

## **EVOLUCIÓN DE LAS RELACIONES ENTRE PLANTAS Y POLINIZADORES: LOGROS Y DEFICIENCIAS DE LA AGENDA DARWINIANA**

*Discurso pronunciado por el  
Ilmo. Sr. D. Carlos Herrera Maliani  
en el Acto de su recepción como Académico Numerario  
celebrado el día 23 de octubre de 2006*

Excmo. Sr. Presidente, Excmos. e Ilmos. Sres. Académicos, queridos compañeros y compañeras, señoras y señores.

Como no podía ser menos, antes de decir cualquier otra cosa quiero agradecer a esta corporación su invitación a formar parte de ella. También quiero señalar que mi elección como miembro de esta Real Academia me produce una satisfacción personal muy especial. A la corporación pertenecen la mayoría de los profesores más recordados e intelectualmente influyentes que tuve durante mi paso, ya lejano, por la Facultad de Ciencias de la Universidad Hispalense. Me gustaría demostrarles, con el discurso que ahora inicio, que no perdieron demasiado el tiempo conmigo. También formó parte de esta Academia José Antonio Valverde, fallecido no hace mucho, quien fue mentor y modelo en los comienzos de mi carrera científica. Quiero dedicar estas palabras a su memoria. Aunque las frecuentes alusiones que dedicaré a Darwin no le agradarían demasiado, creo que aprobaría algunas de mis heterodoxias evolucionistas.

Después de haber dedicado media vida, en el sentido más literal, a estudiar la ecología y evolución de las relaciones que vinculan a plantas y animales, la elección del tema general para este discurso no me ha supuesto mayor dificultad. Tampoco me han asaltado dudas acerca del marco teórico general donde inscribirlo. El genetista Theodosius Dobzhansky afirmó, en una frase que se ha hecho célebre, que “Nada tiene sentido en biología si no es a la luz de la evolución”<sup>[1]</sup>. Soy un tozudo y ferviente practicante de ese lema, supongo que porque siempre me ha interesado entender no solo el “qué” y el “cómo” de las cosas, sino también su “por qué”. Y en biología, como bien decía Dobzhansky, el único, el último, el definitivo “por qué” no es otro que la evolución.

Más difícil, sin embargo, me ha resultado tomar una decisión sobre las particularidades y el contenido concreto de este discurso. Plantas y animales interactúan de muchas formas distintas. Los animales polinizan flores, son diseminadores o depredadores de semillas, y consumidores de estructuras vegetativas y reproductivas. Todas estas interacciones –polinización, diseminación, depredación, herbivoría– tienen, cada

una a su manera, una gran proyección en términos evolutivos<sup>[2]</sup>. Al estudio de todas ellas, además, he dedicado algún tiempo y atención, ya que la monotonía temática general de mi investigación ha estado acompañada de una gran dispersión en cuanto a los sistemas concretos de estudio elegidos. Obligado por las limitaciones de tiempo a quedarme con una sola de las interacciones planta-animal en cuyo conocimiento puedo acreditar cierta solvencia, resolví finalmente mis dudas decidiéndome por las relaciones de polinización.

El fenómeno de la polinización, mediante el cual se produce la transferencia de los granos de polen desde las anteras a los estigmas, hace posible la reproducción sexual de las plantas con flores, garantizando así la permanencia de sus poblaciones. La polinización marca el inicio del ciclo de vida vegetal y se produce con anterioridad a las otras interacciones que antes he mencionado. Una planta no puede sufrir depredación o diseminación de sus semillas, por ejemplo, si antes no hubo polinización que propiciara la aparición de esas semillas. Esta precedencia temporal confiere a la polinización una cierta primacía sobre interacciones posteriores en cuanto a su capacidad de influencia sobre los procesos demográficos. Por este motivo, y hablando en términos muy generales, es de esperar que la trascendencia evolutiva de las interacciones entre plantas y animales, así como sus productos adaptativos, se pongan más claramente de manifiesto en las relaciones de polinización. No creo que fuese casual, por tanto, que las relaciones entre plantas y polinizadores adquiriesen un papel tan destacado en la concepción y posterior desarrollo de la teoría darwiniana de evolución por selección natural, así como en algunas de las supuestas refutaciones que sucedieron a la aparición de la teoría darwiniana<sup>[3]</sup>. De todas las relaciones planta-animal, la polinización es la que durante más tiempo y con más dedicación se ha considerado desde una perspectiva evolucionista.

### ***EL EVOLUCIONISMO DARWINIANO Y LAS RELACIONES PLANTA-ANIMAL***

Hace más de 2.000 años, Aristóteles escribió extensamente sobre muchos aspectos de la vida de los animales. Se le atribuyen al menos cinco trabajos importantes en los que describió minuciosamente su anatomía, movimientos, comportamiento y reproducción. Tanta dedicación del gran filósofo al estudio de los animales contrasta mucho con su aparente desinterés por las plantas, a cuyo estudio parece que dedicó solamente un trabajo menor que, además, en opinión de la mayoría de los estudiosos, posiblemente sea apócrifo. Los primeros avances en el conocimiento de las plantas de los que tenemos noticia quedaron para su pupilo y albacea Teofrasto. Como contrapunto a los trabajos zoológicos de Aristóteles, Teofrasto proporcionó unas descripciones exquisitamente detalladas de la historia vital y la reproducción de las plantas, así como de sus respuestas a las variaciones del medio ambiente, pero no prestó ninguna atención, que sepamos, a la biología de los animales. Las contribuciones pioneras de estos dos filósofos sentaron las bases de las dos disciplinas que con el tiempo se llamaron Zoología y Botánica.

He traído aquí esta antigua historia de los comienzos de las ciencias naturales porque ilustra muy bien una característica secular del estudio de plantas y animales. Me refiero al hecho de que, tradicionalmente, el conocimiento de ambos grupos de organismos ha avanzado de forma independiente, por caminos separados, y bajo el liderazgo de científicos e instituciones diferentes. Esta separación histórica cristalizó en la segunda mitad del siglo XVIII, cuando los jardines botánicos y los museos de historia natural se convirtieron en los lugares designados para llevar a cabo, por separado, los estudios sobre plantas y animales. Las consecuencias de esta disgregación pueden todavía reconocerse en el modo en que nuestras facultades universitarias de biología se organizan en departamentos.

Las diferencias que separan a plantas y animales en cuanto a constitución y funcionalidad son muchas y muy importantes, y es fácil de comprender las poderosas razones que asistieron a quienes delinearon la separación clásica de los objetos naturales en tres reinos: Animal, Vegetal y Mineral. De todas las diferencias, y siendo la polinización el tema de mi discurso, merece la pena resaltar aquí la más obvia. Las plantas son inmóviles, mientras que los animales son móviles. Esta complementariedad de atributos es la que ha hecho posible la evolución de relaciones mutualistas entre plantas y animales que se basan en el intercambio de un bien (recompensas alimenticias para el animal aportadas por la planta, como el néctar) por un servicio (el movimiento de los gametos de las plantas entre los verticilos florales masculinos y femeninos).

Como sucede con otros aspectos de la biología, la obra de Charles Darwin marcó un antes y un después en lo que atañe a las actitudes hacia el estudio de animales y plantas. Con su teoría de evolución por selección natural<sup>[4]</sup>, Darwin proporcionó un escenario conceptual radicalmente nuevo, gracias al cual las características de los seres vivos podían explicarse como respuestas adaptativas a la selección ejercida por otros organismos de la misma u otras especies. Esto permitió, entre otros muchos avances que todos conocemos, sentar las bases conceptuales para salvar el hueco que históricamente había separado a la zoología y la botánica. En el capítulo cuarto de *The Origin of Species*, precisamente en el que introduce su concepto revolucionario de selección natural, Darwin afirma de modo tajante, por ejemplo, que “plantas y animales, aun siendo de lo más remoto en la escala natural, están unidos entre sí por una maraña de relaciones complejas”. Esa estrecha conexión ecológica la puso de manifiesto muchas veces en su obra, como cuando usaba como ejemplo las relaciones entre plantas productoras de frutos carnosos y los pájaros frugívoros que diseminan sus semillas (p.ej., muérdago y zorzales), o entre plantas con flores y los insectos que las polinizan (p.ej., alfalfa y abejorros).

Las estrechas vinculaciones ecológicas y dependencias mutuas entre plantas y animales, combinadas con la idea de evolución por selección natural, condujeron, por un lado, a esperar que para comprender la morfología, funcionalidad e historia vital de muchas plantas fuese necesario comprender las influencias selectivas ejercidas por los animales en tiempo evolutivo. Pero además, y es éste un aspecto que se ha reconocido menos veces que el anterior, también llevó a esperar que las mejores y más claras evidencias de adaptación por selección natural han de encontrarse precisamente en



aquellas características de las plantas que están más estrechamente vinculadas con su dependencia de los animales, particularmente aquellas que tienen una influencia decisiva sobre la fecundidad o la supervivencia o, por usar una terminología más genuinamente darwiniana, sobre el resultado de la “lucha por la existencia”.

Con gran concisión, Darwin dejaba claras estas expectativas en su breve prólogo a la edición inglesa del libro de Hermann Müller titulado “*The fertilisation of flowers*”<sup>[5]</sup>, publicada en 1883, veinticinco años después de la aparición de *The Origin*. En este extraordinario libro, Müller describió las flores y los mecanismos de polinización por insectos de innumerables plantas de Europa central y occidental en un grado de detalle, y con una exhaustividad, que todavía no han sido superados. En su prólogo, Darwin afirma que el libro de Müller servirá para que cualquier observador “se deleite al contemplar la perfección de las adaptaciones por las cuales los insectos son forzados, inconscientemente por su parte, a llevar el polen de los estambres de una planta al estigma de otra”. Y añade a continuación, en puro *understatement* británico: “Durante largo tiempo, el diseño en la naturaleza ha interesado a muchos hombres, y aunque el tema debe ahora mirarse desde un punto de vista algo diferente del empleado hasta este momento, no por ello se vuelve menos interesante”. Darwin está aludiendo aquí al papel renovador de su teoría de evolución por selección natural a la hora de interpretar las complejidades florales, y a su primacía intelectual sobre las explicaciones clásicas. Éstas recurrían al diseño por un ser inteligente superior y habían prevalecido durante el siglo XIX como consecuencia de la influencia ejercida por el libro de Christian Konrad Sprengel “*Descubrimiento del secreto de la naturaleza en la estructura y fertilización de las flores*”, publicado en la última década del siglo XVIII<sup>[6]</sup>. En los primeros renglones de su libro, Hermann Müller mencionaba expresamente a Sprengel como “el primero en ver el tema [de las características florales] a la luz de la adaptación”, lo que explica la elegante reivindicación del sabio británico que he mencionado antes. No hay duda de que Müller, convencido evolucionista, tan solo se refería a que Sprengel fue el primero en identificar el “propósito útil” para las plantas de los “colores, olores, y formas singulares” de las flores, y no a que aquél descubriera que tales rasgos son la consecuencia observable de un proceso de adaptación por selección natural. Sin embargo, haciendo sinónimos la utilidad actual de los caracteres florales con su origen adaptativo mediante selección natural, y repitiéndolo muchas veces a lo largo de su libro, el *non sequitur* implícito de Müller sembró la semilla de un importante problema que ha venido aquejando desde entonces a los análisis evolucionistas de la diversificación floral. Volveré más adelante sobre este punto.

Las dos proposiciones a las que me he referido antes, es decir, la del valor explicativo de la selección por animales para comprender a las plantas, y la de mayores expectativas de evidencias probatorias en rasgos vegetales moldeados por los animales, han sido dos pilares fundamentales del programa de investigación sobre la evolución de las relaciones planta-animal desde los tiempos de Darwin hasta nuestros días. Han servido como referencia o paradigma teórico general que ha alimentado un caudal incesante de predicciones verificables, la materia prima indispensable para cualquier progreso científico. ¿En qué medida han sido refrendadas estas expectativas por la evidencia

empírica? Dedicaré el resto de mi discurso a mostrar, en primer lugar, cuáles han sido los logros de lo que yo llamo la “agenda darwiniana” para el estudio de las interacciones planta-polinizador. Resaltaré después aquellas facetas en que dicha agenda se ha quedado corta, y el significado de estas limitaciones.

## **LOS LOGROS DE LA AGENDA DARWINIANA**

Creo que la mayoría de los biólogos coincidirán en reconocer que la polinización de las flores por animales proporciona el ejemplo más ilustrativo de la actuación de la selección natural y sus productos adaptativos. No debe sorprendernos por tanto que el primer libro que publicó Darwin después de *The Origin*, tan solo tres años después, fuera un extenso tratado sobre las distintas “triquiñuelas mediante las cuales las orquídeas son fertilizadas por los insectos”<sup>[7]</sup>. Con la meticulosidad y perspicacia observadora que lo caracterizaban, Darwin dedicó las trescientas páginas de esa maravillosa obra a describir una serie de caracteres morfológicos y funcionales de las flores de muchas especies de orquídeas, sugiriendo en cada caso su función para la transferencia de polen de una planta a otra, los mecanismos implicados, y postulando su significado adaptativo. Este libro fue el primero de la larga serie de monografías que Darwin elaboró para aportar evidencia empírica en apoyo de la recién nacida teoría de evolución por selección natural, y causó una revolución en el campo de la botánica que propició la aparición de una copiosa literatura sobre biología floral y ecología de la polinización. El libro de Hermann Müller al que me he referido anteriormente fue quizás la primera y más influyente de todas esas secuelas. Además, el libro de Darwin sobre las orquídeas marcó el punto de partida y sentó las premisas para una tradición en el estudio de las relaciones evolutivas entre plantas y animales que ha prevalecido casi inmutables durante siglo y medio. Desde entonces, el estudio del papel jugado por los animales polinizadores en la extraordinaria diversificación de las angiospermas ha ocupado un lugar destacado en la agenda de los botánicos, ecólogos vegetales y biólogos evolucionistas<sup>[2, 8, 9, 10]</sup>.

El programa de investigación en biología de la polinización que siguió a la pionera obra darwiniana sobre las orquídeas se ha venido caracterizando, como aquella, por la búsqueda sistemática del valor adaptativo de los caracteres florales en relación con los polinizadores, especialmente su papel en el fomento de la transferencia cruzada de polen. Esta actividad investigadora, practicada asiduamente durante la mayoría del siglo XX, sirvió para identificar algunas espectaculares adaptaciones de las plantas a sus polinizadores, muchas de las cuales se han convertido en ejemplos de libro de texto de botánica, ecología o evolución. Piénsese, por ejemplo, en las yucas, las higueras o en tantas orquídeas tropicales cuyas flores nos maravillan por su complejidad casi inimaginable. Sin embargo, el prolongado éxito de ese programa de investigación no se debe solamente a su capacidad para identificar todos esos ejemplos canónicos de espectaculares adaptaciones florales. Téngase en cuenta que la inmensa mayoría de las interacciones entre plantas y polinizadores pivotan alrededor de rasgos ni sofisticados ni espectaculares.



La segunda, y creo que principal, razón para el éxito del programa darwiniano ha sido su capacidad para demostrar la existencia, *en muchos casos*, de una clara asociación entre quiénes son los principales polinizadores de una especie de planta y determinadas combinaciones de rasgos florales funcionales o estructurales, que se conocen como “síndromes de polinización”<sup>[11]</sup>. A menudo, se observa que linajes de plantas filogenéticamente muy alejados convergen en unos pocos tipos florales bien definidos, cada uno de los cuales está además predeciblemente asociado con un grupo animal concreto. Ejemplos clásicos de estos síndromes los tenemos, por ejemplo, en la asociación existente entre polinización por aves y flores rojas de corolas largas y tubulares, o en la correlación entre floración nocturna, largas corolas blanquecinas, emisión crepuscular de compuestos aromáticos, y polinización por polillas de larga trompa<sup>[12]</sup>.

Las asociaciones recurrentes entre rasgos florales y tipo de polinizador, que Darwin evidentemente conocía pero en las que curiosamente no hizo hincapié a pesar del valor confirmatorio para su teoría, fueron resaltadas por sus epígonos de mediados del siglo XX e interpretadas como la evidencia más clara e inequívoca de la adaptación de las plantas a sus polinizadores animales. Además, la extraordinaria diversidad de rasgos florales que muestran las plantas superiores, unida a la multiplicidad de síndromes de polinización, han servido para sugerir y apoyar la idea de que la selección natural divergente ejercida sobre las plantas superiores con flores por un amplio abanico de polinizadores ha jugado un papel diversificador decisivo, filogenéticamente hablando, del conjunto de las angiospermas. Las angiospermas representan una de las mayores radiaciones biológicas ocurridas en nuestro planeta en tiempos geológicos recientes. Actualmente se reconocen unas 270.000 especies, aunque la cifra real quizás se acerque al doble. La mayoría de ellas son polinizadas por animales, y dependen de estos para reproducirse sexualmente. Los linajes principales se originaron 130-90 millones de años atrás (Maa), a lo que siguió una expansión ecológica extraordinaria que las llevó a dominar la mayoría de las comunidades vegetales terrestres hacia 100-70 Maa. En una carta dirigida a John D. Hooker en julio de 1879, Charles Darwin se refirió a la rápida diversificación de las angiospermas y su rápida ascensión a la dominancia de las comunidades vegetales como un “abominable misterio”<sup>[13]</sup>. El descubrimiento de que la interacción entre plantas y polinizadores ha contribuido de manera fundamental a la tremenda diversificación de las angiospermas es sin duda uno de los hallazgos más significativos de la biología y ecología evolutivas modernas. Merece la pena por tanto detenerse un momento a resumir brevemente las principales evidencias que apoyan esta interpretación.

El primer análisis riguroso que demostró una conexión entre polinización por animales y diversificación de las angiospermas se lo debemos al botánico norteamericano Verne Grant, quien demostró en 1949 que los rasgos que se usan para diferenciar las especies (“rasgos taxonómicos”) incumben predominantemente a las estructuras reproductivas, especialmente flores, en el caso de aquellos linajes que son polinizados por animales, pero no en el caso de los linajes que son polinizados por agentes abióticos como el viento o el agua<sup>[7]</sup>. A esta línea de evidencia inicial vinieron a añadirse otras en décadas posteriores. El aumento en la disponibilidad de fósiles de plantas y anima-

les, especialmente insectos, que se produjo durante la segunda mitad del siglo XX ha demostrado que el punto álgido de la radiación de las angiospermas y de algunos de sus grupos principales de polinizadores fueron bastante coincidentes a escala de tiempo geológico, y que en ambos casos tuvo lugar hacia mediados del Cretácico<sup>[14]</sup>.

Además de estas coincidencias desveladas por los fósiles, algunos análisis comparativos de las tasas de diversificación (número de nuevos taxones aparecidos por unidad de tiempo geológico) han demostrado que la diversificación ha sido más rápida y ha dado lugar a más especies en los linajes polinizados por animales que en aquellos que son polinizados por agentes abióticos<sup>[15, 16, 17]</sup>. Este patrón general ha sido corroborado recientemente por estudios filogenéticos de algunos linajes concretos basados en análisis de secuencias de ADN (p.ej., géneros *Aquilegia*, *Narcissus*). En estos casos se ha demostrado que las variaciones en rasgos florales y, en concreto, la adquisición de novedades morfológicas relacionadas con la polinización animal han jugado un papel clave en la aparición de nuevas especies<sup>[18, 19, 20]</sup>. Tomadas en conjunto, por tanto, todas estas líneas de evidencia sugieren que la polinización por animales ha jugado un papel clave como motor de diversificación de las plantas superiores.

Todas las evidencias anteriores se refieren fundamentalmente a una escala macroevolutiva, es decir, a nivel de especie o superior. Sin embargo, la agenda darwiniana de indagación sobre el papel evolutivo de la polinización por animales ha incorporado también en las últimas décadas, cada vez con más frecuencia, estudios a nivel microevolutivo. La mayoría de ellos han demostrado que una variación intraespecífica en rasgos florales como color, forma, tamaño o características del néctar se traduce efectivamente en variaciones de la eficacia biológica (*fitness*) de las plantas individuales<sup>[21, 22, 23, 24]</sup>, como consecuencia del comportamiento discriminador de los polinizadores y/o sus distintas capacidades de transferencia de polen. Dicho con otras palabras, la mayoría de estas investigaciones han demostrado que cuando existe oportunidad para que haya selección sobre rasgos florales (es decir, existe varianza fenotípica individual en estos rasgos), los polinizadores manifiestan su capacidad para favorecer a unos fenotipos sobre otros y, por consiguiente, para dirigir la evolución de los rasgos florales más probablemente hacia unas direcciones que hacia otras.

Desde el punto de vista de las especies concretas de plantas, las distintas especies de polinizadores con las que cada una interacciona difieren en cuanto a su calidad como agentes de transferencia de polen. Por consiguiente, la selección natural ejercida por un grupo multiespecífico de polinizadores sobre los rasgos florales tenderá a favorecer a aquellos fenotipos florales que mejor se acomoden a las preferencias de las especies que sean las más eficientes. Esta predicción acerca del curso de la respuesta a la selección ejercida por los polinizadores fue formulada inicialmente por G. Ledyard Stebbins, y se conoce como el "principio del polinizador más efectivo"<sup>[25]</sup>. Representa una formulación explícita de los mecanismos microevolutivos que están detrás de la diversificación floral de las angiospermas, y ha proporcionado una referencia importante para abordar tests explícitos de adaptación floral a polinizadores en especies concretas.

La demostración empírica y directa de que los polinizadores efectivamente poseen la capacidad de ejercer selección natural sobre características florales se ha hecho es-



perar más o menos un siglo desde que Darwin la postulara por primera vez. Este hecho representa el eslabón crucial que sostiene al andamiaje conceptual que vincula la polinización por animales y la diversificación de las angiospermas. No podemos olvidar que una de las piedras angulares del marco teórico evolucionista comúnmente aceptado en nuestros días es precisamente el considerar que los procesos macroevolutivos que generan la diversidad biológica en forma de especies y linajes diferentes son meras extensiones de los fenómenos microevolutivos que tienen lugar a nivel intraespecífico (p.ej., diferenciación local, estructura geográfica)<sup>[26, 27]</sup>. Es decir, la evolución transespecífica se entiende como una prolongación natural y estadio ulterior de la diversificación intraespecífica. Históricamente, esta premisa de continuidad entre procesos micro y macroevolutivos representó uno de los puntos fundamentales de consenso alrededor de los cuales se fraguó la Nueva Síntesis, o Síntesis Neodarwiniana, de la teoría evolucionista<sup>[28, 29]</sup>. Pero ha sido también el flanco de la Síntesis que ha suscitado más críticas, disentimientos y controversias en las últimas décadas, sobre todo como resultado de la formulación ampliada (que no contraria) que supuso la idea de evolución por equilibrios intermitentes (*punctuated equilibria*) abanderada durante las tres últimas décadas del siglo XX por paleontólogos como Niles Eldredge, Steven Stanley y Stephen Jay Gould<sup>[30, 31, 32]</sup>. Por resumirlo de forma algo caricaturesca, el paradigma de los equilibrios intermitentes propone diferencias fundamentales en cuanto a los mecanismos implicados en los procesos micro y macroevolutivos, y sostiene que la mayoría de los cambios evolutivos experimentados por las especies se producen de forma relativamente rápida durante cortos intervalos de evolución filética.

Recapitulando lo dicho hasta aquí, podemos decir que la agenda darwiniana aplicada al estudio de las relaciones planta-polinizador ha establecido tres importantes conclusiones: que los polinizadores pueden efectivamente ejercer selección sobre características florales; que ciertos rasgos florales de algunas plantas han de interpretarse como la consecuencia adaptativa de la selección ejercida por los polinizadores; y que la interacción con los polinizadores ha jugado un papel fundamental en el proceso de radiación adaptativa de las angiospermas. El conjunto de mecanismos próximos mediante los cuales los polinizadores ejercen sus presiones de selección sobre las plantas también los comprendemos razonablemente bien hoy en día.

### **LAS LIMITACIONES DE LA AGENDA**

Los logros principales de la agenda darwiniana a los que me acabo de referir representan conclusiones de naturaleza *cualitativa*. Dicha agenda ha sido considerablemente menos exitosa en resolver algunas cuestiones *cuantitativas* que son igualmente relevantes desde una perspectiva evolucionista. La demostración de que los polinizadores pueden ejercer selección sobre ciertos rasgos florales y las plantas pueden responder a dicha selección no demuestra en modo alguno que ambos fenómenos ocurran de forma generalizada y universal. Tampoco demuestra que todos o la mayoría de los rasgos florales de cada una de las especies polinizadas por animales hayan sido realmente



moldeados en tiempo evolutivo por la acción selectiva de sus polinizadores actuales. Si se acepta la distinción conceptual entre la certeza de que un fenómeno sucede y la frecuencia real con la que sucede, surgen dos preguntas importantes. ¿Cómo de frecuentes son las especies de plantas cuyos rasgos florales han sido moldeados por la selección ejercida por sus polinizadores actuales? ¿Cuánto del fenotipo floral de una planta es consecuencia, en promedio, de la selección ejercida por los polinizadores? Estas dos preguntas representan versiones específicas de una más general e informal, ¿cómo de frecuentes son las adaptaciones florales a los polinizadores en la naturaleza?.

Hacerse preguntas acerca de la frecuencia de las adaptaciones florales a los polinizadores sólo tiene sentido si suponemos que los rasgos florales de una planta no siempre han de representar adaptaciones a sus actuales polinizadores. Si bien es cierto que ningún estudioso moderno se atrevería a proponer de forma explícita, ni defender, que cada uno de los caracteres florales de todas las especies de plantas representan adaptaciones, no lo es menos que las evidencias positivas de adaptación floral han recibido mucha más consideración que las evidencias negativas. Este hecho seguramente debemos relacionarlo con la antigua tradición darwiniana, iniciada en un momento en que era urgente destacar cualquier evidencia en apoyo de la recién nacida teoría de la evolución por selección natural. Sin embargo, como veremos a continuación, distintas líneas de evidencia sugieren que los rasgos florales de una planta no representan necesariamente adaptaciones a sus polinizadores<sup>[33]</sup>.

Me refería hace unos minutos al concepto de “síndrome de polinización” y al importante papel que su reconocimiento jugó para entender la importancia de las relaciones planta-polinizador en la diversificación de las angiospermas<sup>[10]</sup>. A pesar de esto, sin embargo, su aplicación indiscriminada, poco rigurosa, y demasiadas veces carente de evidencia empírica, ha servido para exagerar el grado de adaptación de las plantas a los polinizadores. En la mayoría de los casos, los rasgos florales que definen a los diferentes síndromes sirven de poco para predecir cuáles van a ser los polinizadores de una especie concreta, y a menudo esos síndromes florales tampoco explican las diferencias interespecíficas en composición de polinizadores. Este hecho se ha comprobado en diversas comunidades vegetales ibéricas. En todas ellas, la mayoría de las especies son polinizadas por dos o más órdenes diferentes de insectos (es decir, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera), y el número medio de órdenes implicados en la polinización de una especie no guarda relación con aspectos fundamentales de la morfología floral, como por ejemplo que sean tubulares o abiertas. Cada orden de insectos se ha asociado tradicionalmente con un síndrome de polinización diferente<sup>[11]</sup>, por lo que esos resultados y otros similares obtenidos en otros continentes sugieren que la mayoría de las especies de plantas están escasamente especializadas en sus polinizadores<sup>[32, 34]</sup>.

Como mencioné anteriormente, el tipo de evidencia que se ha usado tradicionalmente desde los tiempos de Darwin y Müller para apoyar la adaptación de las plantas a sus polinizadores, han sido observaciones de ajustes más o menos perfectos entre la forma y función de una flor concreta y las características morfológicas, energéticas o comportamentales de los animales que las polinizan. Sin embargo, por sugerente que pueda intuitivamente resultarnos la asociación entre utilidad y adaptación, este tipo

de información proporciona por sí sola un apoyo muy débil a la hipótesis de que la adaptación de las flores a sus polinizadores haya sido realmente la *causa* última de esos “perfectos ajustes” que observamos. Las plantas pueden ser polinizadas exitosamente incluso cuando los rasgos implicados directamente (p.ej., forma, estructura, color) no hayan evolucionado en relación con sus polinizadores actuales. En otras palabras, muchos rasgos florales de muchas especies, aunque efectivamente contribuyan a la eficacia biológica en las condiciones actuales, no evolucionaron originalmente en relación directa con su utilidad actual y han de ser interpretados como exaptaciones, en el sentido de Gould y Vrba<sup>[35]</sup>, más que como adaptaciones en sentido estricto. Distintas líneas de evidencias apoyan esta proposición.

Una de ellas nos la proporcionan los experimentos naturales a gran escala que causa el hombre cuando expande artificialmente el área de distribución de muchas especies y las introduce en nuevas regiones con fines ornamentales o económicos. Aunque tradicionalmente hayan sido más divulgados los ejemplos de plantas introducidas cuya reproducción sexual fracasa por falta de los polinizadores adecuados en sus nuevos hábitats<sup>[11, 36, 37]</sup>, existen también multitud de ejemplos que demuestran que plantas introducidas en otros continentes son polinizadas con éxito por conjuntos de polinizadores completamente nuevos para ellas y con los cuales no comparten la más mínima historia evolutiva común<sup>[38, 39, 40]</sup>. En muchos casos, estas relaciones de mutualismo recién establecidas entre plantas y polinizadores son tan exitosas que acaban propiciando la expansión de aquéllas en los nuevos hábitats como especies plaga invasoras<sup>[41]</sup>. Este fenómeno lo conocen bien los cuidadores de jardines botánicos de todo el mundo, acostumbrados a contemplar cómo plantas exóticas procedentes de todos los rincones del planeta acaban siendo polinizadas con éxito por polinizadores locales cuya composición taxonómica y características difieren radicalmente de aquellos con los que normalmente esas plantas están en contacto en sus regiones de origen.

La falta de una historia evolutiva compartida entre plantas y polinizadores resulta evidente en el caso de las plantas que han sido introducidas recientemente por el hombre en hábitats remotos, ecológica y geográficamente, de aquellos en los cuales evolucionaron originalmente, y nadie se atrevería a proponer explicaciones adaptativas (en relación a sus nuevos polinizadores) para explicar sus rasgos florales. Pero la falta de una historia evolutiva común entre plantas y polinizadores puede producirse también en contextos mucho menos evidentes. En las Islas Canarias existen al menos 12 especies y 6 géneros de plantas cuyas flores poseen las características clásicas del síndrome de polinización por aves, es decir, grandes corolas tubulares de colores rojos o anaranjados, carentes de olor, y que producen un néctar copioso y diluido. En la actualidad, no vive en las Canarias ninguna especie de ave perteneciente a ningún grupo típicamente nectarívoro, lo cual no es óbice para que esas plantas sean polinizadas con éxito por varias especies de pequeños pájaros insectívoros y frugívoros del género *Sylvia* que explotan de forma oportunista su abundante producción de néctar<sup>[42, 43]</sup>. Aunque esas plantas son reliquias endémicas supervivientes de bosques tropicales y subtropicales de la Era Terciaria, las aves que las polinizan hoy en día en las Islas Canarias tienen una distribución muy amplia en la Región Paleártica Occidental y su

origen evolutivo es mucho más reciente. Estos pájaros modernos que polinizan plantas de linajes tan antiguos son unos simples recién llegados al escenario ecológico, desde luego no los polinizadores originales que interaccionaron con esas plantas en la flora terciaria continental donde tuvieron su origen. La polinización de esas plantas la efectúan, con completo éxito, polinizadores a los que ciertamente no están adaptadas.

Tenemos ejemplos todavía más cercanos que muestran los peligros que acechan a quienes usan únicamente las observaciones de “perfectos ajustes” morfológicos o funcionales entre planta y polinizador para inferir adaptación a los polinizadores. La Violeta de Cazorla (*Viola cazorlensis*) es una violeta endémica del Macizo Cazorla-Segura y algunas sierras aledañas de las provincias de Jaén y Albacete. Es una especie perteneciente a un linaje de origen muy antiguo que, entre otras peculiaridades, posee flores con corola cerrada, de entrada muy angosta que da paso a un fino, largo y espectacular espolón (longitud media = 25 mm), el más largo de todas las especies europeas de su género. El néctar se acumula al final del espolón, y solo puede ser alcanzado por algún insecto provisto de trompa larga y fina. Las peculiaridades de la Violeta de Cazorla, no terminan ahí, ya que es polinizada por una única especie de polilla diurna (*Macroglossum stellatarum*), algo realmente inusual para nuestras latitudes. Este insecto tiene una larga espiritrompa, cuya longitud media es de 26 mm, es decir, prácticamente idéntica a la longitud del espolón de la Violeta. Esta estrecha coincidencia morfológica podría hacernos caer en la tentación de proponer que su peculiar morfología floral representa una espectacular adaptación, y que su inusual espolón ha evolucionado como una respuesta adaptativa a selección direccional ejercida por su único polinizador. No obstante, esta hipótesis necesitaría para verse refrendada que la longitud del espolón estuviese correlacionada significativamente con la fecundidad, una relación que se ha encontrado en otras especies con largas corolas tubulares y que se ajusta a las predicciones efectuadas explícitamente por Darwin en su tratado sobre las flores de las orquídeas al que me he referido anteriormente<sup>[44]</sup>. En el caso de *Viola cazorlensis*, sin embargo, esa relación no se cumple, y no existe relación alguna entre longitud del espolón y fecundidad de las plantas, por lo que los largos espolones de esta especie no pueden interpretarse como una adaptación promovida por su polinizador actual<sup>[20]</sup>.

El ejemplo de la Violeta de Cazorla no representa, ni mucho menos, un caso aislado o una rareza. En la última década se han ido acumulando un número nada desdeñable de ejemplos que demuestran, para especies pertenecientes a linajes diferentes y condiciones ecológicas muy dispares, que rasgos florales supuestamente importantes para la interacción con los polinizadores no están actualmente sujetos a selección natural por los polinizadores<sup>[45, y referencias allí citadas]</sup>. No conozco ningún análisis formal que haya determinado si la frecuencia relativa con que aparecen resultados “positivos” y “negativos” en la literatura sobre polinización se ve afectada por publicación selectiva (es decir, cuando la significación estadística de unos resultados observacionales o experimentales afectan a su probabilidad de ser publicados). Sin embargo, la información procedente de otras disciplinas le lleva a uno a sospechar que las investigaciones que no logran demostrar un efecto selectivo de los polinizadores sobre las flores tienen menos probabilidad de ser publicadas que las que encuentran resultados significativos<sup>[46]</sup>. Si esto



fuese así, la información de la que disponemos actualmente estaría sobrestimando la frecuencia de casos en que los polinizadores ejercen selección sobre las flores.

### **RECAPITULACIÓN Y PROPUESTAS PARA EL FUTURO**

La agenda darwiniana ha logrado un éxito considerable al revelarnos la importancia que han tenido las interacciones planta-polinizador en la diversificación de las angiospermas, desvelar multitud de casos en que las características florales solo pueden comprenderse como adaptaciones a los polinizadores, y documentar los mecanismos responsables. Se ha logrado demostrar con frecuencia que las características de las flores han sido moldeadas por sus polinizadores, y entendemos relativamente bien cómo y por qué pueden llegar a producirse las adaptaciones florales. Sin embargo, abundan las razones para dudar de la universalidad del fenómeno y, por tanto, para preguntarnos con qué frecuencia las características florales que observamos en la naturaleza representan verdaderas adaptaciones a los polinizadores actuales.

La agenda darwiniana, tal como fue originalmente concebida y del modo en que se ha desarrollado hasta nuestros días, es intrínsecamente incapaz de contribuir a responder esta pregunta. Ha sido un programa de investigación diseñado en un momento en que lo que se necesitaba era demostrar que la evolución por selección natural realmente sucedía y que sus productos estaban ante nosotros, como podía demostrarse mediante el examen detallado de las características de muchos organismos. Estos organismos han sido tradicionalmente elegidos de entre los muchos posibles precisamente por su mayor valor probatorio, es decir, porque se esperaba *a priori* que proporcionarían las pruebas que la teoría necesitaba. Dicho programa ha cubierto ampliamente sus objetivos y después de más de cien años siguiendo la estela de Darwin, nadie en sus cabales puede dudar hoy de que las plantas con flores muestran innumerables adaptaciones a sus polinizadores. Ha llegado el momento de hacerse preguntas acerca de la universalidad de este hecho.

La teoría evolutiva darwiniana no se ve amenazada de ningún modo si aceptamos que, en algunos casos, las adaptaciones a los polinizadores pueden no producirse, simplemente porque dicha teoría no hace una demanda explícita de universalidad y omnipresencia de las adaptaciones (sencillamente porque su estructura lógica no permite ni siquiera plantear tal requisito). Solo necesitaríamos una extensión conceptual de dicha teoría donde tuviesen cabida nuevas preguntas como, por ejemplo, “¿Con qué frecuencia mostrarán las plantas adaptaciones florales a sus polinizadores?”, “¿En qué medida dependerá esa frecuencia de la posición filogenética, las condiciones ecológicas, o el contexto histórico o biogeográfico?”. Estas nuevas preguntas solo podrán hacerse en el seno de nuevos paradigmas. Cada paradigma científico lleva asociado su propio espacio de interrogación realizable, y solo se llegan a formular aquellas preguntas que están dentro de ese espacio específico, como nos mostró Kuhn hace ya medio siglo<sup>[47]</sup>.

El paradigma evolucionista darwiniano no es capaz de explicar por qué los rasgos de una cierta fracción de las especies no evidencian señales de adaptación relaciona-

das con su funcionalidad y contextos ecológicos actuales. Existen actualmente otros paradigmas que, sin cuestionar en lo esencial los elementos del paradigma darwiniano, proporcionan extensiones conceptuales en las que sí es posible acomodar confortablemente las observaciones empíricas que hablan de ausencia de adaptación. La teoría de los “equilibrios puntuados”, o “equilibrios intermitentes, a la que me he referido anteriormente es una de ellas. Si, como propone esta teoría, las características de las especies se moldean rápidamente durante los breves períodos en que se originan y el resto de su historia evolutiva está dominado por largos períodos de estasis o constancia fenotípica, es fácil predecir que, en un momento dado, los rasgos de una parte de las especies que coexisten en una región determinada tendrán poco que ver con las características de los animales con que están interaccionando en ese tiempo y lugar. Una situación así se ha demostrado, por ejemplo, para las plantas leñosas del suroeste de la Península Ibérica, donde existe un amplio grupo de especies pertenecientes a linajes antiguos, que evolucionaron mucho antes de la aparición de las condiciones climáticas mediterráneas en el Plioceno, y cuyas características reproductivas han permanecido sin cambios desde entonces<sup>[48]</sup>.

Hermon Bumpus, el artífice de la primera demostración empírica de la selección natural actuando en condiciones naturales, escribía en 1899 que: “Incluso si la teoría de la selección natural estuviese tan firmemente establecida como la teoría de la gravedad de Newton, el método científico demandaría un examen frecuente de sus proposiciones, y la honestidad científica debería recibir de buen grado ese examen e insistir en su meticulosidad”<sup>[49]</sup>. Esta declaración, que se corresponde bien con lo que yo he venido denominando la “agenda darwiniana”, se comprende sin dificultad en un momento en que la teoría de la selección natural estaba, desde luego, mucho menos establecida que la ley de la gravedad. La situación ha cambiado mucho durante el siglo transcurrido desde entonces. Como he señalado antes, los estudios de evolución deben ampliarse incluyendo nuevas perspectivas que permitan la formulación de nuevas preguntas. Si queremos comprender bien cómo se producen y se mantienen las adaptaciones, hemos de tomarnos en serio otras alternativas e identificar qué fenómenos y factores las limitan, dificultan o impiden. Esta idea la resume bien Futuyma cuando escribe, en 1979, que “Cuando uno considera lo raras que son las poblaciones en variación genética y que las respuestas a la selección artificial tienen lugar casi invariablemente, el hecho notable no es que algunas poblaciones se adapten rápidamente a las condiciones cambiantes, sino más bien que tan pocas lo hagan”<sup>[50]</sup>.

## **CONSIDERACIONES FINALES**

Todo mi discurso ha transcurrido, como no podía ser menos, dentro de los estrictos márgenes académicos que impone la ocasión. Pero no quisiera terminarlo sin relacionar el tema teórico y un tanto esotérico que he tratado con un problema real y acuciante al que se enfrenta nuestra sociedad. Me refiero a la acelerada desaparición de especies. La creciente pérdida de biodiversidad que se produce a nuestro alrededor es un elemento



central, a la vez causa y efecto, de la crisis ambiental global por la que atraviesa nuestro planeta, esa “*Tierra herida*” a la que en un reciente libro se referían conjuntamente los Miguel Delibes, padre e hijo, en un atractivo diálogo<sup>[51]</sup>. Nos produce angustia e inquietud ese creciente caudal de diversidad biológica que fluye como hemorragia incontenible por la herida que entre todos infligimos al planeta. Esa preocupación ha situado a la palabra “biodiversidad” en el vocabulario cotidiano de los medios de comunicación y la cultura general ciudadana, casi siempre usada en agoreros contextos.

La inquietud por el declive de la biodiversidad también se manifiesta, lógicamente, en el mundo académico, y en los últimos 25 años hemos visto surgir y desarrollarse con vigor una disciplina enteramente nueva que conocemos como Biología de la Conservación. Uno de los objetivos de mi discurso ha sido mostrar cómo el conocimiento de los vínculos y mecanismos que relacionan a plantas y animales es esencial para comprender el origen de la biodiversidad vegetal actual. Tan solo por ese motivo ya estaría sobradamente justificado su estudio. Pero en una situación de crisis de la biodiversidad a nivel planetario como la que estamos viviendo, el conocimiento de los mecanismos ecológicos y evolutivos que originaron esa biodiversidad que se nos escapa entre las manos tiene también una innegable proyección práctica, que puede contribuir al desarrollo de estrategias y tácticas de conservación de las plantas un poco más inteligentes, creativas y mejor informadas que las actuales. Porque esa “maraña de interacciones” que liga a plantas y animales a la que se refería Darwin, es la trama que en última instancia sostiene toda la vida en nuestro planeta. Un tema que podría dar de sí para un discurso al menos tan largo como el que ahora termino.

Muchas gracias por su atención.

## **BIBLIOGRAFÍA**

- [1] AYALA, F. J. 1977. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. Theodosius Dobzhansky: 1900-1975. *Journal of Heredity* 68: 3-10.
- [2] HERRERA, C. M., y O. PELLMYR, eds. 2002. *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell, Oxford, Inglaterra.
- [3] HENSLOW, G. 1895. *The origin of plant structures*. Kegan Paul, Trench, Trubner & Co, Londres, Inglaterra.
- [4] DARWIN, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, Londres, Inglaterra.
- [5] MÜLLER, H. 1883. *The fertilisation of flowers*. Traducido y editado por D’Arcy W. Thompson. Prólogo por C. Darwin. MacMillan, Londres, Inglaterra.
- [6] SPRENGEL, C. K. 1793. *Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. [Discovery of the secret of nature in the structure and fertilization of flowers]. Traducción al inglés por P. Haase, en D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett, eds. 1996. *Floral biology*. Chapman & Hall, New York, USA, pp. 3-43.
- [7] DARWIN, C. 1862. *The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects*. John Murray, Londres, Inglaterra.
- [8] GRANT, V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution* 3: 82-97.



- [9] LEPPIK, E. E. 1957. Evolutionary relationship between entomophilous plants and anthophilous insects. *Evolution* 11: 466-481.
- [10] STEBBINS, G. L. 1974. Flowering plants. Evolution above the species level. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- [11] FENSTER, C. B., W. S. ARMBRUSTER, P. WILSON, M. R. DUDASH, y J. D. THOMSON. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375-403.
- [12] FAEGRI, K., y L. VAN DER PIJL. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, Inglaterra.
- [13] DAVIES, T. J., T. G. BARRACLOUGH, M. W. CHASE, P. S. SOLTIS, D. E. SOLTIS, y V. SAVOLAINEN. 2004. Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 1904-1909.
- [14] GRIMALDI, D. 1999. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 373-406.
- [15] ERIKSSON, O. y B. BREMER. 1992. Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families. *Evolution* 46: 258-266.
- [16] RICKLEFS, R. E., y S. S. RENNER. 1994. Species richness within families of flowering plants. *Evolution* 48: 1619-1636.
- [17] DODD, M. E., J. SILVERTOWN, y M. W. CHASE. 1999. Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution* 53: 732-744.
- [18] HODGES, S. A. 1997. Rapid radiation due to a key innovation in columbines (*Ranunculaceae: Aquilegia*). En T. J. Givnish y K. J. Sytsma, eds. *Molecular evolution and adaptive radiation*, pp. 391-405. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- [19] GRAHAM, S. W., y S. C. H. BARRETT. 2004. Phylogenetic reconstruction of the evolution of stylar polymorphisms in *Narcissus* (*Amaryllidaceae*). *American Journal of Botany* 91: 1007-1021.
- [20] SARGENT, R. D. 2004. Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 271: 603-608.
- [21] HERRERA, C. M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs* 63: 251-275.
- [22] MAAD, J. 2000. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. *Evolution* 54: 112-123.
- [23] AIGNER, P. A. 2004. Floral specialization without trade-offs: optimal corolla flare in contrasting pollination environments. *Ecology* 85: 2560-2569.
- [24] CASTELLANOS, M. C., P. WILSON, y J. D. THOMSON. 2004. 'Anti-bee' and 'pro-bird' changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 876-885.
- [25] STEBBINS, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- [26] SIMPSON, G. G. 1953. The major features of evolution. Columbia University Press, New York, USA.
- [27] BOCK, W. J. 1970. Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models. *Evolution* 24: 704-722.
- [28] MAYR, E., y W. B. PROVINE, eds. 1980. The evolutionary synthesis. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- [29] MAYR, E. 2004. 80 years of watching the evolutionary scenery. *Science* 305: 46-47.
- [30] GOULD, S. J., y N. ELDREDGE. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3: 115-151.
- [31] STANLEY, S. M. 1979. Macroevolution. Freeman, San Francisco, California, USA.

- [32] GOULD, S. J., y N. ELDREDGE. 1993. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature* 366: 223-227.
- [33] HERRERA, C. M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. En D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett, eds. *Floral Biology. Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, pp. 65-87. Chapman & Hall, New York, USA.
- [34] WASER, N. M., L. CHITTKA, M. V. PRICE, N. M. WILLIAMS, y J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- [35] GOULD, S. J., y E. S. VRBA. 1982. Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- [36] PROCTOR, M., y P. YEO. 1973. *The pollination of flowers*. Collins, London, Inglaterra.
- [37] LARSON, K. C., S. P. FOWLER, and J. C. WALKER. 2002. Lack of pollinators limits fruit set in the exotic *Lonicera japonica*. *American Midland Naturalist* 148: 54-60.
- [38] RICK, C. M. 1950. Pollination relations of *Lycopersicon esculentum* in native and foreign regions. *Evolution* 4: 110-122.
- [39] PODOLER, H., I. GALON, y S. GAZIT. 1984. The role of nitidulid beetles in natural pollination of annona in Israel. *Acta Oecologica, Oecologia Applicata* 5: 369-381.
- [40] KOHN, J. R., y S. C. H. BARRETT. 1992. Experimental studies on the functional significance of heterostyly. *Evolution* 46: 43-55.
- [41] RICHARDSON, D. M., N. ALLSOPP, C. M. D'ANTONIO, y S. J. MILTON. 2000. Plant invasions – the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93.
- [42] VOGEL, S., C. WESTERKAMP, B. THIEL, and K. GESSNER. 1984. Ornithophilie auf den Canarischen Inseln. *Plant Systematics and Evolution* 146: 225-248.
- [43] OLESEN, J. M. 1985. The Macaronesian bird-flower element and its relation to bird and bee opportunists. *Botanical Journal of the Linnean Society* 91: 395-414.
- [44] NILSSON, L. A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334: 147-149.
- [45] HERRERA, C. M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? *Journal of Evolutionary Biology* 14: 574-584.
- [46] PALMER, A. R. 1999. Detecting publication bias in meta-analyses: a case study of fluctuating asymmetry and sexual selection. *American Naturalist* 154: 220-233.
- [47] KUHN, T. S. 1962. *The structure of scientific revolutions*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- [48] HERRERA, C. M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations of contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist* 140: 421-446.
- [49] BUMPUS, H. C. 1899. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow, *Passer domesticus* (A fourth contribution to the study of variation). *Biological Lectures, Marine Biology Laboratory, Woods Hole* 11: 3-21.
- [50] FUTUYMA, D. J. 1979. *Evolutionary biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- [51] DELIBES, M., y M. DELIBES DE CASTRO, M. 2005. *La Tierra herida. ¿Qué mundo heredarán nuestros hijos?*. Ediciones Destino, Barcelona.