

Análisis de estudios científicos sobre la morfología floral como estrategia adaptativa de las Angiospermas al ambiente

Analysis of scientific studies on floral morphology as an adaptive strategy of Angiosperms to the environment

Irvin Gómez^{1*} 

¹ Universidad de Panamá.

*Autor por correspondencia: Irvin Gómez, irving.gomez-t@up.ac.pa

Recibido: 21 de julio de 2025

Aceptado: 31 de octubre de 2025

Resumen

La morfología floral de las angiospermas se presenta como una estrategia adaptativa fundamental en su evolución, la cual está sumamente relacionada con las interacciones vinculadas con los polinizadores. Este artículo revisa algunas investigaciones científicas que muestran cómo las flores han desarrollado variaciones fenotípicas, como el color, la emisión de fragancias, el tamaño y la disposición de los órganos sexuales, para mejorar su eficacia reproductiva a través de la polinización cruzada. La posición de los órganos sexuales puede estar ligada a la evolución, pues en el caso de la heterostilia, homostilia y la hercogamia, se deben probablemente a las presiones selectivas que ejercen los organismos polinizadores, optimizando el contacto entre el estigma y las anteras. Por otro lado, la morfología del periantio y la presencia de espolones florales han evolucionado haciendo más específico el tipo de polinizador, fomentando la especialización. Se destaca que los síndromes florales, como la miofilia, ornitofilia, quiropterofilia y psicofilia, son el ejemplo de adaptación a grupos específicos de polinizadores, promoviendo la fertilización y el intercambio genético. Además, en condiciones adversas, la autogamia, podría ser considerada, como un mecanismo de supervivencia, demostrando así la plasticidad reproductiva de las angiospermas. Al final se pone de manifiesto la función de las estructuras florales en la emisión de señales químicas y visuales, que podrían alterar la visita de los polinizadores. En este sentido se trata de explicar como la coevolución entre flores y polinizadores es un modelo ejemplar de selección natural que influye en la diversificación de las angiospermas y en la complejidad de sus estrategias reproductivas.

Palabras clave: Autogamia, coevolución, entomofilia, hercogamia, síndrome floral.

Abstract

Floral morphology in angiosperms is presented as a fundamental adaptive strategy in their evolution, one that is closely related to interactions with pollinators. This article reviews some scientific research showing how flowers have developed phenotypic variations, such as color, fragrance emission, size, and the arrangement of sexual organs, to improve their reproductive efficiency through cross-pollination. The position of the sexual organs may be linked to evolution, since in the case of heterostyly, homostyly, and hercogamy, these are probably due to the selective pressures exerted by pollinating organisms, optimizing contact between the stigma and the anthers. On the other hand, perianth morphology and the presence of floral spurs have evolved to make the type of pollinator more specific, promoting specialization. It is highlighted that floral syndromes, such as myophily, ornithophily, chiropterophily, and psychophily, are examples of adaptation to specific pollinator groups, promoting fertilization and genetic exchange. Furthermore, under adverse conditions, self-fertilization

could be considered a survival mechanism, thus demonstrating the reproductive plasticity of angiosperms. Finally, the role of floral structures in emitting chemical and visual signals that could influence pollinator visits is emphasized. In this sense, the aim is to explain how the coevolution between flowers and pollinators is an exemplary model of natural selection that influences the diversification of angiosperms and the complexity of their reproductive strategies.

Keywords: Self-fertilization, coevolution, entomophily, herkogamy, floral syndrome

Introducción

La mayoría de las plantas angiospermas necesitan de los animales para reproducirse. Normalmente son los insectos los colibríes o los murciélagos los que realizan este trabajo, obteniendo algo a cambio y garantizando así la fecundación cruzada.

Algunas plantas como las orquídeas atraen a los polinizadores usando el truco de la comida o algo más poderoso como el sexo, utilizando estrategias más evolucionadas de mimetismo simulando a la hembra de un himenóptero, consiguiendo así dispersar su polen.

Estas estrategias de polinización en las orquídeas generaron dudas difíciles de explicar por la teoría de la evolución. Debido a que la selección natural no premia las complicaciones innecesarias, pero para las orquídeas parece ser que sí, al evolucionar el sistema de atrayente por néctar por estrategias más elaboradas que solo consiguen beneficios para la flor y la frustración para el polinizador.

Esto fue explicado por Charles Darwin en 1862, en su ensayo *Fertilization in orchids*, donde enfatizó en la coevolución, hablando sobre las relaciones entre insectos y plantas. John Alcock, explica en su libro *"An Enthusiasm for Orchids: Sex and Deception in Plant Evolution"*, las estrategias evolutivas existentes en las adaptaciones de las orquídeas para asegurar la fecundación.

En otro sentido, la producción de néctar conlleva un inconveniente, y es que atraerá muchos animales, algunos con deficiencias adaptativas para la polinización, lo cual hará que la planta genere una gran cantidad de polen, casi igual que la cantidad de néctar. Mediante el truco del sexo sólo se atraerá a unos determinados insectos, aunque no se está del todo seguro, sí esos serán los adecuados para asegurar la polinización exitosa.

Otra característica de las flores de las orquídeas es que muestran ciertas variaciones entre sí, en el olor que desprenden produciendo un "mimetismo floral imperfecto" que garantiza el éxito de la fecundación, por la incapacidad de los insectos de reconocer las flores miméticas.

La evolución es una teoría con bases sólidas e irrefutables, y parece que las orquídeas y los insectos plantean la mejor asociación para explicarla.

Investigaciones sustentan que algunos registros fósiles determinaron una fuerte asociación entre angiospermas y grupos de polinizadores que existían a finales del Cretácico (Labandeira, 2002).

El primer libro de Charles Darwin, *"La Fecundación de las Orquídeas"* publicado en 1862, apoyó empíricamente la teoría de la evolución por selección natural, distinguiendo en este las bases de la evolución floral. La relación entre flores y polinizadores ha sido ejemplo de "mutualismo egoísta" donde la evolución de cada interactuante es independiente (Santamaría y Rodríguez, 2015). La existencia de la abundante información bibliográfica que trata de explicar los fenómenos de la evolución floral mediada por polinizadores demuestra la importancia de estas asociaciones para comprender la teoría de la evolución.

De forma generalistas o a través de interacciones muy especializadas, los antecedentes nos muestran cómo las flores en diferentes partes del mundo están adaptándose en diversa medida a sus polinizadores a través del desarrollo del sistema floral el cual incluye recompensas, modelado de sus corolas, órganos sexuales o produciendo estructuras especializadas en la producción de secreciones atrayentes.

Por lo tanto, estas variaciones, causadas por el cambio climático, influyen en el espectro de polinizadores lo cual pueden tener consecuencias no solo a escala ecológica, sino también a escala evolutiva. Luchando en contra de una fuerza invisible pero real, como lo es la selección natural y con la ayuda de diversos

factores ambientales que estimulan esa selección, estas interacciones flor y polinizador han producido la evolución morfológica de las partes florales y en este artículo de revisión se argumentará algunos trabajos científicos que han demostrado que el éxito reproductivo que garantiza la polinización es la causal de ese cambio.

1. Evolución de las Angiospermas por Polinizadores

Los polinizadores juegan un papel importante en la rápida diversificación de las angiospermas (Van der Niet *et al.* 2014).

La evolución de las angiospermas se debe a la evolución floral, debido a que por selección natural esta afecta directamente a su éxito reproductivo. Grant (1949) demuestra en esta cita que la mayoría de las características atractivas para los polinizadores en una planta se encuentran en el órgano floral y que tan buena sea esta estrategia dependerá la dispersión de la especie. Estudios de radiaciones paralelas en las angiospermas y algunos de los grupos principales de polinizadores hacia finales del Cretácico comprueban una interacción especial entre estos dos grupos de organismos no encontrada con otros taxones vegetales (Labandeira, 2002). El resultado es que, insectos y plantas con flores han presentado un número excepcional de interacciones a lo largo de su historia evolutiva logrando una diversificación del linaje de las angiospermas que no han conseguido en el mismo tiempo los factores como el viento y la corriente de agua (Labandeira y Currano 2013).

Aproximadamente un 87% de las especies de angiospermas depende de los polinizadores para reproducirse (Harder y Barrett 2006) estas son especies con flores unisexuales, o sea que presentan obligatoriamente el carácter entomófilo. Además, las especies con autopolinización espontánea utilizan a los polinizadores como vehículos de fecundación cruzada (Kalisz *et al.* 2004). Esto se demuestra fielmente gracias a los estudios de evolución animal desarrollados por Darwin (1862, 1876, 1877), en una fantástica asociación de la evolución por efectos de la selección natural sobre observaciones exhaustivas de polinización en las orquídeas y que se puede leer detalladamente las explicaciones sobre la evolución floral como estrategia de selección natural, en su libro “La Fecundación de las Orquídeas” (Darwin, 1862).

A pesar de que Darwin estableció la asociación paradigmática de un mutualismo entre angiospermas y polinizadores, versiones más modernas de investigación proponen una especie de egoísmo evolutivo individual entre estos organismos (Santamaría y Rodríguez-Gironés 2015).

La evolución floral tiene un carácter microevolutivo el cual ha permitido comprender como los polinizadores seleccionan ciertas flores, ya sea por determinados tipos de polinizadores específicos a un tipo de flor o a un grupo de polinizadores sobre una flor específica donde este grupo garantizaría diferencias en el éxito de dispersión del polen. Se puede decir que el objetivo que persigue la evolución floral es hacer que los polinizadores maximicen su éxito reproductivo incrementando la eficacia en la polinización. Por esta razón es tan importante el tipo de polinizador porque garantizará número de visitas, duración de las visitas, cantidad y calidad del polen que acarren (Herrera 1987, 1989; Rodríguez-Rodríguez *et al.* 2013).

Entonces podemos pensar que el mejor modelo coevolutivo entre plantas y polinizadores deberían ser aquellos que generen interacciones altamente especializadas (Thompson, 1994). Pero si observamos detenidamente una flor en nuestro jardín nos percataríamos de que esta sufre visitas de polinizadores generalizados y diversos.

Sin importar el tipo de polinización las flores han desarrollado una serie de estrategias las cuales aumentan las visitas y la diversidad de polinizadores tratando de garantizarse ciertas recompensas. Estas estrategias son de carácter fenotípico y buscan ser más atractivas a través de las siguientes modificaciones: coloración del perianto, emisión de fragancias, aumento en el tamaño floral, aumento en el número de flores en las inflorescencias. Estas modificaciones buscan otorgar una recompensa que en primer lugar es alimenticia por el polen y el néctar, pero al mismo tiempo enmascara la eficiencia reproductiva.

Otras modificaciones favorecen a los polinizadores más efectivos como los nectarios florales y la heteroanterioria. Otras estrategias menos comunes que podemos mencionar son los reclamos alimenticios o

sexuales falsos observados en las orquídeas. Una vez conseguido el éxito en la atracción el siguiente paso en la evolución floral es el ajuste morfológico del polinizador a la flor el cual facilita la superficie de contacto polen-polinizador, pero restringe procesos accidentales de autopolinización en flores bisexuales (Lloyd y Webb 1986; Jesson y Barrett 2002; Armbruster *et al.* 2006; Sun *et al.* 2007).

La interacción mutualista entre plantas y polinizadores tienen un componente biogeográfico muy estrecho, lo que hace difícil ver este proceso evolutivo floral desde una mirada global, por eso la creación de nuevos antecedentes sobre el tema se deben buscar en sitios regionales.

Este artículo de revisión expone algunos casos de modificaciones de la morfología floral relacionada a la polinización como estrategia adaptativa al ambiente. Entre los puntos a distinguir están: las orquídeas, con sus reclamos sexuales; luego la evolución en la posición de los órganos sexuales; seguido de la evolución del perianto; síndromes foliares, importancia funcional de las estructuras florales, morfología y contenidos celulares de los tricomas glandulares en flores.

2. Las orquídeas, con sus reclamos sexuales

Las orquídeas se originaron probablemente en el sur de Asia, en la región malaya (Garay, 1960), durante el Cretácico, a partir de un antecesor parecido a las liliáceas o las burmaniáceas (Sanford, 1974). Como todas las plantas herbáceas, las orquídeas fosilizan con dificultad; a pesar de ello se conoce un fósil del Eoceno, *Protorchis monorchis*, encontrado en rocas sedimentarias del norte de Italia (Monte Bolca) que datan de hace 40 o 50 millones de años y que podría ser una orquídea. La evolución ulterior de esta familia, sobre todo en cuanto se refiere a la morfología floral, ha estado estrechamente relacionada con la de los insectos polinizadores. Presentan una complejidad que sugiere que están adaptadas a la polinización por insectos con gran precisión en el vuelo y con órganos sensoriales bien desarrollados, necesarios para identificar las flores, para posarse sobre el labelo y buscar el néctar con éxito. En muchas especies, la floración raramente tiene lugar dos años seguidos, sino que ocurre en años alternos. Probablemente ocurra así porque en el año en que florece la planta, gran parte de las sustancias nutritivas se emplean para producir el tallo floral y las semillas, con lo que el tubérculo formado ese año no acumularía las reservas suficientes para dar lugar a un nuevo tallo floral en el año siguiente.

En general, las orquídeas son plantas entomófilas o polinizadas por pájaros, especialmente en zonas tropicales. La gran mayoría son polinizadas por insectos. Las orquídeas evolucionaron en hábitats en los que ya había numerosos insectos a los que se adaptaron muy rápidamente. En relación con la entomofilia deben entenderse una serie de adaptaciones, entre las que cabe destacar: la simetría dorsiventral de las flores; la presencia del labelo, que actúa como un posadero para los insectos; la producción de néctar, a veces almacenado a cierta profundidad en espolones o cavidades de la flor; la existencia de dibujos, manchas o marcas en las flores, especialmente en el labelo, llamadas "señales del néctar"; la producción de sustancias aromáticas, no siempre agradables para el hombre; y el atractivo óptico de las flores, basado en colores perceptibles por los insectos. Los mecanismos señalados suelen actuar agrupados para crear un alto grado de especificidad. La geometría y disposición de las piezas florales no sólo obligan al insecto a adoptar una posición que se ajuste a la flor, sino que al mismo tiempo determinan que únicamente los insectos dotados de una determinada estructura corporal puedan llevar a cabo la polinización.

Otros mecanismos de especificidad están basados en la fisiología sensorial de los insectos. Así, la composición química de los azúcares del néctar de cada especie responde a las preferencias de sus insectos polinizadores, creando un sistema de aceptación y rechazo de estos. Las señales del néctar y el colorido de las flores responden también a la capacidad visual de determinados insectos. Así las abejas podrán no ver el rojo puro, pero si el ultravioleta.

Existen especies de orquídeas nectaríferas o que simulan poseer néctar. Estas poseen espolones largos, en especial el género *Orchis*. Sin embargo, no almacenan néctar en el espolón, pero son polinizadas por insectos

que buscan reclamos en los espolones. Se considera que las especies del género *Orchis*, y muchas otras con espolones sin néctar, producen engaños para atraer a especies de himenópteros (abejas, abejorros, avispa).

Orchis mascula presenta un espolón largo, curvado y dirigido hacia arriba. Las flores producen un intenso aroma debido a la emisión de una mezcla de terpenos y sustancias volátiles. Las flores presentan una coloración variable, rosa, rojo, violeta o blanco. Todas las flores muestran la zona central y la boca del espolón señales que indican a los insectos la presencia de néctar. Los polinizadores de *O. mascula* son especies del género *Bombus* (abejorros) y algunas abejas solitarias.

La ausencia de néctar en el espolón tiende a favorecer la alogamia, es decir, la polinización cruzada. En las especies que poseen néctar, como *Orchis coriophora*, los insectos polinizadores visitan gran número de flores de cada espiga y permanecen en ella varios minutos, favoreciendo la autopolinización.

Orquídeas que simulan poseer polen *Cephalanthera longifolia* es polinizada por abejas solitarias del género *Halictus*, aunque la planta no ofrece ninguna recompensa a estos insectos. El labelo de *C. longifolia* consta de dos partes: la parte basal (hipoquilo) es cóncava y de color blanco con manchas amarillo-anaranjadas; la parte apical (epiquilo) es plana y posee 4-6 crestas longitudinales de color amarillo anaranjado. Las abejas del género *Halictus* se posan en las espigas de esta orquídea y visitan una, raramente dos, flores en unos 5-15 segundos. En algunos casos los insectos rascan con sus patas delanteras las crestas del epiquilo a las que presumiblemente confunden con masas de polen (Dafni y Ivri, 1981). La polinización se lleva a cabo cuando una abeja introduce la cabeza en el hipoquilo y explora las manchas amarillas de la base del labelo mediante un mecanismo similar al que se ha descrito para *Orchis mascula*.

Las flores del género *Serapias* presentan forma tubular, ya que los tépalos son conniventes y están soldados casi hasta el ápice. La parte basal del labelo, el hipoquilo, es cuneada y queda completamente encerrada en el casco tubular que forman los tépalos. La parte distal, el epiquilo, es lanceolada y colgante. Las flores no contienen néctar y emiten un ligero aroma. Por la tarde y durante la noche, el interior de la flor se mantiene a una temperatura igual a la ambiental, pero durante la mañana, el interior de la flor está unos 3° C por encima de la temperatura exterior. La polinización se lleva a cabo cuando los machos de abejas solitarias de los géneros *Eucera*, *Osmia*, *Ceratina* y *Anthidium* visitan las flores al atardecer buscando un lugar donde dormir.

Polinización por pseudocopulación La descripción que sigue se basa en las observaciones del autor sobre los mecanismos de polinización de *Ophrys dyris* y *Ophrys speculum*.

De todas las orquídeas, quizá sean las especies del género *Ophrys* las que muestran mecanismos de polinización más extraordinarios. Las especies de *Ophrys* carecen de espolón y no producen néctar. La taxonomía se basa principalmente en las características del labelo, que muestra un elevado grado de polimorfismo. El labelo es convexo, aterciopelado o viloso, con una zona central brillante (espéculo) y vistosamente coloreado. En algunas especies el ápice del labelo presenta un apéndice carnoso de color claro. El conjunto de la flor semeja el dorso de un insecto. Estas flores son polinizadas por los machos de ciertas avispas y abejas de los géneros *Andrena* y *Campsocolia*. Los machos se sienten atraídos por la forma y el colorido del labelo, que imita el dorso de las hembras de su propia especie. Sin embargo, es el olor que produce la flor, muy parecido al que emana en glándulas mandibulares de las hembras, el que incita a los machos a intentar copular con las flores. Los estímulos táctiles producidos por la pilosidad del labelo actúan sobre los órganos sensoriales de los machos contribuyendo a engañar al insecto. En el curso de la pseudocopulación, el insecto roza los retináculos y las masas de polen quedan adheridas a su cuerpo.

Este mecanismo de polinización por pseudocopulación tiene tanta organización que es posible gracias a que los machos de estas abejas y avispas aparecen unas semanas antes que las hembras, fenómeno llamado proterandria. Cuando pocas semanas después aparecen las verdaderas hembras, los machos dejan de visitar las flores de *Ophrys*.

En la autogamia los complejos y precisos mecanismos de polinización de las orquídeas aseguran casi por completo la polinización cruzada. En muchas especies existen además incompatibilidades fisiológicas que impiden que los granos de polen germinen en el estigma de su propia flor. En otros casos existen además

barreras genéticas, que impiden la fecundación de los óvulos en caso de aislamiento reproductivo. Entre las especies autógamas, como *Neotinea maculata*, cuyas pequeñas flores verdosas y poco llamativas permanecen casi cerradas y se autofecundan. En otras especies ocurre la autopolinización sólo en el caso de que falle la polinización cruzada en el curso normal de la antesis. En *Ophrys apifera*, si la flor no es polinizada por algún insecto, poco antes de la marchitez, las caudículas se inclinan fuertemente hacia adelante sacando los polinios de sus tecas y poniéndolos en contacto con el estigma.

En orquídeas saprófitas como *Epipogium* y *Neottia*, producen autopolinización extrema, donde estas orquídeas pueden florecer y fructificar completamente bajo tierra en condiciones climáticas son desfavorables. Algo similar ocurre en las orquídeas subterráneas australianas *Cryptanthemis slateri* y *Rhizantella gardneri*, que viven permanentemente bajo la superficie del suelo a 8-30 cm de profundidad. La autogamia parece ser un medio para evitar la extinción de las plantas que crecen en condiciones adversas a la polinización normal por medio de insectos. Las orquídeas autógamas pueden haberse originado cuando ciertas especies han colonizado zonas en las que no había polinizadores disponibles. En otros casos existe autogamia facultativa: los individuos que crecen en hábitats con un número suficiente de polinizadores se reproducen de forma alógama normal, mientras que las plantas que viven en zonas donde los polinizadores escasean, recurren a la autogamia para garantizar la fecundación.

3. La evolución en la posición de los órganos sexuales

La eficacia de la polinización depende de cómo el visitante floral interacciona con los órganos sexuales de la flor, algo enormemente determinado por su ajuste morfológico. La evolución ha hecho que la mayoría de las angiospermas presente el estigma por encima de las anteras (hercogamia), 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). En la hercogamia reversa, el estigma está por debajo de las anteras, así evita la interferencia entre los órganos sexuales de la flor, en el caso de la homostilia el estigma y anteras se encuentran al mismo nivel, esto responde a un aumento de la autogamia en ausencia de polinizadores.

Las plantas de tipo hercógamas pierden eficacia frente a las homostilas en el hecho de una transferencia de polen deficiente, debido a la separación entre las anteras y el estigma de las flores en el cuerpo del polinizador. La respuesta evolutiva a este problema es la heterostilia, donde dos o más morfos florales, con hercogamia de aproximación y reversa, respectivamente, coexisten dentro de una población. Los géneros *Linum*, *Lithodora*, *Glandora* y *Narcissus* son algunos de los géneros donde la evolución de este mecanismo ha sido exitosa. *Narcissus papyraceus* ofrece a los polinizadores estos polimorfismos estilares. En esta especie hay dimorfismo estilar, parecido a la heterostilia, pero con poca reciprocidad, Arroyo *et al.* (2002). Los patrones dimórficos y monomórficos están relacionados a la fauna geográfica lo que comprueba la idea de evolución de partes florales debido a la asociación con polinizadores. Al parecer los insectos más comunes a estilos dimórficos lo representan los polinizadores de trompa larga (mariposas y polillas) y los más comunes a estilos monomórficos son los dípteros y las abejas de trompa corta, lo que demuestra una correlación entre la eficacia de cada polinizador y el morfo del estilo, resultando que la 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).

Tanto la morfología del periantio como el tipo de polimorfismo estilar presente están evolutivamente asociados a tipos de polinizadores diferenciados (Pérez *et al.* 2004; Pérez *et al.* 2006). Las especies principalmente polinizadas por insectos de trompa corta son monomórficas y las polinizadas por insectos de trompa larga tienen tubos florales largos y polimórficos estilares. Por último, las abejas solitarias grandes en flores relativamente amplias tienden a ser polimórficas de alta reciprocidad (heterostilia). El papel de los polinizadores en las flores se refleja también en el nivel macroevolutivo, tanto en la morfología del periantio como el tipo de polimorfismo estilar.

4. La evolución del periantio

La morfología del periantio determina la interacción de la flor y su polinizador. Los géneros *Linaria* y *Antirrhinum* tienen flores con corolas con 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, lo que se relaciona a la restricción de ciertos polinizadores poco efectivos. De esta manera Guzmán *et al.* (2015) mostraron esta misma asociación a nivel macroevolutivo en más de cien especies de la tribu Antirrhineae, donde la anchura del tubo floral y del espolón también podría responder a presiones selectivas por parte de los polinizadores. En el género *Linaria*, Fernández *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 lepidópteros de trompa larga donde también se colectaron himenópteros Antophoridae y dípteros Bombyliidae. La forma y variación de estas flores han sido explicadas como el resultado de su adaptación a la polinización por abejas u otros insectos.

Podemos encontrar flores de tubo ancho en las que el polen se deposita sobre el tórax de las abejas que se adentran en busca de néctar y en las flores de tubo estrecho en las que el polen se deposita en la probóscide de los polinizadores de trompa larga. El género *Linaria* 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.

5. Una respuesta evolutiva: los síndromes florales

- **Síndromes florales.** Se refiere al conjunto de rasgos que desarrolla una planta para atraer a un polinizador específico.
- **Melitofilia.** Las flores adaptadas para la polinización por abejas y avispas han evolucionado junto a estos insectos. Suelen tener colores claros (excepto rojo), marcas que guían hacia el néctar y frecuentemente reflejan luz ultravioleta, perceptible solo por las abejas. En casos extremos, como en el género *Ophrys*, la flor llega a imitar la apariencia de una abeja hembra.
- **Psicofilia.** Las flores polinizadas por mariposas presentan el néctar al fondo de un tubo floral, accesible únicamente con su largo aparato bucal. Las flores que atraen mariposas nocturnas suelen ser de colores pálidos y emiten fragancias intensas.
- **Miofilia.** Las flores que dependen de las moscas como polinizadores emiten olores desagradables y tienen colores que simulan carne en descomposición, atrayendo a estos insectos que buscan sitios donde depositar sus huevos.
- **Ornitofilia.** Las flores polinizadas por aves no emiten aromas (ya que las aves carecen de olfato), pero sí presentan colores vivos como el rojo y amarillo, además de producir grandes cantidades de néctar.
- **Quiróptero filia.** En este caso, las flores están adaptadas a la polinización por murciélagos pequeños. Suelen ser de color claro, con aromas intensos y gran cantidad de néctar.

Estas adaptaciones promueven la fecundación cruzada y, con ella, el intercambio genético. Otra forma de asegurar esta fecundación es mediante barreras, ya sean genéticas (como la autoincompatibilidad) o físicas, como la separación de sexos en diferentes plantas (dioicas, como el papayo) o en la misma planta (monoicas,

como el maíz), o incluso por la falta de coincidencia en el tiempo entre la liberación del polen y la receptividad del estigma en la misma flor.

En su apuesta por la fecundación cruzada mediada por polinizadores, la mayoría de las plantas hermafroditas han desarrollado mecanismos para evitar la autogamia. Frente a la duda de una polinización mediada por polinizadores o por agentes externos, las angiospermas han desarrollado rasgos que promueven la autogamia que se definen como síndromes de polinización autógena (Sicard y Lenhard, 2011). Uno de los más increíbles es el mecanismo de autopolinización retardada ante la falta de polinizadores (Liu *et al.*, 2006). Un enorme paso 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.

6. Importancia funcional de las estructuras florales

La pérdida de estructuras florales en plantas puede provocar que las señales que estas emiten para atraer a sus polinizadores ya sean visuales o químicas, se vean interrumpidas al perder la fuente que las produce. También es posible que ante el daño mecánico que recibe, la orquídea emita señales químicas distintas que sus polinizadores pueden detectar y provoquen que las visitas disminuyan (Malo *et al.*, 2001).

La afectación en la visitación de sírfidos parece indicar que las señales aromáticas son las más importantes para atraerlos por engaño a las flores de *Phragmipedium*. Estudios sobre las señales que atraen a las moscas sírfidas a sus sitios de oviposición se han hecho en *Episyrphus balteatus*, una especie utilizada para control biológico de plagas. También se han hecho experimentos en trampas artificiales que apoyan la importancia de las señales químicas para la atracción de moscas sírfidas de los géneros *Melanostoma* y *Melagyna* ya que las visitas a las trampas, principalmente de hembras, aumentan al agregar aromas florales (Laubertie *et al.*, 2006).

La mayoría de los tratamientos de remoción de piezas florales en *P. longifolium* podría estar afectando las señales visuales y químicas que utiliza la orquídea para atraer a los polinizadores. Observaciones casuales en otras especies de *Phragmipedium* evidenciaron la secreción de sustancias de estos tricomas en todas las estructuras florales.

Los resultados anatómicos respaldan la importancia de las estructuras florales en la atracción química de polinizadores ya que en todas se detectaron tricomas glandulares.

7. Morfología y contenidos celulares de los tricomas glandulares en flores

Se detectaron diferencias en los contenidos celulares de los diferentes tipos de tricomas glandulares en diferentes partes de las flores de *P. longifolium*. Los tricomas tipo 1 siempre contenían lípidos, pero únicamente los localizados en los pétalos y en el estaminodio dieron positivo para la presencia de carbohidratos. En todos los tricomas de tipo 2 se detectaron tanto lípidos como carbohidratos independientemente de su localización en la flor. Mientras que los tricomas tipo 3 solamente tiñeron positivo para la presencia de lípidos.

Es común encontrar tricomas con diferentes contenidos celulares dependiendo de la función que estos cumplan, esto implica que no necesariamente los tres tipos de tricomas glandulares emiten compuestos volátiles que participen en la atracción de polinizadores (Pridgeon y Stern 1983, Stpiczynka 1993, 2001).

En el canal abaxial en los pétalos de las tres especies de *Phragmipedium* no se detectaron ni lípidos ni carbohidratos; además, los insectos visitantes no mostraron interés particular en este canal, por lo que es probable que no sea de importancia para la atracción de los polinizadores.

Según Vogel (1990) los tricomas del estaminodio al igual que los del resto de la flor pueden emitir fragancias. La presencia de lípidos y carbohidratos en estos tricomas se pueden ligar a la secreción de compuestos volátiles ya que las fragancias florales pueden estar formadas por terpenos, aminos y otras sustancias lipídicas.

Consideraciones Finales

La presión de selección inducida por los insectos herbívoros sobre las plantas es la causa más probable para el desarrollo de las angiospermas. Inicialmente las flores aparecen como un conjunto foliar modificado que protege a las estructuras reproductivas de los predadores, y posteriormente se modifican para ofrecer recompensas florales que garanticen el éxito reproductivo y la diversificación de los linajes de las angiospermas. Posteriormente, los procesos de selección recíproca favorecieron a las variaciones florales con mayor capacidad de atraer insectos, y de esta manera aumentaron la tasa de polinización entomófila, lo cual contribuyó a incrementar la eficacia y eficiencia biológica de las plantas, y de esta manera se desarrolló un conjunto de adaptaciones reproductivas para plantas e insectos.

La coevolución es un proceso natural sumamente complejo en el que la genética y la ecología actúan de forma conjunta y estrechamente vinculada, dentro de un sistema de causas y consecuencias. En este contexto, la selección y la mutación son las principales fuentes de variabilidad genética que impulsan estos procesos, dando lugar a redes intrincadas de interacciones ecológicas, más que a relaciones aisladas o individuales.

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.

En este escenario caracterizado por una cada vez más pobre polinización varias vías evolutivas podrían ser plausibles para las flores, y es esperable que las especies más dependientes de los polinizadores para su reproducción sean las más sensibles.

Referencias bibliográficas

- 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.
- Dafni, A., Ivri, Y. Mimetismo floral entre *Orchis israelitica* Baumann y *Dafni* (Orchidaceae) y *Bellevia flexuosa* Boiss. (Liliáceas). *Oecologia* 49, 229-232
- 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.
- Fernández-Mazuecos, M., Blanco-Pastor, J.L., Gómez, J.M., Vargas, P. 2013. Corolla morphology influences diversification rates in bifid toadflaxes (*Linaria* sect. *Versicolores*). *Annals of Botany* 112: 1705-1722.
- Garay, LA 1972. Sobre el origen de las Orchidaceae II. *J. Arnold Arboretum* 53: 202-215.
- 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.
- Grant, V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution* 3: 82-97.
- 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.
- 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.
- Laubertie, E. A., Wratten, S. D. & Sedcole, J. R. (2006). The role of odour and visual cues in the pan-trap catching of hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Annals of Applied Botany*, 148, 173–178.
- 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.
- 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.
- Malo, E. A., N. Medina-Hernández, A. Virgen, L. Cruz-López and J. C. Rojas. 2001. Electroantennogram and field responses of *Spodoplerafrugiperda* males (Lepidoptera: Noctuidae) to plant volatiles and sex pheromone. *Folia Enlomo/ M ex.*, 41(3):329-338.
- 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.
- Pridgeon, A. M. & Stern, W. L. (1983). Ultrastructure of osmophores in *Restrepia* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 70(8), 1233–1243.
- Rodríguez-Rodríguez, M.C., Jordano, P., Valido, A. 2013. Quantity and quality components of effectiveness in insular pollinator assemblages. *Oecologia* 173: 179-190.
- Sanford, WW (1974), *La ecología de las orquídeas*. En- *Las orquídeas: estudios científicos*, ed. CL Withner. Nueva York: Wiley, 1-100.
- 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.
- 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.
- Stpiczynska, M. (1993). Anatomy and ultrastructure of osmophores of *Cymbidium tracyanum* Rolfe (Orchidaceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 62(1-2), 5–9.
- Thompson, J.N. 1994. *The coevolutionary process*. University Press of Chicago Press, Chicago, IL, Estados Unidos.
- 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.
- Vogel, S. (1990). *The role of scent glands in pollination: on the structure and function of osmophores*. Washington, U.S.A.: Smithsonian Institution Libraries, and the National Science Foundation.
- 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.