

¿ACASO EL TAMAÑO IMPORTA?

El conflicto de las jaras con flores grandes en ambientes mediterráneos



Texto y fotos: Alberto L. Teixido, Miguel Barrio y Fernando Valladares

Las flores grandes son más visitadas por los polinizadores y ayudan a incrementar el éxito reproductivo de la planta. Sin embargo, también acarrearán mayores costes de construcción y mantenimiento, y pueden atraer a más animales antagonistas. El tamaño de la flor está sometido, por tanto, a un conflicto selectivo, dado que las ventajas reproductivas pueden quedar eclipsadas por la disponibilidad de recursos en el medio y la interacción con los herbívoros. Analizamos aquí la importancia del tamaño de las flores y sus consecuencias evolutivas en las jaras, un grupo de arbustos que viven en ambientes mediterráneos.

Las flores de la jara pringosa son las más grandes de todas las cistáceas mediterráneas (foto: Manuel Ribeiro / 123RF).



Las cuatro especies de jaras mediterráneas estudiadas en el presente artículo.

1. Jara pringosa (*Cistus ladanifer*). 2. Jara blanca (*Cistus albidus*). 3. Jara estepa (*Cistus laurifolius*). 4. Jara del diablo (*Halimium atriplicifolium*). Mientras que las dos primeras son muy frecuentes en sus respectivos sustratos, la jara estepa crece en las regiones más frías del rango de distribución de las cistáceas y la jara del diablo se distribuye por las zonas semiáridas (foto 1: Joseba del Villar; foto 4: José Julián Rico).

Las plantas polinizadas por animales (zoófilas) tienen flores muy variadas en cuanto a color, forma, diseño, aroma, número y tamaño. De hecho, se les confiere a los polinizadores un papel muy relevante en la evolución de la variabilidad floral (1-3). Esta afirmación se apoya en el hecho de que las plantas zoófilas dependen de los polinizadores para reproducirse y son las flores las estructuras que hacen posible dicha interacción. Las flores atraen a los polinizadores y confirman la elección ofreciéndoles recompensas energéticas y nutritivas a quienes favorecen su reproducción transfiriendo el polen entre distintas plantas. Por tanto, los polinizadores ejercen una intensa selección sobre los rasgos de las flores de aquellas especies que visitan.

El tamaño de la flor es un rasgo estrechamente ligado con la atracción de los polinizadores, ya que aquellas más grandes son detectadas con mayor facilidad y ofrecen abundantes recursos, como polen y néctar (4). Así pues, el tamaño de la flor favorece la dispersión y la deposición del polen, lo que incrementa tanto el éxito masculino como el femenino (5). Este hecho

favorece una selección mediada por los polinizadores hacia un mayor tamaño de las flores (6, 7). Los procesos de diversificación del tamaño floral están acoplados a una variación genética heredable (8). Pero, si los polinizadores ejercen presión selectiva en contra de las flores pequeñas y el tamaño floral es heredable, ¿por qué entonces se mantiene la variabilidad en el tamaño y las flores pequeñas aún persisten en numerosas especies y poblaciones?

Candance Galen, de la Universidad de Missouri, detalló que la evolución del tamaño floral desde la única perspectiva de la polinización es excesivamente reduccionista y se debe contemplar más como un proceso complejo en el que intervienen, no sólo los polinizadores, sino también parásitos y depredadores, así como numerosos factores del ambiente abiótico de la planta. En este sentido, Galen postuló las hipótesis de "costes de recursos" y "escape de los enemigos" para explicar la variabilidad en este rasgo y desentrañar por qué las flores menos vistosas pueden verse favorecidas y compensar su escaso atractivo para los polinizadores mediante una reducción en los costes y una menor visibilidad para sus enemigos (9).



2



3



4

Las flores requieren una considerable inversión de recursos (10, 11): agua, carbono y otros nutrientes son necesarios para aumentar la atracción y la recompensa de los polinizadores, pero también para mantenerse funcionalmente activas mientras están abiertas. Un principio fundamental en la economía de los recursos de las plantas es que los costes directos de producción y mantenimiento se traducen en costes indirectos (12), es decir, en efectos negativos sobre otras funciones como, por ejemplo, el rendimiento reproductivo. En consecuencia, ciertos factores abióticos, como el estrés hídrico, pueden imponer límites al tamaño de las flores (9).

Además, las plantas con flores más grandes tienen que lidiar con costes adicionales impuestos por animales antagonistas, como parásitos, depredadores de semillas, herbívoros y ladrones de néctar, que obtienen recompensas sin ofrecer beneficios a la polinización (9). Por

ejemplo, los herbívoros florales (florívoros) causan daños a las flores abiertas en cualquiera de sus estructuras: pétalos, sépalos u órganos sexuales (13). El consiguiente consumo y degradación de las flores puede reducir el éxito reproductivo de la planta debido a una menor generación de frutos y semillas, ya sea por su menor atractivo para los polinizadores o por el consumo directo de gametos viables (13).

En conclusión, el conjunto de costes que implica el tamaño de la flor puede ser un importante factor selectivo sobre este rasgo. En concreto, los costes directos asociados al uso del agua y el carbono pueden reducir el tamaño de las flores (9, 10). Por otro lado, los florívoros también ejercen presiones selectivas sobre el tamaño floral (13). Así que la variación en este rasgo podría mantenerse por el hecho de que los beneficios obtenidos por atraer polinizadores pueden verse contrarrestados por un incremento de los costes.



Arriba, jara pringosa polinizada por un díptero del género *Eristalis*, que imita en su aspecto a las abejas. Las jaras son especies generalistas visitadas por una amplia variedad de insectos polinizadores de los que dependen exclusivamente para la dispersión del polen y la posterior producción de frutos y semillas.

A la derecha, analizador de gases infrarrojo para medir de forma precisa el intercambio gaseoso que se produce en las hojas de las jaras en términos de agua y carbono.

Flores grandes en un ambiente mediterráneo

El ecosistema mediterráneo se caracteriza por un clima muy estacional y dos aspectos clave, ambos muy limitantes para la vida de las plantas: un periodo de sequía en verano, cuando las temperaturas son más cálidas, y un periodo frío, bastante intenso en las regiones más continentales, durante el invierno (14). Así pues, las estrategias para la conservación y el uso eficiente del agua juegan un papel clave en estos ambientes (15). La producción de flores implica un gasto inherente de agua pero, además, cuando se exponen a altas temperaturas, aumentan los costes de mantenimiento debido a dos funciones como la transpiración y la respiración (11). El déficit hídrico puede impedir la termorregulación que muchos tejidos biológicos obtienen mediante la transpiración, por lo que, conjuntamente, el calor y la sequía pueden dañar a las flores y al proceso que contribuye a la producción de frutos y semillas viables (16).

Como consecuencia, las condiciones estresantes de un ambiente cálido y seco imponen límites selectivos al tamaño floral, otorgando ciertas ventajas potenciales a las flores pequeñas, al menos en el uso de los recursos hídricos (16). La inusual aparición de plantas con flores grandes en ambientes secos suele llevar asociadas adaptaciones para prevenir el sobrecalentamiento y una excesiva pérdida de agua, como, por ejemplo, una floración nocturna, muy bien estudiada en cactus de zonas desérticas que son polinizados por murciélagos. Asimismo, la longevidad floral, que permite ajustar el balance entre polinización y costes de mantenimiento de las flores, suele ser efímera en estos ambientes (17, 18). Por tanto, la presencia de flores grandes contrasta con la falta de agua y los costes necesarios para producirlas, lo

cual favorecería a las flores pequeñas en estos ambientes (9, 16).

Sin embargo, algunas plantas comunes en la región mediterránea, como las jaras (géneros *Cistus* y *Halimium*), tienen flores muy grandes. De hecho, la jara pringosa (*Cistus ladanifer*) es la especie con mayores flores dentro de la familia de las Cistáceas, ya que pueden superar los 10 centímetros de diámetro (19). Tanto es así, que incluso figuran entre las más grandes de todo el ecosistema mediterráneo, junto con peonías, adelfas y alcaparros. Las flores de las cistáceas, de pétalos amarillos, blancos o rosados, son hermafroditas, predominantemente auto-incompatibles y generalistas, por lo que dependen de un alto espectro de insectos polinizadores (20). En conjunto, las especies con flores de mayor tamaño conforman un sistema de estudio ideal para analizar las consecuencias de este rasgo en un entorno mediterráneo y las presiones selectivas implicadas.

Las condiciones estresantes de un ambiente cálido y seco imponen límites selectivos al tamaño floral.

A lo largo de un estudio de cuatro años, evaluamos los costes y los beneficios del tamaño de las flores y sus consecuencias evolutivas en un total de cuatro especies de cistáceas (véase recuadro de la página siguiente). Examinamos las hipótesis de Galen respecto a los costes ecológicos asociados a la florivoría y a la inversión de recursos en un sistema con flores grandes en un ambiente cálido y seco. Analizamos las interacciones planta-animal a través de la relación del tamaño floral con la tasa de visitas de polinizadores y la presencia de florívoros. Asimismo, estimamos la limitación de polen y la selección feno-



típica sobre este rasgo a través del éxito reproductivo femenino y masculino. Relacionamos, además, el tamaño de las flores y la temperatura del aire con las tasas de respiración y transpiración en las corolas y si dichas tasas acarrearán costes indirectos en términos de producción de frutos y semillas.

Ventajas de las flores grandes

En nuestro estudio comprobamos que las flores grandes se ven recompensadas por la visita de un mayor número de polinizadores: abejas, abejorros, avispas, escar-

bajos y moscas de diferentes tamaños (21). La consecuencia directa de esta interacción es un beneficio doble, con ventajas para ambos sexos ya que, recordemos, estas flores son hermafroditas: por un lado, favorece una alta producción de frutos y semillas, superior al 80%, y, por otro, las flores contienen una elevada cantidad de granos de polen, lo que favorece considerablemente su dispersión (21-23).

La abundancia de insectos que visitan las flores y, por consiguiente, la alta producción de frutos y semillas, significa que hay polen en cantidad y calidad para que sea depositado sobre los estigmas. De hecho, se redujo experimentalmente el tamaño de algunas flores y también produjeron altos porcentajes de frutos y semillas (21, 23). Por lo tanto, una de las principales ventajas del tamaño de las flores es que el número de visitas enseguida es suficiente para fertilizar todos los óvulos y alcanzar un alto éxito reproductivo.

Sin embargo, la limitación de polen es un fenómeno habitual en las jaras y aquí es donde entran en juego las flores más grandes (22, 24). La variabilidad en el tamaño floral adopta un papel importante al relacionarse significativamente con la atracción de los polinizadores, de modo que las flores de mayor tamaño reciben más visitas (22, 23). Además, el tamaño de la flor está estrecha y positivamente relacionado con el número de óvulos (20). Las flores de menor tamaño no sólo producen menos semillas por ser más pequeñas, sino que reciben menos polen. Aunque haya abundantes y variados insectos, las visitas disminuyen frente a las flores más grandes y no son suficientes para fecundar todos los óvulos. En un escenario de flores pequeñas, menos polinizadores y escasez de polen, se produce una selección que favorece a las flores de mayor tamaño. Así, la producción de frutos y semillas puede verse aún más beneficiada a través de un incremento diferencial de la descendencia hacia flores más grandes (22).



LAS JARAS COMO MODELO PARA ANALIZAR LA IMPORTANCIA DEL TAMAÑO DE LAS FLORES

Las jaras, con sus vistosas flores, son uno de los integrantes más comunes de la flora mediterránea y forman parte del matorral perennifolio en los bosques esclerófilos. Este estudio está basado en las cuatro especies siguientes.

Jara blanca (*Cistus albidus*)

Arbusto de 40-100 cm de altura que habita en suelos secos y calcáreos de las áreas occidentales de la región mediterránea. Florece entre febrero y abril. Cada planta produce numerosas flores rosadas de 4 a 6 cm de diámetro que son polinizadas predominantemente por abejas y escarabajos. Los frutos son cápsulas de 7-13 mm y contienen unas 100 semillas.

Flor de la jara blanca (*Cistus albidus*). Tanto el nombre vulgar como el científico aluden al color verde blanquecino de las hojas (foto: José Julián Rico).

Jara pingosa (*Cistus ladanifer*)

Arbusto de 100-250 cm de altura que crece en suelos secos y ácidos de la región mediterránea occidental. Florece de marzo a junio y produce muchas flores blancas, solitarias, de entre 7 y 11 cm de diámetro, a menudo con una mácula purpúrea en la base de los pétalos. Las flores son las más grandes de la familia de las Cistáceas y son principalmente polinizadas por abejas, moscas y escarabajos. Los frutos contienen un variable número de valvas (5-12) y semillas (300-1.200).

Jara estepa (*Cistus laurifolius*)

Arbusto de entre 100 y 200 cm de altura con cepa leñosa que vive en suelos pedregosos, frescos y ácidos en zonas de montaña alrededor del Mediterráneo, especialmente en la parte oriental. Florece entre mayo y junio, con inflorescencias de hasta 9 flores blancas, de unos 5-6 cm de diámetro. No hay estudios sobre las estructuras reproductivas de la flor ni sus polinizadores habituales. Los frutos miden 9-12 mm de longitud y contienen unas 100 semillas.

Jara del diablo (*Halimium atriplicifolium*)

Arbusto de hasta 175 centímetros de altura que crece sobre sustratos silíceos o areniscos de la península Ibérica y el norte de Marruecos. Florece entre abril y julio y sus flores amarillas tienen entre 4 y 6 cm de diámetro. A veces tienen una mácula rosado-purpúrea en la base de los pétalos. Tampoco hay estudios publicados sobre la polinización de esta especie. Los frutos son pequeñas cápsulas de hasta 15 mm de alto y contienen de 50 a 100 semillas.

Las flores grandes de la jara pringosa son más susceptibles de ser consumidas por insectos florívoros, como las hormigas recolectoras de estambres que aparecen en la foto de la izquierda, o el escarabajo que roe sus pétalos en la foto de la derecha. En ambos casos se ve reducida la capacidad de las flores para atraer polinizadores.



La relación positiva entre tamaño de la flor y abundancia de polinizadores acarrea también beneficios a la función masculina (21, 23). Las flores más grandes, además de poseer un mayor número de anteras, dispersan mayores cantidades de polen y podrían, en consecuencia, conferir paternidad a un mayor número de semillas. Una hipótesis que no hemos explorado y debería apoyarse en análisis genéticos. No obstante, estudios formales han mostrado que existe una selección mediada por los polinizadores hacia flores más grandes a través de la dispersión de sus granos de polen (21, 23).

Inconvenientes de las flores grandes

Pero la producción de flores grandes y vistosas requiere una alta inversión de recursos. Las estructuras sexuales (carpelos y estambres) demandan cantidades importantes de nitrógeno y fósforo, mientras que el perianto (cáliz y corola) requiere una inversión elevada en términos de carbono (10, 24, 25). Una flor atractiva es cara de producir: las corolas pueden suponer hasta una tercera parte de la masa floral y requieren elevadas inversiones de carbono en comparación con otras especies de pétalos atractivos (10, 25). En concreto, para que la jara pringosa llegue a generar flores superiores a los 10 centímetros de diámetro debe hacer una inversión en recur-

sos hasta cinco veces mayor que otras cistáceas (10, 25).

En términos de agua (evapotranspiración), los costes de mantenimiento son también elevados y se incrementan significativamente en las flores más grandes, sobre todo cuando la temperatura es alta y la humedad escasa (11). Esto significa que las flores más grandes no sólo son fisiológicamente más caras, sino que además gastan más agua por unidad de superficie que las flores más pequeñas. Tanto es así, que las corolas de jara pringosa alcanzan tasas de transpiración similares a las de algunos cactus de climas áridos. Sólo la transpiración de estas corolas, sin tener en cuenta el resto de la flor, puede suponer un total de dos litros de agua durante el periodo de floración. A igual superficie, las corolas requieren más de la mitad de agua que las hojas, lo cual es muy llamativo si tenemos en cuenta que las flores sólo duran unas seis horas abiertas (18).

A los costes hídricos se suman los costes de mantenimiento en términos de carbono (respiración). Las tasas de intercambio neto en los pétalos son negativas, lo que indica poca o ninguna producción fotosintética en comparación con la pérdida de carbono por respiración. Las demandas respiratorias de las corolas de jara pringosa pueden suponer hasta un 64% de la de las hojas y cuadruplican la demanda de las flores de espe-

Hemeroteca

de Quercus

Quercus 313 (marzo 2012)
Ref. 5301313 / 3'90 €
· Florivoria frente a polinización.
Alberto L. Teixido y Fernando
Valladares.

Quercus 269 (julio 2008)
Ref. 5301269 / 3'90 €
· Ladrones florales invisibles.
Carlos M. Herrera.

Petición de números atrasados

pedidos@linneo.es
tel. 949 32 96 13
Artículos disponibles en PDF
PVP 1'25 € cada unidad.



cies de climas fríos (11). Sin embargo, las tasas de respiración no son tan altas como las de algunas flores que regulan su temperatura y producen calor, a expensas del carbono, para mantenerse más cálidas que la temperatura ambiente y atraer así a los polinizadores (26). A estas demandas de carbono podrían sumarse costes adicionales de la floración, como la producción de néctar y la respiración de los cálices, carpelos y estambres. Asimismo, el alto gasto de agua podría reducir la producción fotosintética de las hojas, al inducir un cierre de los estomas y limitar aún más la ganancia de carbono.

En general, la asignación directa de recursos a la producción y mantenimiento de las flores impone límites importantes al éxito reproductivo femenino. Esto significa que existen además costes indirectos en términos de frutos y semillas, detectados en condiciones controladas de polinización y manipulando experimentalmente el tamaño de las flores (10, 24). La ganancia relativa de frutos osciló entre un 11 y un 33% en flores cuyos pétalos fueron eliminados y la de semillas entre un 8 y un 16%. El incremento en la producción de frutos se relacionó además con el tamaño de la flor: fue mayor tanto en especies como en individuos de flores más grandes (10, 24).

Por último, las flores más grandes también acarrear costes ecológicos en términos de flori-

voría (19), lo que supone desventajas adicionales en términos de producción de frutos y semillas. Entre los principales florívoros se encuentran varias especies de hormigas recolectoras de estambres y escarabajos consumidores de pétalos y polen. A pesar de que el grado de florivoría fuera siempre inferior al 10%, las flores de mayor tamaño tuvieron probabilidades más altas (hasta del 35%) de ser atacadas (19).

Balance costes-beneficios y lucha entre sexos

Como hemos visto, el tamaño de las flores de las jaras se ajusta a un balance entre costes y beneficios. La teoría de asignación sexual sugiere que la selección debería ser más fuerte a través del éxito masculino, mientras que el femenino está limitado por los recursos ambientales. Aunque esta generalidad es cuestionable, suele ser el patrón registrado en el caso de las jaras (21-24). Sin embargo, a pesar de que existe una selección positiva respecto al tamaño de la flor, basada en la dispersión del polen, los costes derivados del estrés ambiental en un entorno mediterráneo pueden reducir el éxito reproductivo femenino y, en última instancia, imponer ciertos límites a la capacidad de atracción de las flores más grandes (24). De hecho, los elevados costes relacionados con su mantenimiento pueden acarrear la aparición de una selección estabilizadora sobre el tamaño a través de la producción de frutos (22). Esto significa que la limitación de los recursos se refleja en la cantidad útil de polen. De modo que pequeños incrementos en el tamaño de la flor van reduciendo la limitación de polen y elevan el porcentaje de frutos hasta que, cuando las flores son ya demasiado grandes, los costes contrarrestan los beneficios de una alta tasa de deposición de polen y decrece la producción de frutos.

Cuando ambos sexos tienen diferentes óptimos relacionados con el éxito reproductivo, puede darse un conflicto sexual y aparecen rasgos que tienden al equilibrio. Por tanto, la atracción a los polinizadores no siempre conduce a selección sobre el tamaño de la flor y la evolución sobre este rasgo puede estar limitada por presiones opuestas que actúan sobre componentes de la función femenina, asociadas a la limitación de recursos e influidas por el contexto ecológico. En términos generales, la variación en el tamaño de la flor sigue los patrones impuestos por la selección a través de la función femenina de la estación anterior, es decir, aumentan de tamaño cuando hay selección positiva y disminuyen cuando es estabilizadora (22). Esto pone de manifiesto la importancia del sexo femenino, el género limitado por los recursos, en la plasticidad y variabilidad temporal del tamaño de las flores y

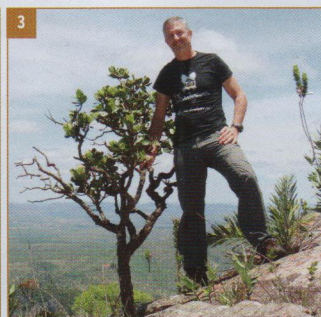
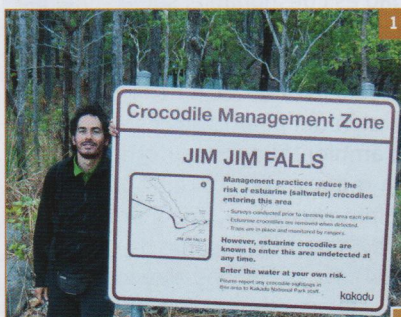
en el potencial de amortiguar y modular este rasgo en las jaras.

En conclusión, a pesar de los beneficios que pueden reportar las flores grandes, el efecto de los floríferos y, en especial, el estrés ambiental del ecosistema mediterráneo, conllevan unos costes que pueden limitar dichas ventajas, un aspecto importante que delimita la delgada línea entre el éxito y el fracaso. ✱

Bibliografía

- (1) Darwin, C. (1877). *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray. Londres.
- (2) Stebbins, G.L. (1950). *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press. Nueva York.
- (3) Fenster, C.B. y otros autores (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 35: 375-403.
- (4) Jones, K.N. (2001). Pollinator-mediated assortative mating: causes and consequences. En *Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution*, 259-273. L. Chittka, y J.D. Thomson (eds.). Cambridge University Press. Cambridge (UK).

1: Alberto L. Teixido en los valles de *Nothofagus* del Parque Nacional Tongariro (Nueva Zelanda). 2: Miguel Barrio en un nevado Abantos de la sierra de Guadarrama (Madrid). 3: Fernando Valladares en una excursión por el campo rupestre del Cerrado de Brasil.



Autores

ALBERTO LÓPEZ TEIXIDO dedicó su tesis doctoral a analizar los costes y beneficios del despliegue floral en las jaras. También ha estudiado la fragmentación y conservación de los helechos amenazados en el Parque Natural Fragas del Eume (La Coruña). Actualmente disfruta de un contrato postdoctoral del Ministerio de Educación de Brasil en la Universidad Federal de Minas Gerais, en Belo Horizonte, donde continúa con sus trabajos de biología floral junto con otros de ecología de semillas y biología de la conservación.

MIGUEL BARRIO GARCÍA-AGULLÓ es licenciado en Biología por la Universidad Autónoma de Madrid y acaba de terminar un máster en Agricultura, Ganadería y Silvicultura ecológicas en la Universidad Internacional de Andalucía, donde realizó un proyecto sobre viabilidad de fincas.

FERNANDO VALLADARES ROS es profesor de investigación del CSIC en el Museo Nacional de Ciencias Naturales y profesor asociado de la Universidad Rey Juan Carlos. Se interesa tanto por las interacciones entre factores ecológicos como entre organismos y procura orientar su trabajo para que resulte de utilidad en cuestiones de restauración ecológica y cambio global. Es presidente de la Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET) y escribe el blog ambiental Ciencia Crítica en el periódico *elDiario.es*.

DIRECCIÓN DE CONTACTO: Alberto López Teixido · Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) · c/ Serrano, 115 (duplicado) · 28006 Madrid · Correo electrónico: alberto.lopez.teixido@gmail.com

Agradecimientos

Estamos muy agradecidos por sus sugerencias a Marcos Méndez, Adrián Escudero, Txema Iriondo, Juan Arroyo, Patricio García-Fayos, Ana Sánchez, Anna Traveset, Sophie Karrenberg, Jon Agren, Nina Sletvold y Amy L. Parachnowitsch. También agradecemos a Alejandro Aparicio la cesión de algunas fotos. Tanto en la metodología como en el trabajo de campo y de laboratorio, contamos con la asistencia de Rubén Milla, Luis Giménez-Benavides, Consuelo Iriarte, Yolanda Valiñani, Esther Galisteo, Teresa Gimeno, Ana Lázaro-Nogal, Francisco Castellanos, Silvia Santamaría, Eduardo Barahona, Lucía Zamorano, Javier Iglesias, Juan Pedro González-Varo, Jaime Güemes, Elena Carrió, Enrique Triano, Miguel Ángel Rodríguez-Gironés, Rubén Torices, Javier Herrera, Sonia G. Rabasa y Brezo Martínez. El trabajo fue subvencionado por los proyectos REMEDINAL (S-0505/AMB/000355) de la Comunidad de Madrid y CONSOLIDER MONTES (CSD2008-00040) del Ministerio de Ciencia e Innovación.

- (5) Harder, L.D. y Johnson, S.D. (2005). Adaptive plasticity of floral display size in animal-pollinated plants. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Series*, 272: 2.651-2.657.
- (6) Galen, C. (1989). Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits, bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 43: 882-890.
- (7) Hodgins, K.A. y Barrett, S.C.H. (2008). Natural selection on floral traits through male and female function in wild populations of the heterostylous daffodil *Narcissus triandrus*. *Evolution*, 62: 1.751-1.763.
- (8) Ashman, T.L. y Majestic, C.J. (2006). Genetic constraints on floral evolution: a review and evaluation of patterns. *Heredity*, 96: 343-352.
- (9) Galen, C. (1999). Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience*, 49: 631-640.
- (10) Teixido, A.L. y Valladares, F. (2013). Large and abundant flowers increase indirect costs of corollas: a study of coflowering sympatric Mediterranean species of contrasting flower size. *Oecologia*, 173: 73-81.
- (11) Teixido, A.L. y Valladares, F. (2014). Disproportionate carbon and water maintenance costs of large corollas in hot Mediterranean ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16: 83-92.
- (12) Chapin, F.S. (1989). The cost of tundra plant structures: evaluation of concepts and currencies. *American Naturalist*, 133: 1-19.

- (13) McCall, A.C. e Irwin, R.E. (2006). Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9: 1.351-1.365.
- (14) Thompson, J.D. (2005). *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press. Nueva York.
- (15) Valladares, F. y otros autores (2008). Is shade beneficial for Mediterranean shrubs experiencing periods of extreme drought and late-winter frosts? *Annals of Botany*, 102: 923-933.
- (16) Galen, C. (2005). It never rains but then it pours: the diverse effects of water on flower integrity and function. En *Reproductive allocation in plants*, 77-95. E. Reekie y F.A. Bazzaz (eds.). Elsevier Academic Press. Waltham (USA).
- (17) Ashman, T.L. y Schoen, D.J. (1994). How long should flowers live? *Nature*, 371: 788-791.
- (18) Teixido, A.L. y Valladares, F. (2015). Temperature-limited floral longevity in the large-flowered Mediterranean shrub *Cistus ladanifer* (Cistaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 176: 131-140.
- (19) Teixido, A.L.; Méndez, M. y Valladares, F. (2011). Flower size and longevity influence florivory in the large-flowered Mediterranean shrub *Cistus ladanifer*. *Acta Oecologica*, 37: 418-421.
- (20) Herrera, J. (1992). Flower variation and breeding systems in the Cistaceae. *Plant Systematics & Evolution*, 179: 245-255.
- (21) Arista, M. y Ortiz, P.L. (2007). Differential gender selection on floral size: an experimental approach using *Cistus salviifolius*. *Journal of Ecology*, 95: 973-982.
- (22) Teixido, A.L. y Valladares, F. (2014). Pollinator-mediated phenotypic selection does not always modulate flower size and number in the large-flowered Mediterranean shrub *Cistus ladanifer* (Cistaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 176: 540-555.
- (23) Barrio, M. y Teixido, A.L. (2015). Sex-dependent selection on flower size in a large-flowered Mediterranean species: an experimental approach with *Cistus ladanifer*. *Plant Systematics and Evolution*, 301: 113-124.
- (24) Teixido, A.L. (2014). Indirect costs counteract the effects of phenotypic pollinator-mediated selection on corolla size in the Mediterranean shrub *Halimium atriplicifolium*. *Journal of Plant Ecology*, 7: 364-372.
- (25) Teixido, A.L. y otros autores (2015). Floral resource allocation: phylogenetic patterns and flower size-based allometry in a common Mediterranean family. *New Phytologist* (en revisión).
- (26) Seymour, R.S. (2010). Scaling of heat production by thermogenic flowers: limits to floral size and maximum rate of respiration. *Plant Cell & Environment*, 33: 1.474-1.485.