populations of our flora. At the macroevolutionary level, in lineages, there are fewer studies than at population level, but some are illustrative. Both in generalist systems and through some highly specialized interactions, the literature shows us how Mediterranean flowers adapt to pollinators in different ways by developing rewards or modelling their corollas and sexual organs. Hence, global change driven effects on pollinator guilds can have not only ecological, but also evolutionary consequences. Opposing antagonistic forces and other environmental selective factors, pollination interactions have captured the attention of numerous evolutionary biologists in our region.

**Key words:** allogamy; generalization; mutualism; pollination efficiency; rewards; specialization

## Los polinizadores y la evolución floral

Aunque la importancia atribuida a los polinizadores en la extraordinaria y rápida diversificación de las angiospermas ("el abominable misterio de Darwin"; [Friedman 2009](#)) ha oscilado a lo largo del tiempo, su papel es aceptado ampliamente ([Van der Niet et al. 2014](#)). Sin duda, una buena parte de la evolución de las angiospermas se debe a la evolución floral *sensu stricto*, pues pocos aspectos de un organismo están tan sujetos a la selección natural como aquellos que afectan directamente a su éxito reproductivo. [Grant \(1949\)](#) mostró que, a diferencia de los linajes polinizados por agentes abióticos, la mayoría de los rasgos que diferencian a las especies polinizadas por animales se concentran en las flores. La importancia de los polinizadores en la diversificación de las angiospermas está asimismo plasmada en el registro fósil, que indica radiaciones paralelas en las angiospermas y algunos de los grupos principales de polinizadores hacia finales del Cretácico ([Labandeira 2002](#)). Además, existe evidencia de que las tasas de diversificación han sido mayores en linajes polinizados por animales que en aquellos polinizados por agentes abióticos ([Eriksson y Bremer 1992](#); [Friedman y Barrett 2008](#)).

El resultado es que, con un número excepcional de interacciones a lo largo de su historia evolutiva ([Labandeira y Currano 2013](#)), angiospermas e insectos, el mayor grupo de polinizadores, están entre los linajes de organismos pluricelulares más diversos sobre la superficie terrestre ([Wardhaugh 2015](#)). No en vano, el 87% de las especies de angiospermas depende de los polinizadores para reproducirse ([Harder y Barrett 2006](#)) al tratarse de especies entomófilas con flores unisexuales, dicógamas, hercógamas o autoincompatibles, es decir, incapaces de autopolinizarse de forma autónoma. Este porcentaje aumenta considerablemente si sumamos las especies autógamas (con autopolinización espontánea) pero que se benefician también de los polinizadores como único medio para tener fecundación cruzada ([Kalisz et al. 2004](#)). Podemos, por tanto, decir que la interacción entre polinizadores y plantas es uno de los principales motores de biodiversidad de la Tierra.

Aunque más conocido por el gran público por sus estudios de evolución exclusivamente animal, [Darwin \(1862, 1876, 1877\)](#) también basó su teoría de la evolución por efectos de la selección natural en numerosos estudios experimentales y observaciones sobre polinización. "La Fecundación de las Orquídeas" ([Darwin 1862](#)) fue

el primer libro en el que se describieron gran cantidad de ejemplos para apoyar empíricamente la teoría de la evolución por selección natural, sentando las bases de la evolución floral. A él siguieron una larga serie de obras descriptivas de sistemas o síndromes de polinización que desembocaron en la monografía escrita por **Faegri y van der Pijl (1966)**, que abrió la vía para numerosos estudios que ponen a prueba hipótesis directamente planteadas por Darwin (e.g., **Lloyd y Barrett 1996; Harder y Barrett 2006**). Aunque la interacción entre flores y polinizadores ha sido ejemplo paradigmático de mutualismo, las visiones más modernas enfatizan la naturaleza “egoísta” de la evolución de cada interactuante (**Santamaría y Rodríguez-Gironés 2015**). La cantidad de literatura dedicada a la evolución floral mediada por polinizadores refleja la importancia de estos sistemas para nuestra comprensión de la teoría de la evolución, al ofrecernos una inigualable cantidad de oportunidades para someterla a prueba.

El papel de los polinizadores en la evolución floral parece patente no solo a nivel macroevolutivo sino también a nivel microevolutivo. Son los estudios a esta última escala los que han permitido comprender los mecanismos de selección que los polinizadores ejercen sobre las flores, en muchas ocasiones gracias a la variación espacial o temporal en el espectro de polinizadores de una especie. En definitiva, la razón última de la evolución floral mediada por polinizadores es la optimización del éxito reproductivo mediante la transferencia de polen, es decir, el aumento de la eficacia en la polinización. Para cada planta, la eficacia de polinización tiene un componente masculino (liberación de polen) y uno femenino (recepción de polen y fecundación) que varían inevitablemente en función de la identidad del visitante floral como resultado de las diferencias en su tasa de visitas y cantidad de polen transportado (el componente cuantitativo de la eficacia del polinizador) y en último extremo de la calidad del polen transportado (el componente cualitativo) (**Herrera 1987, 1989; Rodríguez-Rodríguez et al. 2013**). El “principio del polinizador más eficiente” de **Stebbins (1970)** postula que las plantas estarán polinizadas por un grupo reducido de polinizadores, seleccionado mediante caracteres florales por su gran eficiencia a la hora de aumentar el éxito reproductivo de la planta. Este postulado, apuntado por el concepto de los síndromes de polinización (**Fenster et al. 2004**) y por el hecho de que muchos de los modelos coevolutivos entre plantas y polinizadores solo consideran interacciones altamente especializadas (**Thompson 1994**), lleva implícito que las interacciones especializadas son una gran ventaja para los agentes involucrados (**Gómez y Zamora 2006**). Sin embargo, en la naturaleza predominan los sistemas de polinización generalista, en los que una especie es visitada por un amplio espectro de polinizadores funcionalmente distintos (**Waser et al. 1996; Herrera 2005**), aunque a menudo de forma variable según hábitats o regiones.

Con el objetivo final de optimizar la polinización, ya sea de modo especialista o generalista, la evolución floral conlleva en primer lugar un aumento del atractivo para los polinizadores. Entre las estrategias para conseguirlo están la coloración del periantio, la emisión de fragancias y el aumento en el tamaño floral o en el número de flores en las inflorescencias y su compactación (**Waser 1983**). Todos ellos son caracteres que han evolucionado para avisar a los polinizadores sobre la presencia de las flores, a las que acudirán en busca de recompensas. Las principales recompensas se dirigen a satisfacer necesidades alimenticias de los polinizadores; son el néctar y el polen, este último con su doble función (atractiva y reproductiva) es el protagonista central de esta historia. Algunas plantas han desarrollado estrategias para optimizar la oferta de estos recursos, como los espolones nectaríferos que favorecen la recompensa exclusiva sólo a los polinizadores más efectivos (**Whittall y Hodges 2007**), o la heteroanteria, con la que las flores limitan el despilfarro de polen fértil (**Vallejo-Marín et al. 2009**). Aparte de recompensas menos comunes, como los sitios de cría con provisión de recursos (**Dufay y Ansett 2003**) o sitios de mayor temperatura (**Herrera 1995**), entre otras, algunas plantas han evolucionado hacia sistemas complejos de engaño, como la oferta de reclamos alimenticios o sexuales falsos de las orquídeas y algunas otras especies (**Gaskett 2011**).

La siguiente tendencia evolutiva de las flores para optimizar la polinización, una vez el polinizador es atraído con éxito a la flor o la inflorescencia, es el aumento del ajuste morfológico con el polinizador. En esta línea encontramos flores cuyas formas constriñen el movimiento del polinizador durante su visita, como los tubos florales estrechos y una variedad de disposiciones, desarrollos e incluso movimientos de los órganos sexuales que limitan la autopolinización y favorecen el contacto con el cuerpo del polinizador (**Lloyd y Webb 1986; Webb y Lloyd 1986; Jesson y Barrett 2002; Armbruster et al. 2006; Sun et al. 2007**). En ocasiones, sofisticados polimorfismos sexuales intrapoblacionales y recíprocos aparecen para promover la polinización cruzada mediada por polinizadores (**Barrett 2002**).

Prácticamente todos los aspectos mencionados de la interacción mutualista entre plantas y polinizadores tienen un componente biogeográfico fuerte, determinando una gran variación espacial en la incidencia de las distintas posibilidades. Así, la cuestión de la importancia de los polinizadores en la evolución floral es difícilmente abordable a escala global, por lo que la acumulación de conocimiento exhaustivo a nivel regional es indispensable. Nuestra intención es aportar, desde una perspectiva conceptual amplia, casos de estudio de nuestra región (el Mediterráneo occidental y especialmente la península ibérica) que reflejan programas de investigación en cada uno de los aspectos relevantes sobre la evolución floral mediada por polinizadores. Primero revisaremos algunos sistemas de polinización mediterráneos con cierta especificidad: las orquídeas, con sus reclamos sexuales; *Narcissus* y la tribu Antirrhineae, con casos de buen ajuste morfológico; y *Silene* y *Chamaerops* como sistemas de polinización en criadero. A continuación, repasaremos algunas alternativas a la evolución de los sistemas especialistas en nuestra región, como las fuerzas antagónicas, la evolución floral bajo sistemas de polinización generalistas, el síndrome de la autogamia y la evolución floral mediada por agentes no polinizadores. Concluiremos con algunas ideas acerca de las perspectivas evolutivas de la flora mediterránea ante el declive actual de polinizadores. La comunidad científica española dedicada a la evolución floral es amplia y solvente, por lo que es oportuno dar a conocer el estado de la cuestión en el ámbito biogeográfico mediterráneo. Este artículo no pretende ser una revisión exhaustiva de la literatura científica producida por esta comunidad, sino un recorrido por algunos de los casos y programas de investigación que más han contribuido a que hoy tengamos algunas ideas sobre el funcionamiento y la evolución floral en respuesta a los polinizadores en una flora mediterránea paradigmática como es la de la península ibérica y sus alrededores.

## El paradigma de la especialización: Las orquídeas mediterráneas, evolución de reclamos sexuales para los polinizadores

Grupo insignia de la evolución floral mediada por polinizadores, las orquídeas, una de las mayores familias de angiospermas, debe parte de su éxito a la evolución de la polinización por engaño (**Cozzolino y Widmer 2005**). Con este sistema, las orquídeas consiguen atraer a sus polinizadores con reclamos fraudulentos que aparentan contener comida (ej. néctar) o posibilidades de apareamiento (ej. hembras de la misma especie de polinizador). Estas orquídeas han sido bien estudiadas en Italia. El género *Ophrys* es el más diverso de todos los géneros de orquídeas mediterráneas y se poliniza casi exclusivamente mediante reclamos sexuales. Así, sus polinizadores son casi siempre abejas solitarias macho que pseudocopulan con las flores, atraídas por las grandes cantidades de compuestos aromáticos que éstas emiten, que imitan a sus feromonas, y por sus corolas que imitan la morfología de las abejas (**Schiestl y Cozzolino 2008**). Este tipo de polinización parece ser altamente específico; por ejemplo, **Xu et al. (2011)** hicieron un experimento de rastreo de polen en dos especies de *Ophrys* simpátricas y muy emparentadas y mostraron que hasta el 98% de las transferencias de polen ocurrían dentro de cada especie debido a la acción de distintos polinizadores en cada una. Así, los polinizadores

parecen tener un papel muy importante en la especiación del género (pero véase Devey et al. 2008). A nivel macroevolutivo, Breitkopf et al. (2015) mostraron que la diversificación de *Ophrys* en el Pleistoceno coincidió con la rápida diversificación de algunos polinizadores y se fundamentó por tanto en la explotación de nuevos grupos de insectos, incluyendo muchas especies de abejas ligeramente diferentes en sus feromonas sexuales. A nivel microevolutivo *Ophrys sphegodes* (Fig. 1A) presenta distintos ecotipos de polinización adaptados en sus olores a la variación en el espectro de polinizadores entre distintas poblaciones de la especie (Breitkopf et al. 2013).

La funcionalidad de los reclamos sexuales para una polinización eficaz es evidente cuando se comparan estas orquídeas con las orquídeas con reclamos alimenticios (Scopece et al. 2010). Su mayor especificidad garantiza a las orquídeas con reclamos sexuales una mayor eficacia de polinización. Este hecho les permite a su vez invertir menos energía en recursos florales, lo que les podría haber ayudado a su mayor éxito en el Mediterráneo (Scopece et al. 2015). La menor diversidad de las orquídeas mediterráneas con reclamos alimenticios podría por su parte deberse a su falta de especificidad en la polinización (Cozzolino et al. 2005) y a su diferenciación basada en barreras postcigóticas (Cozzolino et al. 2004; Scopece et al. 2007), que podrían ser menos efectivas en el aislamiento reproductivo de especies cercanas (Cozzolino y Scopece 2008).

### Polinización precisa sin especificidad: la evolución en la posición de los órganos sexuales en *Narcissus*

La eficacia de la polinización depende de cómo el visitante floral interactúa con los órganos sexuales de la flor, algo enormemente determinado por su ajuste morfológico y temporal. La consecuencia directa es la gran fuerza de selección sobre la posición y desarrollo de los órganos sexuales dentro de la flor. La evolución ha hecho que la mayoría de las angiospermas presente el estigma por encima de las anteras, un estado denominado hercogamia de aproximación que asegura el contacto primero del estigma con el cuerpo del polinizador cuando éste entra en la flor en busca de polen o néctar, a la vez que evita la interferencia entre los órganos sexuales de la flor y por tanto promueve la polinización cruzada (Webb y Lloyd 1986). La hercogamia reversa, donde el estigma se sitúa por debajo de las anteras, es menos frecuente, aunque también evita la interferencia entre los órganos sexuales de la flor, mientras que la homostilia, donde estigma y anteras se encuentran al mismo nivel, podría responder a un necesario aumento de la autogamia en determinadas circunstancias, como la falta de polinizadores (véase sección más abajo).

Un problema de las plantas hercógamas frente a las homostilas es la pérdida de eficacia en la transferencia de polen entre individuos, algo motivado por la separación de las zonas de contacto de las anteras y el estigma de las flores en el cuerpo del polinizador. La respuesta evolutiva a este problema la encontramos en las plantas con hercogamia recíproca o heterostilia, donde dos o más morfos florales, con hercogamia de aproximación y reversa, respectivamente, coexisten dentro de una población. *Linum*, *Lithodora*, *Glandora* y *Narcissus* son algunos de los géneros ibéricos donde la evolución de este mecanismo ha sido estudiada. Dentro de ellos, es destacable el ejemplo que *Narcissus papyraceus* ofrece sobre el papel de los polinizadores en el funcionamiento de estos polimorfismos estilares (Fig. 1B). En esta especie con dimorfismo estilar, una condición similar a la heterostilia pero con poca reciprocidad, Arroyo et al. (2002) descubrieron que mientras las poblaciones en el centro de la distribución eran dimórficas, las poblaciones al norte eran monomórficas para el morfo de estilo largo. Más tarde, Pérez-Barrales y Arroyo (2010), y Santos-Gally et al. (2013a) asociaron este patrón geográfico con un cambio en la fauna de polinizadores generalistas de la especie: los polinizadores de trompa larga (mariposas y polillas) predominaban en las poblaciones dimórficas, mientras que los de trompa corta (dípteros y abejas) lo hacían en las monomórficas. La explicación funcional a esta

correlación no es otra que la distinta eficacia de cada tipo de polinizador en cada morfo. Los polinizadores de trompa larga promueven la polinización cruzada entre morfos, mientras que los de trompa corta son sólo capaces de polinizar las plantas de morfo largo (Simón-Porcar et al. 2014, 2015).

El papel de los polinizadores en las flores de *Narcissus* se refleja también en el nivel macroevolutivo. Tanto la morfología del periantio como el tipo de polimorfismo estilar presente (ambos muy variables en este género cuya mayor diversidad ocurre en la Península Ibérica y noroeste de África) están evolutivamente asociados a tipos de polinizadores diferenciados (Pérez et al. 2004; Pérez-Barrales et al. 2006) o al menos hay buenas razones para pensarlo pues el polimorfismo y el tipo de periantio están muy correlacionados (Santos-Gally et al. 2013b). Al igual que a nivel poblacional en *N. papyraceus*, las especies principalmente polinizadas por insectos de trompa corta son monomórficas, mientras que las polinizadas por insectos de trompa larga tienen tubos florales largos y estrechos y además son polimórficas estilares. En último extremo, aquellas especies polinizadas por abejas solitarias grandes que pueden entrar en flores relativamente amplias y que más fácilmente pueden colocar el polen en partes diferenciadas de su cuerpo, son polimórficas de alta reciprocidad (heterostilas), como predicen los modelos (Lloyd y Webb 1992).

### Flores de arquitectura restrictiva: la evolución del periantio en la tribu Antirrhineae

También la arquitectura del periantio determina profundamente la interacción de la flor con sus visitantes. Los géneros *Linaria* y *Antirrhinum* (Antirrhineae) tienen flores con corolas personadas, que se caracterizan por la oclusión en mayor o menor medida del tubo floral mediante el desarrollo de una giba en sus pétalos inferiores, así como por tener un espolón de longitud muy variable. La forma de estas flores y su variación entre especies han sido explicadas como el resultado de su adaptación a la polinización por abejas u otros insectos (Fig. 1C). Por ejemplo, la oclusión del tubo floral podría haber evolucionado como un mecanismo de exclusión de polinizadores poco efectivos que restringe el acceso al polen y al néctar a las abejas de cierto tamaño, los únicos insectos con fuerza suficiente para desplazar la giba y penetrar en el tubo floral y que a su vez parecen mostrar una alta eficacia en la polinización de estas plantas. Apoyando esta hipótesis, Vargas et al. (2010) observaron cierta relación a nivel poblacional entre el grado de oclusión de la corola y la tasa de visitas de las abejas en tres especies ibéricas de *Antirrhinum* y, más tarde, Guzmán et al. (2015) mostraron esta misma asociación a nivel macroevolutivo en más de cien especies de la tribu Antirrhineae. La anchura del tubo floral y del espolón también podría responder a presiones selectivas por parte de los polinizadores. En *Linaria* sect. *Versicolores*, Fernández-Mazuecos et al. (2013) mostraron la existencia de dos morfologías florales que han evolucionado recurrentemente dentro del grupo, posiblemente como distintas estrategias de polinización adaptadas a las visitas de abejas de trompa corta y de polinizadores de trompa larga (principalmente lepidópteros, aunque también himenópteros -Antophoridae- y dípteros -Bombyliidae-), respectivamente. Así, existen flores de tubo ancho en las que el polen se deposita sobre el tórax de las abejas que se adentran en busca de néctar (la llamada polinización nototribica, que limita el consumo de polen por parte de las abejas), y flores de tubo estrecho en las que el polen se deposita en la probóscide de los polinizadores de trompa larga. En *Linaria* sect. *Supinae* subsect. *Supinae* Blanco-Pastor et al. (2015) mostraron patrones similares, con la evolución recurrente de espolones florales estrechos, restrictivos para el acceso al néctar, en especies con polinización mediada por abejas de trompa larga.

Al contrario que la relación entre la forma floral y los principales polinizadores en distintos clados de Antirrhineae, la hipótesis de la correspondencia en tamaño entre flores e insectos no ha encontrado un apoyo congruente hasta la fecha ni a nivel microevolutivo ni a nivel macroevolutivo (Vargas et al. 2010; Blanco-Pastor et al. 2015).

## Dos ejemplos de interacciones de polinización específicas de la mano de la polinización en criadero: *Silene* - *Hadena* y *Chamaerops* – *Derelomus*

La polinización en criadero (en inglés “nursery pollination”) es un tipo de interacción altamente específico y poco frecuente, aunque bien conocido en el mediterráneo por el paradigmático caso de la higuera (*Ficus carica*). Esta especie es polinizada por avispas agaónidas hembra que entran en los siconos (higos) para ovopositar dentro de las flores femeninas. Al terminar la fase larvaria dentro del higo, las avispas adultas salen del fruto ya cargadas de polen tras atravesar la zona de flores masculinas que se ubica alrededor de la apertura apical (Galil y Neeman 1977; Cook y Rasplus 2003). A pesar del interés científico suscitado en otros lugares, apenas existe literatura relevante sobre la ecología evolutiva de este sistema en la península ibérica, donde la higuera es una especie alóctona. En su lugar, el género *Silene* (Caryophyllaceae) y su particular mutualismo con las polillas nocturnas del género *Hadena* (Noctuidae) sí aparecen como un importante modelo de estudio para la selección floral mediada por polinizadores en la península ibérica (Prieto-Benítez et al. 2017). En *Silene* los procesos de polinización y ovoposición no están tan íntimamente ligados como en la higuera. Tanto polillas machos como hembras de *Hadena* polinizan las flores, pero las hembras además ponen sus huevos dentro o sobre el cáliz para que al nacer las larvas se alimenten de las semillas en desarrollo. De esta manera la recompensa que los polinizadores de *Silene* reciben es, además de alimento para ellos, un sitio de cría con recursos para sus larvas.

Sobreponiéndose a la dimensión parasítica de su interacción, varias especies de *Silene* han evolucionado para posibilitar el mutualismo específico con *Hadena* adaptándose a la polinización nocturna por estas polillas (ej. *S. latifolia*; Young 2002). Estas especies tienen flores blancas o pálidas que se abren y emiten compuestos aromáticos atractivos durante la noche, en contraposición a las especies de *Silene* de polinización diurna. No obstante, muchos estudios recientes sugieren que la expresión del síndrome de polinización nocturna no determina una exclusión total de los polinizadores diurnos. Por ejemplo, *S. ciliata* emite más olor atractivo por la noche, pero se beneficia también de una polinización diurna efectiva (Giménez-Benavides et al. 2007) y *S. colorata* muestra plasticidad fenológica para ofrecerse también a los polinizadores diurnos en función de las condiciones ambientales (Prieto-Benítez et al. 2016). El mutualismo con *Hadena* se extiende también a otros géneros de cariofiláceas, en especial a *Dianthus*. Por ejemplo, en *D. inoxianus*, Balao et al. (2011) mostraron que la emisión de compuestos aromáticos atractivos para *Hadena* es mayor durante la noche.

Entre su amplia diversidad de sistemas de reproducción (Casi-miro-Soriguer et al. 2015, 2016), *Silene* incluye especies dioicas con dimorfismo sexual en las que existe selección sexual mediada por polinizadores. Cabe destacar que, si bien la interacción de *Hadena* es mutualista tanto con la función masculina como la femenina de *Silene*, su parasitismo se restringe a la parte femenina, algo que podría sin duda determinar distintas presiones selectivas sobre cada sexo. Wright y Meagher (2004) probaron la hipótesis de una mayor selección fenotípica sobre las plantas masculinas que sobre las plantas femeninas por primera vez en *Silene latifolia*, aunque encontraron solamente un apoyo parcial a su hipótesis debido a la fuerte variación temporal y espacial. Más tarde, la hipótesis de la selección sexual fue apoyada por los experimentos de Waelti et al. (2009), que demostraron que las plantas masculinas de *Silene dioica* emitían más compuestos aromáticos atractivos para *Hadena* que las femeninas.

Claramente, el lugar de puesta de los huevos del polinizador será un gran condicionante evolutivo en especies dioicas con polinización en criadero, pues afectará de forma significativa a los costes reproductivos de la planta. Estos costes son mayores en el caso de la ovoposición sobre las flores femeninas, al implicar la depredación de semillas como en *Silene*. En el punto contrario se encuentra el palmito, *Chamaerops humilis*, nuestra única palmera

autóctona peninsular, otro ejemplo ibérico de polinización en criadero altamente especializada en el que su polinizador principal, el gorgojo *Derelomus chamaeropsis*, ovoposita principalmente sobre las inflorescencias masculinas (Anstett 1999; Fig. 1D). El palmito ha evolucionado para minimizar el costo de criar larvas polinizadoras en las inflorescencias femeninas limitando la recompensa que estas ofrecen a los polinizadores, a la par que se han asegurado la polinización gracias a su mimetización olorosa con las plantas masculinas (Dufay et al. 2003, 2004) y su floración tardía y sincrónica con la salida de los gorgojos de las inflorescencias masculinas (Dufay 2010). El mecanismo de defensa de las inflorescencias femeninas no es completo, pero podría estar relacionado con la capacidad de producir frutos, de modo que solamente algunas inflorescencias poco o nada fructificantes albergan gorgojos (Dufay y Anstett 2004; Jácome-Flores 2015).

## Fuerzas antagónicas a la selección mediada por polinizadores

Mientras la suma del mutualismo y el antagonismo con un mismo visitante floral ha modelado en *Silene* y *Chamaerops humilis* algunas de las interacciones más específicas de la península ibérica, la segregación de estas mismas interacciones en distintos visitantes parece tener consecuencias muy distintas y podría ser uno de los grandes limitantes de la evolución floral en nuestra región. Esta limitación es bien conocida a nivel ecológico; por ejemplo, Herrera (2000) mostró una mayor herbivoría en plantas de *Paeonia broteroi* expuestas a polinizadores que en otras donde los polinizadores se habían excluido, y Herrera et al. (2002a) mostraron cómo la herbivoría anulaba el efecto positivo de los polinizadores en la fecundidad de *Helleborus foetidus*, concluyendo que en la naturaleza debe haber una selección positiva sobre los individuos que simultáneamente desarrollen caracteres que optimicen la polinización y reduzcan la herbivoría. Por su parte, Gómez (2003) y Gómez et al. (2009a) demostraron cómo la intensidad de la herbivoría anulaba los patrones de selección fenotípica generados por los polinizadores de *Erysimum mediohispanicum* en Sierra Nevada. Como contrapartida, Veiga et al. (2015) encontraron que tanto polinizadores como predadores de semillas ejercían selección en favor de una misma coloración floral en *Gentiana lutea*, evidenciando la independencia entre el contraste de las interacciones y la selección ejercida por cada parte.

Los robadores de néctar son visitantes florales que consumen esta recompensa sin entrar en contacto con los órganos sexuales. Estos animales pueden limitar de forma directa el atractivo floral para los polinizadores legítimos y modificar su comportamiento y preferencias, influyendo por tanto en los procesos de selección. Por ejemplo, Castro et al. (2008, 2009) encontraron que los robadores de néctar de *Polygala vayredae* influían negativamente en la visita de polinizadores legítimos y que las flores robadas tenían un menor éxito reproductivo tanto masculino como femenino. Además, aunque no de forma generalizada, los robadores mostraron preferencia por las flores grandes, determinando indirectamente la selección de flores pequeñas y con más néctar por parte de los polinizadores. No obstante, estos efectos no parecen ser generalizados, existiendo casos como el de *Lonicera etrusca* en los que el robo de polen no parece tener ningún efecto sobre el éxito reproductivo de las flores (Rojas-Nossa et al. 2015), o como en *Lonicera implexa*, donde parecen tener incluso un efecto positivo (Lázaro et al. 2015). Efectivamente, en algunos casos los propios robadores de néctar parecen ser también polinizadores facultativos en función de su comportamiento y de la estructura floral (*Anthyllis vulneraria*; Navarro 2000); en este caso el equilibrio y la casuística de su interacción determinarán los posibles patrones de selección floral.

Fuerzas antagónicas a la polinización pueden jugar incluso como terceras partes; es el caso de las arañas predatoras de polinizadores que afectan diferencialmente la composición de la fauna polinizadora de *Chrysanthemum segetum* y su eficiencia (Llandres et al. 2012). Una situación tripartita similar, de resultado neto variable para la planta, parece ocurrir debido a la acción de levaduras

en el néctar, modificando su composición y cambiando los patrones de comportamiento de los polinizadores, como se ha mostrado para *Helleborus foetidus* (Herrera et al. 2013). La conclusión de todos estos estudios es, sin duda, que las posibilidades de la evolución floral mediada por polinizadores se encuentran constreñidas por la existencia de agentes de selección potencialmente antagónicos.

### La evolución floral bajo un sistema de polinización generalista

A pesar de haber sido menos explorados, está ampliamente reconocida la capacidad de los sistemas de polinización generalistas de retener mayor variabilidad genética y por tanto un mayor potencial evolutivo (Armbruster y Baldwin 1998). Este mayor potencial vendría dado por la suma de los diferentes regímenes selectivos a los que los organismos generalistas están sometidos. Así, podríamos encontrarnos bien diferentes polinizadores ejerciendo presiones selectivas diferentes sobre una misma planta, generando selección difusa (Strauss et al. 2005), o diferentes polinizadores actuando sobre diferentes plantas de la misma población, generando patrones de estructuración y divergencia intrapoblacional (Gómez et al. 2007; Valverde et al. 2016). Esto no significa que en sistemas de polinización generalistas no se puedan dar regímenes significativos de selección, algo de lo que el género *Erysimum* es claro ejemplo. En este género de crucíferas con polinización generalista las señales de selección por gremios de polinizadores generalistas son visibles incluso a escala macroevolutiva (Gómez et al. 2015).

Uno de los casos de *Erysimum* mejor documentados en la península ibérica ha sido el de *E. mediohispanicum*, una especie sobre la que se han referido más de 200 especies de visitantes florales (Gómez et al. 2014a; Fig. 1E). En diferentes poblaciones de dicha especie se han descrito presiones selectivas mediadas por gremios altamente diversos de polinizadores que llegan a generar un mosaico geográfico de selección (Gómez et al. 2009a). En este mosaico se ha podido demostrar cómo estos gremios generalistas de polinizadores llegan a generar presiones selectivas, en muchos casos antagónicas, que afectan significativamente al éxito biológico de las plantas de *E. mediohispanicum*. Cabe destacar la selección exhaustiva que ocurre sobre el tamaño o la forma floral, caracteres altamente discriminados por los polinizadores de *E. mediohispanicum* (Gómez et al. 2008a) gracias a su asociación con la cantidad de recompensa que las flores presentan (Gómez et al. 2008b). Las preferencias selectivas del diverso gremio de polinizadores de *E. mediohispanicum* también afectan a la limitación de polen. Así, Gómez et al. (2010) demostraron que la diversidad y la identidad de los polinizadores en este sistema pueden reducir la limitación de polen en una población local. Teniendo en cuenta que gran parte de las presiones selectivas mediadas por polinizadores se basan en el hecho de que las plantas están limitadas por polen para su reproducción, esto llega a generar no solo patrones selectivos diferentes, sino de diferente intensidad (Gómez et al. 2009b). Las plantas provenientes de poblaciones con regímenes selectivos intensos demostraron estar mejor adaptadas a la atracción de polinizadores que las plantas provenientes de poblaciones con regímenes selectivos más relajados, demostrando la alta capacidad selectiva de los gremios de polinizadores diversos.

Pero los efectos de estos gremios de polinizadores diversos tampoco se limitan a la escala interpoblacional. En un estudio sobre diferentes poblaciones de *E. mediohispanicum* (Gómez et al. 2009a) se observó que diferentes grupos funcionales de polinizadores seleccionan caracteres dispares dentro de las poblaciones, sugiriendo la generación de estructura intrapoblacional a escala muy fina. El primer efecto documentado de esta estructura intrapoblacional es la existencia de distintos patrones de tolerancia a la autogamia entre individuos de la misma población (Abdelaziz et al. 2014). Esto sería debido a que los visitantes florales pueden promover diferentes óptimos reproductivos a nivel local gracias a su ya citada capacidad de identificar y seleccionar caracteres asociados a mayores recompensas (Gómez et al. 2008a,b; 2009a).

### Selección sobre múltiples rasgos florales

Si bien la investigación sobre evolución floral suele centrarse en caracteres particulares, las flores son estructuras complejas que pueden estar sujetas a selección como un todo. Más allá de la covarianza de caracteres impuesta por efectos alométricos durante el desarrollo (Herrera 2001; Herrera et al. 2002b), los sistemas de polinización específicos favorecen los fenotipos florales de alta integración, en los que las correlaciones entre caracteres son muy fuertes, gracias a la constancia y precisión de la interacción. Por el contrario, cuando los gremios de polinizadores son generalistas e interactúan con las flores de forma inespecífica, es esperable una integración fenotípica menor, si la incidencia de los distintos polinizadores es equiparable, o una integración fenotípica más variable, si los distintos polinizadores se segregan. Como ejemplo de ello, Gómez et al. (2014b) mostraron que en el género *Erysimum* la integración en la forma de la corola se relaciona negativamente con el número de especies polinizadoras. Aunque Gómez et al. (2016) encontraron que este patrón no se repetía a nivel de todas las crucíferas, sí vieron que la integración fenotípica de la corola variaba entre grupos de especies que ocupaban determinados nichos de polinización. Los ejemplos se extienden a otros taxones generalistas a nivel poblacional: Lázaro y Santamaría (2016) compararon la integración fenotípica en tres poblaciones de *Lonicera implexa* y observaron que ésta era mayor en la población con dominancia de *Macroglossum*, intermedia en la población con dominancia de polinizadores de trompa corta y menor en la población con mayor diversidad de polinizadores. Pérez-Barrales et al. (2014) encontraron un patrón similar en *Narcissus papyraceus*, donde las poblaciones con dominancia de polinizadores de trompa larga mostraron mayor integración que aquellas con dominancia de polinizadores de trompa corta.

### Una respuesta evolutiva a la falta de polinizadores: el síndrome de la autogamia

En su apuesta por la fecundación cruzada mediada por polinizadores, la mayoría de las plantas hermafroditas han desarrollado mecanismos para evitar la autogamia y sus consecuencias negativas, como la depresión por endogamia. No obstante, frente a la incertidumbre de la polinización mediante polinizadores u otros agentes externos, se ha estimado que entre el 1% y el 20% de las angiospermas (Moldenke 1979; Barrett 2002) han desarrollado rasgos que promueven la autogamia de la que dependen y que han venido a definirse como el síndrome de polinización autógena (Sicard y Lenhard 2011). La reproducción autógena es tan esencial para determinadas especies que algunas de ellas han llegado incluso a desarrollar mecanismos activos de autopolinización retardada ante la falta de polinizadores (Liu et al. 2006). Un sofisticado paso más allá en la evolución del síndrome de autogamia ha sido recientemente encontrado en *Erysimum incanum*, una especie que parece frotar activamente sus anteras sobre el estigma durante la antesis (Abdelaziz et al. datos inéditos).

Pese a las teóricas ventajas de la polinización cruzada, hasta ahora no se ha encontrado ningún caso de especie autógena que haya evolucionado a partir de otra autógena. Este hecho ha generado la hipótesis de la autogamia como callejón evolutivo sin salida (Ilgic y Busch 2013), que se basa en las potenciales ventajas de la autogamia: un seguro reproductivo frente a la ausencia o ineficiencia de los polinizadores, la transmisión del doble de información genética a la descendencia, y el ahorro energético en producción floral (Darwin 1876; Waller 1979; Aarssen 2008). Una vez superada la depresión por endogamia gracias a la intensa purga genética que opera en las plantas autógenas, estas ventajas harían de las transiciones evolutivas hacia la autogamia un camino sin retorno. A corto plazo, la autogamia implicaría la pérdida de variabilidad genética y por tanto de potencial adaptativo en el linaje, con una consecuente mayor tasa de extinción a largo plazo (Ilgic y Busch 2013). En el sentido contrario, se ha demostrado que cambios en uno o muy pocos genes pueden producir una transición evolutiva rápida desde la alogamia hacia la autogamia mediada por la alteración

(generalmente pérdida) de caracteres ligados a la atracción de polinizadores, que iría precedida frecuentemente de la inactivación de los genes responsables de los sistemas de autoincompatibilidad (Foxe et al. 2009; Guo et al. 2009).

Existen ejemplos mediterráneos de coexistencia y de transiciones entre alogamia y autogamia en todos los niveles biológicos. A nivel poblacional, la pequeña planta anual *Lysimachia arvensis* presenta un polimorfismo de color floral (azul y rojo), en el que la forma azul presenta ventajas en el clima mediterráneo más árido (Arista et al. 2013; Fig. 1F) y sus flores presentan una típica selección positiva mediada por polinizadores tanto en la función masculina como en la femenina. La forma roja no presenta tal selección y está claramente en desventaja, manteniéndose, aunque en baja proporción, por la mayor tasa de autogamia tras una autopolinización retardada que asegura su reproducción en ausencia de polinizadores (Ortiz et al. 2015). A nivel interespecífico, el complejo taxonómico *Erysimum incanum*, distribuido desde el Pirineo hasta las cumbres del Antiatlás marroquí, presenta un síndrome de polinización autógena: anualidad, flores pequeñas y un índice polen/óvulo reducido (Nieto-Feliner 1991, 1993). *Erysimum incanum* presenta en el Medio Atlas una especie hermana, *E. wilczekianum*, que exhibe flores entomófilas, y un gremio generalista de polinizadores compuesto por más de 60 especies (Abdelaziz et al. datos inéditos). Las dos especies forman incluso poblaciones parapátricas, planteando la pregunta de qué condición tendría el ancestro de este par. Si para este grupo de especies se reconstruyese una condición ancestral autógena, estaríamos ante un caso de transición evolutiva desde la autogamia hacia la alogamia, posibilitando el estudio de los mecanismos que subyacen a estas transiciones tan infrecuentes y mostrando cómo los gremios generalistas de polinización podrían rescatar caracteres que favorezcan la transición hacia la alogamia. Por último, a nivel macroevolutivo, el género *Centaureum* muestra en su filogenia transiciones en varios rasgos propios del síndrome de autogamia (ciclo de vida, hercogamia, tamaño de anteras y estigmas, tamaño de flor), pero no de forma homogénea ni unidireccional inequívoca (Jiménez-Lobato et al. datos inéditos), apoyando también la idea de que las transiciones entre autogamia y alogamia pueden ser caminos de ida y vuelta.

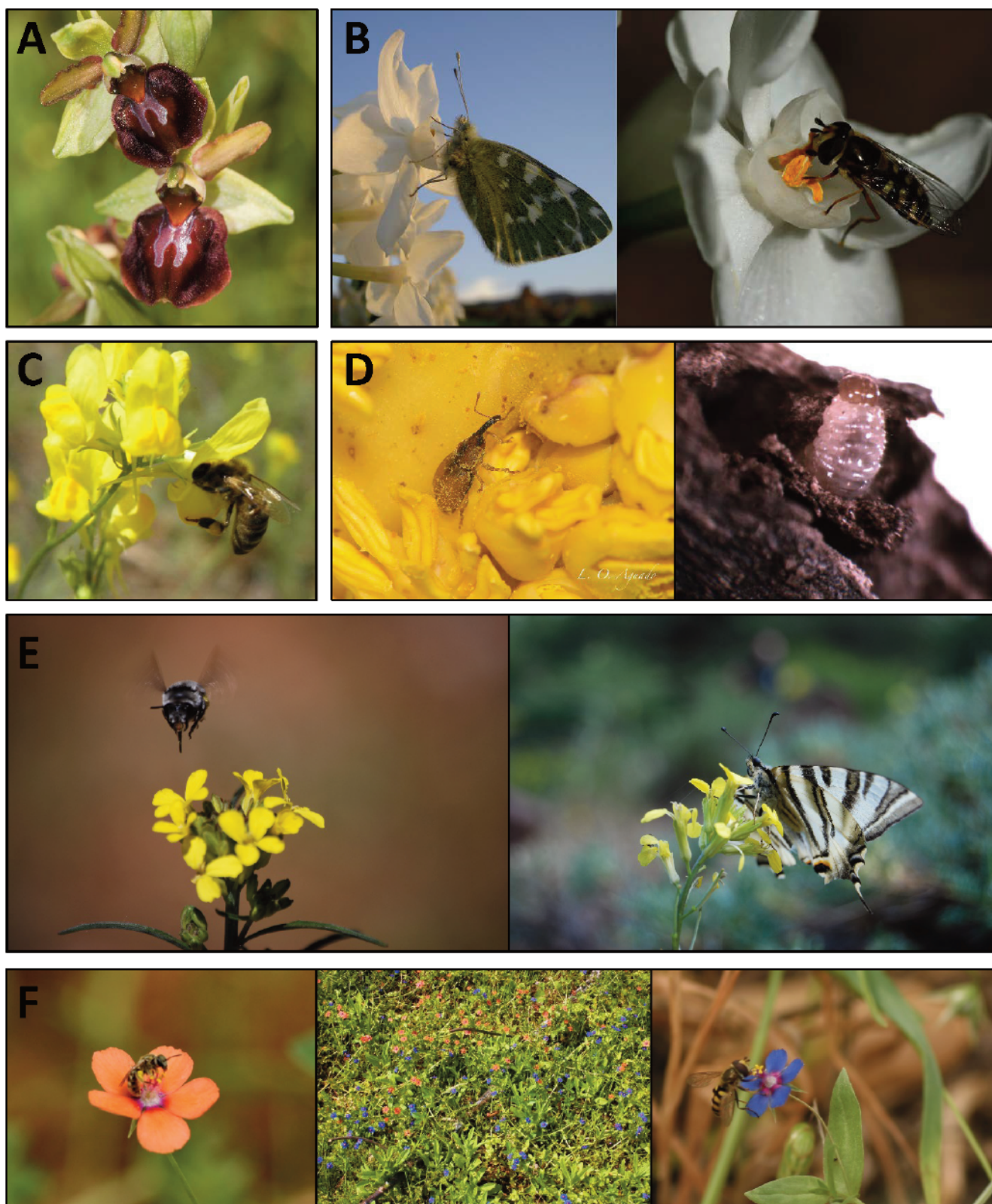
### Precaución: Formas florales no seleccionadas por polinizadores

Claramente, a pesar de la innegable prevalencia de los polinizadores como agentes de selección floral, no todos los rasgos florales pueden interpretarse como una adaptación a los polinizadores. Sólo aquellos rasgos heredables que muestren una relación positiva con la visita de polinizadores y el éxito reproductivo de la planta podrán ser considerados como tal. Un ejemplo de la no relación entre morfología floral y polinización es el de *Viola cazortensis*. Esta especie tiene un largo espolón floral que parece estar adaptado a la espiritrompa de su único polinizador, *Macroglossum stellatarum*; sin embargo, Herrera (1990a) mostró que no había una correlación entre la longitud del espolón y el éxito reproductivo de la planta. Una marcada variación fenotípica entre poblaciones de esta especie no ligada a un cambio en visitantes florales sugirió también el desligamiento de la morfología floral con la polinización en esta especie (Herrera 1990b). Aunque Herrera (1993a) encontró una asociación entre la silueta floral y el éxito reproductivo en *V. cazortensis* que sí imputó en primera instancia a los polinizadores, un trabajo más detallado y extenso reveló que el efecto de la silueta floral sobre el éxito reproductivo era mucho menor que el de los factores ambientales (Herrera 1993b). Las evidencias genéticas más recientes apuntan a que existe un intenso flujo génico entre poblaciones y una buena correlación de la variación floral con loci adaptativos y loci con posible efecto epigenético (Herrera y Bazaga 2008, 2010), indicando que la selección es la causa más probable para la variación floral en *V. cazortensis*, aunque no se conoce cuál es el agente selectivo.

### Conclusiones y perspectivas de la evolución floral frente a la crisis de polinizadores

La acumulación de evidencias científicas en los últimos 150 años sobre la evolución y los mecanismos que subyacen a la gran diversidad de estrategias reproductivas de las angiospermas certifica sin lugar a dudas el papel de los polinizadores en la evolución floral. No obstante, la tendencia general a resaltar los resultados que apoyan esta relación causal (por ejemplo, facilitando su publicación frente a estudios con resultados negativos) podría habernos hecho sobreestimar el rol de estas interacciones mutualistas. Además, la mayor parte de estas evidencias, positivas y negativas, se basan en estudios microevolutivos, por ejemplo, de selección fenotípica. Las evidencias macroevolutivas son mucho más difíciles de evidenciar de forma inequívoca, pues, aunque el espectro actual de polinizadores es un rasgo que en teoría se puede reconstruir en una filogenia, es normalmente mucho más variable y difícil de determinar que otros. Los estudios realizados en Antirrhineae y *Narcissus* son ilustrativos en este sentido. Por otra parte, los datos sobre biología del desarrollo de los fenotipos florales, a pesar de estar basados en unos pocos casos modelo, muestran que los grandes cambios fenotípicos dependen sólo de unas pocas maquinarias genéticas, sobre las que los polinizadores habrán tenido pocas oportunidades de actuar. Más que en los grandes cambios en la arquitectura de las flores, es muy posible que éstos estén involucrados en variaciones leves, pero de alto potencial evolutivo ("key innovations"; Hodges y Arnold 1995). Futuros estudios sobre la biología del desarrollo y la genómica de rasgos florales en casos no modelo (Glover et al. 2015), así como investigar el salto entre la microevolución y la macroevolución, ayudarán a comprender totalmente los mecanismos subyacentes a los casos de evolución floral tratados en nuestro ámbito.

Desde un punto de vista más práctico, la relación evolutiva entre polinizadores y plantas cobra especial relevancia en el presente escenario de cambio global, en el que la rápida modificación de la ecología y distribución de las especies puede determinar una gran desestabilización en las interacciones (Valiente-Banuet et al. 2015; Obeso y Herrera 2018), y en el que se espera que la crisis de polinizadores afecte fuertemente al éxito reproductivo de las plantas silvestres y por tanto a las fuerzas selectivas a las que estas están sujetas actualmente (Memmott et al. 2007; Potts et al. 2010; Thoman et al. 2013). En este escenario caracterizado por un limitado servicio de polinización varias vías evolutivas podrían ser plausibles para las flores mediterráneas, y es esperable que las especies más dependientes de los polinizadores para su reproducción sean las más sensibles (Lundgren et al. 2013). Aunque a corto plazo la limitación por polen podría implicar una intensificación de las presiones selectivas ya existentes, si la actual crisis global de polinizadores se perpetúa y acrecienta podemos augurar un escenario generalizado de involución floral en el que, al perderse gran cantidad de interacciones, la estrategia más adaptativa para las plantas sea minimizar su inversión energética en la producción de flores. Para empezar, la pérdida de polinizadores podría determinar, si no su extinción, la interacción de plantas especialistas con un gremio generalista de polinizadores. Por otro lado, los cambios de composición en los gremios de polinizadores en sistemas generalistas como los dominantes en nuestra región podrían determinar variaciones finas en presiones selectivas que dependen de interacciones de acción sutil pero clara, como han demostrado las investigaciones en *Erysimum* (pequeñas variaciones de la flor) o *Narcissus* (proporciones de morfos florales). La consecuencia única de estos procesos sería la pérdida de muchas estrategias de polinización específicas y rasgos florales asociados, en una regresión que podría a su vez aumentar el potencial evolutivo de estas plantas (Armbruster y Baldwin 1998). Ocasionalmente podría darse paso a sistemas de polinización autónoma (Baker 1967; Kalisz et al. 2004; Bodbyl Roels y Kelly 2011) o con otro tipo de vectores de polinización, bióticos o abióticos. En última instancia y siguiendo el camino inverso al que les hizo prevalecer en el mundo vegetal, la diversi-



**Figura 1.** Algunos sistemas de estudio de evolución floral en el Mediterráneo. (A) *Ophrys sphegodes*, una especie con reclamos sexuales fraudulentos para sus polinizadores; (B) *Narcissus papyraceus* y sus dos tipos funcionales de polinizadores, de trompa larga y de trompa corta; (C) flor personada de *Linaria viscosa* visitada por *Apis mellifera*; (D) adulto del gorgojo *Derelomus chamaeropsis* en una inflorescencia masculina de *Chamaerops humilis*, y larva saliendo de la inflorescencia seca; (E) *Erysimum mediohispanicum* con dos de los integrantes de su gremio generalista de polinizadores; (F) morfos florales de *Lysimachia arvensis*. Fotografías de F. Amador (A), R. Santos-Gally (B), M. Fernández-Mazuecos (C), L.O. Aguado y M. Jácome (D), J. Valverde (E) y M. Arista (F).

**Figure 1.** Some study systems of floral evolution in the Mediterranean. (A) *Ophrys sphegodes*, a sexual deceptive species for its pollinators; (B) *Narcissus papyraceus* and its two functional groups of pollinators, long-tongued and short-tongued; (C) personate flower of *Linaria viscosa* visited by *Apis mellifera*; (D) adult of the weevil *Derelomus chamaeropsis* in a male inflorescence of *Chamaerops humilis*, and larvae emerging from the dry inflorescence; (E) *Erysimum mediohispanicum* with two of the members of its generalist guild of pollinators; (F) floral morphs of *Lysimachia arvensis*. Photographs by F. Amador (A), R. Santos-Gally (B), M. Fernández-Mazuecos (C), L.O. Aguado and M. Jácome (D), J. Valverde (E) and M. Arista (F).

dad de las angiospermas se vería seriamente mermada, como ilustran algunos estudios correlativos que ya han demostrado un declive paralelo de polinizadores y poblaciones de plantas (Biesmeijer et al 2006; Pauw y Hawkins 2011).

Por último, aunque aquí hemos revisado información relevante sobre efecto de los polinizadores en las plantas, queda mucho por conocerse sobre el otro actor de esta interacción. No debemos olvidar que nuestra región es también un punto caliente de biodiversidad de grupos importantes de polinizadores, como las abejas (Michener 2007; Ortiz-Sánchez et al. 2018; Stefanescu et al. 2018), pero la ecología y evolución de las poblaciones de polinizadores que dependen fuertemente de los recursos florales es prácticamente desconocida. Aunque la evidencia del declive global en las poblaciones de polinizadores silvestres proviene de información fragmentada y es por tanto complicada la identificación de las especies y poblaciones más vulnerables (Lebuhn et al 2013), sí puede asegurarse que éstas se encuentran en los hábitats y regiones más antropizados del planeta (Vanbergen e Insect Pollinators Initiative 2013; Senapati et al 2017). Innegablemente, la cuenca mediterránea se encuentra entre ellos y es por tanto esperable que los efectos del declive de polinizadores en las poblaciones de plantas silvestres se den aquí a corto plazo. Anticipar las consecuencias de los cambios ambientales sobre la biodiversidad de las plantas y los polinizadores mediterráneos pasa por conocer muy bien su historia coevolutiva.

## Agradecimientos

Los autores agradecen a I. Bartomeus y J. Bosch la invitación para participar en este monográfico y sus revisiones, así como a J.M. Gómez. V.I. Simón-Porcar y J. Arroyo están financiados por el proyecto CGL2013-45037P del MICINN y M. Abdelaziz por el proyecto *TransSpeciation* (CGL2014-59886-JIN) del MINECO, incluyendo fondos FEDER.

## Referencias

- Aarssen, L.W. 2008. Death without sex - the 'problem of the small' and selection for reproductive economy in flowering plants. *Evolutionary Ecology* 22: 279-298.
- Abdelaziz, M., Muñoz-Pajares, A.J., Berbel, M., Perfectti, F., Gómez, J.M. 2014. Association between inbreeding depression and floral traits in a generalist-pollinated plant. *Journal of Evolutionary Biology* 27: 2495-2506.
- Anstett, M.C. 1999. An experimental study of the interaction between the dwarf palm (*Chamaerops humilis*) and its floral visitor *Derelomus chamaeropsis* throughout the life cycle of the weevil. *Acta Oecologica* 20: 551-558.
- Arista, M., Talavera, M., Berjano, R., Ortiz, P.L. 2013. Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of colour polymorphism in the scarlet pimpernel. *Journal of Ecology* 101: 1613-1622.
- Armbruster, W.S., Baldwin, B.G. 1998. Switch from specialized to generalized pollination. *Nature* 394: 632.
- Armbruster, W.S., Pérez-Barrales, R., Arroyo, J., Edwards, M.E., Vargas, P. 2006. Three-dimensional reciprocity of floral morphs in wild flax (*Linum suffruticosum*): a new twist on heterostyly. *New Phytologist* 171: 581-590.
- Arroyo, J., Barrett, S.C.H., Hidalgo, R., Cole, W.W. 2002. Evolutionary maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany* 89: 1242-1249.
- Baker, H.G. 1967. Support for Baker's Law-as a rule. *Evolution* 21: 853-856.
- Balao, F., Herrera, J., Talavera, S., Dötterl, S. 2011. Spatial and temporal patterns of floral scent emission in *Dianthus inoxianus* and electroantennographic responses of its hawkmoth pollinator. *Phytochemistry* 72: 601-609.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3: 274-284.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., et al. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351-354.
- Blanco-Pastor, J.L., Ormosa, C., Romero, D., Liberal, I.M., Gómez, J.M., Vargas, P. 2015. Bees explain floral variation in a recent radiation of *Linaria*. *Journal of Evolutionary Biology* 28: 851-863.
- Bodbyl Roels, S.A., Kelly, J.K. 2011. Rapid evolution caused by pollinator loss in *Mimulus guttatus*. *Evolution* 65: 2541-2552.
- Breitkopf, H., Schlüter, P.M., Xu, S., Schiestl, F.P., Cozzolino, S., Scopece, G. 2013. Pollinator shifts between *Ophrys sphegodes* populations: might adaptation to different pollinators drive population divergence? *Journal of Evolutionary Biology* 26: 2197-2208.
- Breitkopf, H., Onstein, R.E., Cafasso, D., Schlüter, P.M., Cozzolino, S. 2015. Multiple shifts to different pollinators fuelled rapid diversification in sexually deceptive *Ophrys* orchids. *New Phytologist* 207: 377-389.
- Casimiro-Soriguer, I., Buide, M.L., Narbona, E. 2015. Diversity of sexual systems within different lineages of the genus *Silene*. *Annals of Botany Plants* 7: plv037.
- Casimiro-Soriguer, I., Narbona, E., Buide, M.L. 2016. Diversity and Evolution of Sexual Strategies in *Silene*: A Review. En: Lüttge, U., Cánovas, F.M., Matyssek, R. (eds.), *Progress in Botany* 77, pp. 357-377. Springer International Publishing, Basel Suiza.
- Castro, S., Silveira, P., Navarro, L. 2008. Consequences of nectar robbing for the fitness of a threatened plant species. *Plant Ecology* 199: 201-208.
- Castro, S., Silveira, P., Navarro, L. 2009. Floral traits variation, legitimate pollination, and nectar robbing in *Polygala vayredae* (Polygalaceae). *Ecological Research* 24: 47-55.
- Cook, J.M., Rasplus, J.Y. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 241-248.
- Cozzolino, S., Widmer, A. 2005. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 487-494.
- Cozzolino, S., D'Emérico, S., Widmer, A. 2004. Evidence for reproductive isolate selection in Mediterranean orchids: karyotype differences compensate for the lack of pollinator specificity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271: S259-S262.
- Cozzolino, S., Schiestl, F.P., Müller, A., De Castro, O., Nardella, A.M., Widmer, A. 2005. Evidence for pollinator sharing in Mediterranean nectar-mimic orchids: absence of premating barriers? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272: 1271-1278.
- Cozzolino, S., Scopece, G. 2008. Specificity in pollination and consequences for postmating reproductive isolation in deceptive Mediterranean orchids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 363: 3037-3046.
- Darwin, C. 1862. *On the various contrivances by which British and foreign Orchids are fertilised by insects: And on the good effect of intercrossing*. John Murray, Londres, Reino Unido.
- Darwin, C. 1876. *The effects of cross and self-fertilisation in the vegetable kingdom*. John Murray, Londres, Reino Unido.
- Darwin, C. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray, Londres, Reino Unido.
- Devey, D.S., Bateman, R.M., Fay, M.F., Hawkins, J.A. 2008. Friends or relatives? Phylogenetics and species delimitation in the controversial European orchid genus *Ophrys*. *Annals of Botany* 101: 385-402.
- Dufaÿ, M., Anstett, M.C. 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variations on a theme. *Oikos* 100: 3-14.
- Dufaÿ, M., Anstett, M.C. 2004. Cheating is not always punished: killer female plants and pollination by deceit in the dwarf palm *Chamaerops humilis*. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 862-868.
- Dufaÿ, M., Hossaert-McKey, M., Anstett, M.C. 2003. When leaves act like flowers: how dwarf palms attract their pollinators. *Ecology Letters* 6: 28-34.
- Dufaÿ, M., Hossaert-McKey, M., Anstett, M.C. 2004. Temporal and sexual variation of leaf-produced pollinator attracting odours in the dwarf palm. *Oecologia* 139: 392-398.
- Dufaÿ, M. 2010. Impact of plant flowering phenology on the cost/benefit balance in a nursery pollination mutualism, with honest males and cheating females. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 977-986.
- Eriksson, O., Bremer, B. 1992. Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families. *Evolution* 46: 258-266.
- Fægri, K., Van der Pijl, L. 1966. *Principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Londres, Reino Unido.
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R., Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375-403.



- Fernández-Mazuecos, M., Blanco-Pastor, J.L., Gómez, J.M., Vargas, P. 2013. Corolla morphology influences diversification rates in bifid toad-flaxes (*Linaria* sect. *Versicolores*). *Annals of Botany* 112: 1705-1722.
- Friedman, J., Barrett, S.C.H. 2008. A phylogenetic analysis of the evolution of wind pollination in the angiosperms. *International Journal of Plant Sciences* 169: 49-58.
- Friedman, W.E. 2009. The meaning of Darwin's "abominable mystery". *American Journal of Botany* 96: 5-21.
- Foxe, J.P., Slotte, T., Stahl, E.A., Neuffer, B., Hurka, H., Wright, S.I. 2009. Recent speciation associated with the evolution of selfing in *Capsella*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 5241-5245.
- Galil, J., Neeman, G. 1977. Pollen transfer and pollination in the common fig (*Ficus carica* L.). *New Phytologist* 79: 163-171.
- Gaskett, A.C. 2011. Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives. *Biological Reviews* 86: 33-75.
- Giménez-Benavides, L., Dötterl, S., Jürgens, A., Escudero, A., Iriondo, J.M. 2007. Generalist diurnal pollination provides greater fitness in a plant with nocturnal pollination syndrome: assessing the effects of a *Silene-Hadena* interaction. *Oikos* 116: 1461-1472.
- Glover, B.J., Airoldi, C.A., Brockington, S.F., Fernández-Mazuecos, M., Martínez-Pérez, C., Mellers, G. et al. 2015. How have advances in comparative floral development influenced our understanding of floral evolution?. *International Journal of Plant Sciences* 176: 307-323.
- Gómez, J.M. 2003. Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the Mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: consequences for plant specialization. *The American Naturalist* 162: 242-256.
- Gómez, J.M., Zamora, R. 2006. Ecological factors than promote the evolution of generalization in pollination systems. En: Waser, N.M. (ed.), *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*, pp. 145-166. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Gómez, J.M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J., Abdelaziz, M. 2007. Pollinator diversity affects plant reproduction and recruitment: the trade-offs of generalization. *Oecologia* 153: 597-605.
- Gómez, J.M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J., Abdelaziz, M., Camacho, J.P.M. 2008a. Spatial variation in selection on corolla shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275: 2241-2249.
- Gómez, J.M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J., Abdelaziz, M., Camacho, J.P.M. 2008b. Association between floral traits and reward in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). *Annals of Botany* 101: 1413-1420.
- Gómez, J.M., Perfectti, F., Bosch, J., Camacho, J.P.M. 2009a. A geographic selection mosaic in a generalized plant-pollinator-herbivore system. *Ecological Monographs* 79: 245-263.
- Gómez, J.M., Abdelaziz, M., Camacho, J.P.M. Muñoz-Pajares, J., Perfectti, F. 2009b. Local adaptation and maladaptation to pollinators in a generalist geographic mosaic. *Ecology Letters* 12: 672-682.
- Gómez, J.M., Abdelaziz, M., Lorite, J., Muñoz-Pajares, J., Perfectti, F. 2010. Changes in pollinator fauna cause spatial variation in pollen limitation. *Journal of Ecology* 98: 1243-1252.
- Gómez, J.M., Muñoz-Pajares, J., Abdelaziz, M., Lorite, J., Perfectti, F. 2014a. Evolution of pollination niches and floral divergence in the generalist plant *Erysimum mediohispanicum*. *Annals of Botany* 113: 237-249.
- Gómez, J.M., Perfectti, F., Klingenberg, C.P. 2014b. The role of pollinator diversity in the evolution of corolla-shape integration in a pollination-generalist plant clade. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 369: 20130257.
- Gómez, J.M., Perfectti, F., Lorite, J. 2015. The role of pollinators in floral diversification in a clade of generalist flowers. *Evolution* 69: 863-878.
- Gómez, J.M., Torices, R., Lorite, J., Klingenberg, C.P., Perfectti, F. 2016. The role of pollinators in the evolution of corolla shape variation, disparity and integration in a highly diversified plant family with a conserved floral bauplan. *Annals of Botany* 117: 889-904.
- Grant, V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution* 3: 82-97.
- Guo, Y.-L., Bechsgaard, J.S., Slotte, T., Neuffer, B., Lascoux, M., Weigel, D., Schierup, M.H. 2009. Recent speciation of *Capsella rubella* from *Capsella grandiflora*, associated with loss of self-incompatibility and an extreme bottleneck. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 5246-5251.
- Guzmán, B., Gómez, J.M., Vargas, P. 2015. Bees and evolution of occluded corollas in snapdragons and relatives (Antirrhineae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 467-475.
- Harder, L.D., Barrett, S.C.H. 2006. *Ecology and Evolution of flowers*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Herrera, C.M. 1987. Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79-90.
- Herrera, C.M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. *Oecologia* 80: 241-248.
- Herrera, C.M. 1990a. The adaptedness of the floral phenotype in a relict endemic, hawkmoth-pollinated violet. 1. Reproductive correlates of floral variation. *Biological Journal of the Linnean Society* 40: 263-274.
- Herrera, C.M. 1990b. The adaptedness of the floral phenotype in a relict endemic, hawkmoth-pollinated violet. 2. Patterns of variation among disjunct populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 40: 275-291.
- Herrera, C.M. 1993a. Selection on complexity of corolla outline in a hawkmoth-pollinated violet. *Evolutionary Trends in Plants* 7: 9-13.
- Herrera, C.M. 1993b. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs* 63: 251-275.
- Herrera, C.M. 1995. Floral Biology, Microclimate, and Pollination by Ectothermic Bees in an Early-Blooming Herb. *Ecology* 76: 218-228.
- Herrera, C.M. 2000. Measuring the effects of pollinators and herbivores: evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology* 81: 2170-2176.
- Herrera, C.M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: Do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? *Journal of Evolutionary Biology* 14: 574-584.
- Herrera, C.M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany* 92: 13-20.
- Herrera, C.M., Bazaga, P. 2010. Epigenetic differentiation and relationship to adaptive genetic divergence in discrete populations of the violet *Viola cazorlensis*. *New Phytologist* 187: 867-876.
- Herrera, C.M., Bazaga, P. 2008. Population-genomic approach reveals adaptive floral divergence in discrete populations of a hawk moth-pollinated violet. *Molecular Ecology* 17: 5378-5390.
- Herrera, C.M., Medrano, M., Rey, P.J., Sánchez-Lafuente, A.M., García, M.B., Guitián, J., Manzaneda, A.J. 2002a. Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism-and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 16823-16828.
- Herrera, C.M., Cerdá, X., García, M.B., Guitián, J., Medrano, M., Rey, P., Sánchez-Lafuente, A.M. 2002b. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 108-121.
- Herrera, C.M., Pozo, M.I., Medrano, M. 2013. Yeasts in nectar of an early-blooming herb: sought by bumble bees, detrimental to plant fecundity. *Ecology* 94: 273-279.
- Hodges, S.A., Arnold, M.L. 1995. Spurring plant diversification: are floral nectar spurs a key innovation? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 262: 343-348.
- Igic, B., Busch, J.W. 2013. Is self-fertilization an evolutionary dead end? *New Phytologist* 198: 386-397.
- Jácome-Flores, M.E. 2015. *Patrones espaciales de una palmera endémica del mediterráneo y sus efectos sobre la polinización y dispersión de semillas*. Tesis de Doctorado, Universidad Pablo de Olavide, Sevilla, España.
- Jesson, L.K., Barrett, S.C.H. 2002. Enantiostyly: solving the puzzle of mirror-image flowers. *Nature* 417: 707.
- Kalisz, S., Vogler, D.W., Hanley, K.M. 2004. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating. *Nature* 430: 884-887.
- Labandeira, C.C. 2002. The history of associations between plants and animals. En: Herrera, C.M., Pellmyr, O. (eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, pp. 26-74. Wiley-Blackwell.
- Labandeira, C.C., Currano, E.D. 2013. The fossil record of plant-insect dynamics. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 41: 287-311.
- Lázaro, A., Vignolo, C., Santamaría, L. 2015. Long corollas as nectar barriers in *Lonicera implexa*: interactions between corolla tube length and nectar volume. *Evolutionary Ecology* 29: 419-435.
- Lázaro, A., Santamaría, L. 2016. Flower-visitor selection on floral integration in three contrasting populations of *Lonicera implexa*. *American Journal of Botany* 103: 325-336.

- Lebuhn, G., Droege, S., Connor, E.F., Gemmill-Herren, B., Potts, S.G., Minckley, R.L., et al. 2013. Detecting insect pollinator declines on regional and global scales. *Conservation Biology* 27: 113-120.
- Liu, K.W., Liu, Z.J., Huang, L., Li, L.Q., Chen, L.J., Tang, G.D. 2006. Pollination: self-fertilization strategy in an orchid. *Nature* 441: 945-946.
- Llandres, A.L., De Mas, E., Rodríguez-Gironés, M.A. 2012. Response of pollinators to the tradeoff between resource acquisition and predator avoidance. *Oikos* 121: 687-696.
- Lloyd, D.G., Webb, C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135-162.
- Lloyd, D. G., Webb C. J. 1992. The selection of heterostyly. En: Barrett S.C.H. (ed.), *Evolution and function of heterostyly*, pp. 179-208. Monographs on theoretical and applied genetics. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Lloyd, D.G., Barrett, S.C.H. 1996. *Floral biology: studies on floral evolution in animal pollinated plants*. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.
- Lundgren, R., Lázaro, A., Totland, Ø. 2013. Experimental pollinator decline affects plant reproduction and is mediated by plant mating system. *Journal of Pollination Ecology* 11: 46-56.
- Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M., Price, M.V. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 10: 710-717.
- Michener, C.D. 2007. *The bees of the world*. John Hopkins University Press, Baltimore, EEUU.
- Moldenke, A.R. 1979. Pollination ecology as an assay for ecosystemic organization: convergent evolution in Chile and California. *Phytologia* 42: 415-454.
- Navarro, L. 2000. Pollination ecology of *Anthyllis vulneraria* subsp. *vulgaris* (Fabaceae): nectar robbers as pollinators. *American Journal of Botany* 87: 980-985.
- Nieto-Feliner, G. 1991. Life-form and systematics in the Iberian *Erysimum* (Cruciferae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 49: 303-308.
- Nieto-Feliner, G. 1993. *Erysimum*. En: Castroviejo, S., et al. (eds.), *Flora iberica IV. Cruciferae-Monotropaceae*, pp. 48-76. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, España.
- Obeso, J.R., Herrera, J.M. 2018. Polinizadores y cambio climático. *Ecosistemas* 27(2): 52-59. Doi.: 10.7818/ECOS.1371
- Ortiz, P.L., Berjano, R., Talavera, M., Rodríguez-Zayas, L., Arista, M. 2015. Flower colour polymorphism in *Lysimachia arvensis*: How is the red morph maintained in Mediterranean environments? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 142-150.
- Ortiz-Sánchez, F.J., Aguado Martín, L.O., Ornos, C. 2018. Diversidad de abejas en España, tendencia de las poblaciones y medidas para su conservación (Hymenoptera, Apoidea, Anthophila). *Ecosistemas* 27(2): 3-8. Doi.: 10.7818/ECOS.1315
- Pauw, A., Hawkins, J.A. 2011. Reconstruction of historical pollination rates reveals linked declines of pollinators and plants. *Oikos* 120: 344-349.
- Pérez, R., Vargas, P., Arroyo, J. 2004. Convergent evolution of flower polymorphism in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *New Phytologist* 161: 235-252.
- Pérez-Barrales, R., Vargas, P., Arroyo, J. 2006. New evidence for the Darwinian hypothesis of heterostyly: breeding systems and pollinators in *Narcissus* sect. *Apodanthi*. *New Phytologist* 171: 553-567.
- Pérez-Barrales, R., Arroyo, J. 2010. Pollinator shifts and the loss of style polymorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1117-1128.
- Pérez-Barrales, R., Simón-Porcar, V.I., Santos-Gally, R., Arroyo, J. 2014. Phenotypic integration in style dimorphic daffodils (*Narcissus*, Amaryllidaceae) with different pollinators. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 369: 20130258.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 345-353.
- Prieto-Benítez, S., Dötterl, S., Giménez-Benavides, L. 2016. Circadian rhythm of a *Silene* species favours nocturnal pollination and constrains diurnal visitation. *Annals of Botany* 118: 907-918.
- Prieto-Benítez, S., Yela, J.L., Giménez-Benavides, L. 2017. Ten years of progress in the study of *Hadena* - Caryophyllaceae nursery pollination. A review in light of new Mediterranean data. *Flora* 232 (2017) 63-72.
- Rodríguez-Rodríguez, M.C., Jordano, P., Valido, A. 2013. Quantity and quality components of effectiveness in insular pollinator assemblages. *Oecologia* 173: 179-190.
- Rojas-Nossa, S.V., Sánchez, J. M., Navarro, L. 2015. Effects of nectar robbing on male and female reproductive success of a pollinator-dependent plant. *Annals of Botany* 117: 291-297.
- Santamaría, L., Rodríguez-Gironés, M.A. 2015. Are flowers red in teeth and claw? Exploitation barriers and the antagonist nature of mutualisms. *Evolutionary Ecology* 29: 311-322.
- Santos-Gally, R., Pérez-Barrales, R., Simón, V.I., Arroyo, J. 2013a. The role of short tongued insects in floral variation across the range of a style-dimorphic plant. *Annals of Botany* 111: 317-328.
- Santos-Gally, R., Gonzalez-Voyer, A., Arroyo, J. 2013b. Deconstructing heterostyly: the evolutionary role of incompatibility system, pollinators, and floral architecture. *Evolution* 67: 2072-2082.
- Schiestl, F.P., Cozzolino, S. 2008. Evolution of sexual mimicry in the orchid subtribe orchidinae: the role of preadaptations in the attraction of male bees as pollinators. *BMC Evolutionary Biology* 8: 27.
- Scopece, G., Musacchio, A., Widmer, A., Cozzolino, S. 2007. Patterns of reproductive isolation in Mediterranean deceptive orchids. *Evolution* 61: 2623-2642.
- Scopece, G., Cozzolino, S., Johnson, S.D., Schiestl, F.P. 2010. Pollination efficiency and the evolution of specialized deceptive pollination systems. *The American Naturalist* 175: 98-105.
- Scopece, G., Schiestl, F.P., Cozzolino, S. 2015. Pollen transfer efficiency and its effect on inflorescence size in deceptive pollination strategies. *Plant Biology* 17: 545-550.
- Senapathi, D., Goddard, M.A., Kunin, W.E., Baldock, K.C. 2017. Landscape impacts on pollinator communities in temperate systems: evidence and knowledge gaps. *Functional Ecology* 31: 26-37.
- Sicard, A., Lenhard, M. 2011. The selfing syndrome: a model for studying the genetic and evolutionary basis of morphological adaptation in plants. *Annals of Botany* 107: 1433-1443.
- Simón-Porcar, V.I., Santos-Gally, R., Arroyo, J. 2014. Long-tongued insects promote disassortative pollen transfer in style-dimorphic *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Journal of Ecology* 102: 116-125.
- Simón-Porcar, V.I., Meagher, T.R., Arroyo, J. 2015. Disassortative mating prevails in style-dimorphic *Narcissus papyraceus* despite low reciprocity and compatibility of morphs. *Evolution* 69: 2276-2288.
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- Stefanescu, c., Aguado, L.O., Asís, J.D., Baños-Picón, L., Cerdá, X., Marcos García, M.Á., Micó, E., Ricarte, A., Tormos, J. 2018. Diversidad de insectos polinizadores en la península ibérica. *Ecosistemas* 27(2): 9-22. Doi.: 10.7818/ECOS.1391
- Strauss, S.Y., Sahli, H., Conner, J.K. 2005. Toward a more trait-centered approach to diffuse (co)evolution. *New Phytologist* 165: 81-90.
- Sun, S., Gao, J.Y., Liao, W.J., Li, Q.J., Zhang, D.Y. 2007. Adaptive significance of flexistylis in *Alpinia blepharocalyx* (Zingiberaceae): a hand-pollination experiment. *Annals of Botany* 99: 661-666.
- Thomann, M., Imbert, E., Devaux, C., Cheptou, P.O. 2013. Flowering plants under global pollinator decline. *Trends in Plant Science* 18: 353-359.
- Thompson, J.N. 1994. *The coevolutionary process*. University Press of Chicago Press, Chicago, IL, Estados Unidos.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., et al. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299-307.
- Vallejo-Marín, M., Manson, J.S., Thomson, J.D., Barrett, S.C.H. 2009. Division of labour within flowers: heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 828-839.
- Valverde, J., Gómez, J.M., Perfectti, F. 2016. The temporal dimension in individual-based plant pollination networks. *Oikos* 125: 468-479.
- Van der Niet, T., Peakall, R., Johnson, S.D. 2014. Pollinator-driven ecological speciation in plants: new evidence and future perspectives. *Annals of Botany* 113: 199-212.
- Vanbergen, A.J., Insect Pollinators Initiative 2013. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11: 251-259.

- Vargas, P., Ormosa, C., Ortiz-Sánchez, F.J., Arroyo, J. 2010. Is the occluded corolla of *Antirrhinum* bee-specialized? *Journal of Natural History* 44: 1427-1443.
- Veiga, T., Guitián, J., Guitián, P., Guitián, J., Sobral, M. 2015. Are pollinators and seed predators selective agents on flower color in *Gentiana lutea*? *Evolutionary Ecology* 29: 451-464.
- Waelti, M.O., Page, P.A., Widmer, A., Schiestl, F.P. 2009. How to be an attractive male: floral dimorphism and attractiveness to pollinators in a dioecious plant. *BMC Evolutionary Biology* 9: 190.
- Waller, D.M. 1979. The relative costs of self- and cross-fertilized seeds in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* 66: 313-320.
- Wardhaugh, C.W. 2015. How many species of arthropods visit flowers? *Arthropod-Plant Interactions* 9: 547-565.
- Waser, N.M. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. En: Real, L. (ed.), *Pollination Biology*, pp. 241-285. Academic Press, Cambridge, MA, Estados Unidos.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M., Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Webb, C.J., Lloyd, D.G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 163-178.
- Whittall, J.B., Hodges, S.A. 2007. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature* 447: 706-709.
- Wright, J.W., Meagher, T.R. 2004. Selection on floral characters in natural Spanish populations of *Silene latifolia*. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 382-395.
- Xu, S., Schlüter, P.M., Scopece, G., Breitkopf, H., Gross, K., Cozzolino, S., Schiestl, F.P. 2011. Floral isolation is the main reproductive barrier among closely related sexually deceptive orchids. *Evolution* 65: 2606-2620.
- Young, H.J. 2002. Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 89: 433-440.