

# Heterostilia, ¿qué sabemos hasta el momento?

V. Ferrero<sup>1,2,\*</sup>

(1) Department of Plant Biology and Soil Sciences, Faculty of Biology, University of Vigo, As Lagoas-Marcosende 36310 Vigo, Spain  
(2) Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Toronto, 25 Willcocks Street, ON M5S 3B2, Toronto, Canada

\* Autor de correspondencia: V. Ferrero [[victoferrero@uvigo.es](mailto:victoferrero@uvigo.es)]

> Recibido el 31 de enero de 2014 - Aceptado el 18 de noviembre de 2014

**Ferrero, V. 2014. Heterostilia, ¿qué sabemos hasta el momento?. *Ecosistemas* 23(3): 23-30. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.04**

Los polimorfismos sexuales son comunes en la naturaleza, tanto en plantas como en animales, y se han interpretado como un mecanismo que promueve el entrecruzamiento. La heterostilia es un polimorfismo floral en plantas que se ha estudiado ampliamente desde que Darwin lo describiera en detalle y propusiera su significado funcional. Como ocurre con el resto de los polimorfismos, el estudio de la heterostilia permite entender cómo se mantienen las distintas formas en las poblaciones y por qué los fenotipos son objeto de selección. Sin embargo, a medida que aumenta el número de trabajos se detectan nuevas variaciones y excepciones que recomiendan prudencia a la hora de generalizar sobre las características típicas del síndrome heterostilo y su significado adaptativo. En esta revisión se describen los principales aspectos morfológicos y fisiológicos de la heterostilia y su contexto evolutivo. Además, se repasan algunos estudios recientes que muestra la complejidad morfológica, fisiológica y adaptativa de este polimorfismo y se proponen futuras líneas de estudio.

**Palabras clave:** caracteres secundarios; hercogamia recíproca; polimorfismo estilar; polinización legítima-ilegítima; sistema de incompatibilidad.

**Ferrero, V. 2014. Heterostyly, what do we currently know?. *Ecosistemas* 23(3): 23-30. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.04**

Sexual polymorphisms are common in nature, both in animals and plants, and have been interpreted as mechanisms that promote outcrossing. Heterostyly is a floral polymorphism in plants that has interested biologists since Darwin described it and proposed its functional significance. As it happens with other polymorphisms, the study of heterostyly allows understanding how the different forms are maintained in the populations and why phenotypes are selected. However, as the number of studies on this floral polymorphism increases, new variations and exceptions suggest caution when generalizing the typical characteristics of the heterostylous syndrome and its adaptive significance. In this review the morphological and physiological characteristics in heterostyly and its evolutionary context are described. Additionally, recent studies showing the morphological, physiological and adaptive complexity of heterostyly are reported, and future study questions are also proposed.

**Key words:** ancillary characters; reciprocal herkogamy; stilar polymorphism; legitimate-illegitimate pollination; incompatibility system

## ¿Qué es la heterostilia?

La principal característica de las plantas heterostilas es la presencia de dos o tres morfos en las poblaciones, los cuales difieren en la posición de sus órganos sexuales de manera recíproca; es decir, las poblaciones contienen individuos con *hercogamia recíproca* entre ellos. Se denomina hercogamia a la separación espacial de anteras y estigma en la flor (Webb y Lloyd 1986). Así, en las especies distilas (dos morfos) unas plantas tienen flores con hercogamia de aproximación (presentan los estigmas por encima de las anteras), mientras que en otras plantas las flores muestran hercogamia reversa, donde el estigma está situado por debajo de las anteras. Las plantas del primer grupo se clasifican como morfo longistilo (L) y las plantas del segundo grupo como morfo brevistilo (B) (Barrett 1992; 2002ab). En las especies tristilas, las poblaciones presentan tres morfos, longistilo (L), brevistilo (B) y medio (M). En estas especies las flores presentan dos verticilos de anteras, y en el caso de las flores M, el estilo se sitúa entre el verticilo superior e inferior de anteras (Fig.1). Además de la variación morfológica en la posición de estilo y anteras, las plantas heterostilas suelen presentar un *sistema de incompatibilidad* de tipo esporofítico que impide la autofecundación y la reproducción entre plantas de un mismo morfo (Barrett 1992; 2002a). Con este sistema de incompatibilidad

sólo se producen frutos cuando las plantas son polinizadas con polen procedente del verticilo recíproco en el morfo opuesto (en el caso de las distilas), o del correspondiente en los morfos complementarios (en las tristilas). Darwin (1877) denominó a este tipo de cruces polinizaciones legítimas. Las polinizaciones que se producen entre flores de un mismo morfo reciben el nombre de ilegítimas. Por último, en las plantas heterostilas los morfos con frecuencia difieren entre ellos en otras características (p. ej., número, tamaño y patrones de ornamentación de los granos de polen). Estos rasgos reciben el nombre de *caracteres secundarios* (ver revisiones de Ganders 1979; Dulberger 1992; Weller 2009).

Estas características morfológicas y fisiológicas asociadas al síndrome heterostilo influyen sobre la dinámica demográfica de las poblacionales y están total o parcialmente interconectados desde un punto de vista genético, funcional y evolutivo. Desde la obra *The different forms of flowers on plants of the same species* de Darwin (1877) la posición recíproca de los órganos sexuales en las flores de las plantas heterostilas se ha considerado una adaptación que facilita el intercambio polínico entre plantas de distinto morfo gracias a la segregación de polen en partes diferentes del cuerpo del polinizador. Esta propuesta, aunque ha sido ampliamente aceptada en los últimos tiempos, se considera actualmente demasiado simplista por algunos autores, como se explica más adelante.



**Figura 1.** Representación de los morfos florales de una planta distila (arriba) y tristila (abajo). De izquierda a derecha, morfo longistilo, medio (en el caso de la tristila) y brevistilo. Imagen cedida por Divulgare.com.

**Figure 1.** Floral morph representation in a distylous (above) and tristylous plant (below). From left to right, long, mid (in the case of tristily) and short morphs. Image courtesy of Divulgare.com.

## Las transiciones entre la heterostilia y otros sistemas reproductivos

En la actualidad no hay duda de que la heterostilia se originó independientemente en numerosas ocasiones y de que está presente en al menos 28 familias de angiospermas (Barrett 2002a). La heterostilia es un sistema lábil, y las transiciones desde y hacia otro tipo de polimorfismos son abundantes (Fig. 2). Se han descrito distintos cambios desde el monomorfismo hacia la distilia (ver abajo), desde la heterostilia hacia la homostilia (Sakai y Wright 2008; De Vos et al. 2014); desde la tristilia hacia la distilia (Weller 1992; Weller et al. 2007; Weber et al. 2013), hacia otros tipos de polimorfismo (dimorfismo estilar relajado; Ferrero et al. 2009a), y desde la distilia hacia la dioecia (Rosas y Domínguez 2009).

Los modelos existentes sobre las transiciones desde el monomorfismo hacia la heterostilia difieren en cuáles son el estado ancestral y los estados intermedios en el proceso evolutivo y cuáles las presiones selectivas que lo dirigen (Barrett y Shore 2008). En este sentido, los modelos más discutidos son el de Charlesworth y Charlesworth (1979) y el de Lloyd y Webb (1992ab). Siguiendo las ideas de Baker (1966), el estado ancestral en el modelo de Charlesworth y Charlesworth (1979) es un homostilo con alta depresión por endogamia. Mutaciones sucesivas en el tipo del polen y estigma conducen a la aparición de un estado intermedio compuesto de dos formas autoincompatibles e incompatibles con plantas de su mismo tipo, es decir, surge la incompatibilidad heteromórfica. Esta situación no sería duradera ya que se produce una gran pérdida de polen en polinizaciones “erróneas”. La aparición de mutaciones en la longitud del estilo y estambres, estrechamente ligadas al sistema de incompatibilidad, favorecería las polinizaciones cruzadas eficientes entre morfos. Por tanto, en este modelo, el sistema de incompatibilidad es previo a la adquisición de la hercogamia recíproca. Por el contrario, el modelo de Lloyd y Webb (1992ab) sugiere que la condición ancestral debería ser de hercogamia de aproximación (estigmas situados por encima de las anteras). Una mutación simple para la longitud de estilo provocaría una situación de dimorfismo estilar. La fuerza selectiva para este modelo sería el aumento del flujo de polen legítimo gracias a la eficiencia de los po-

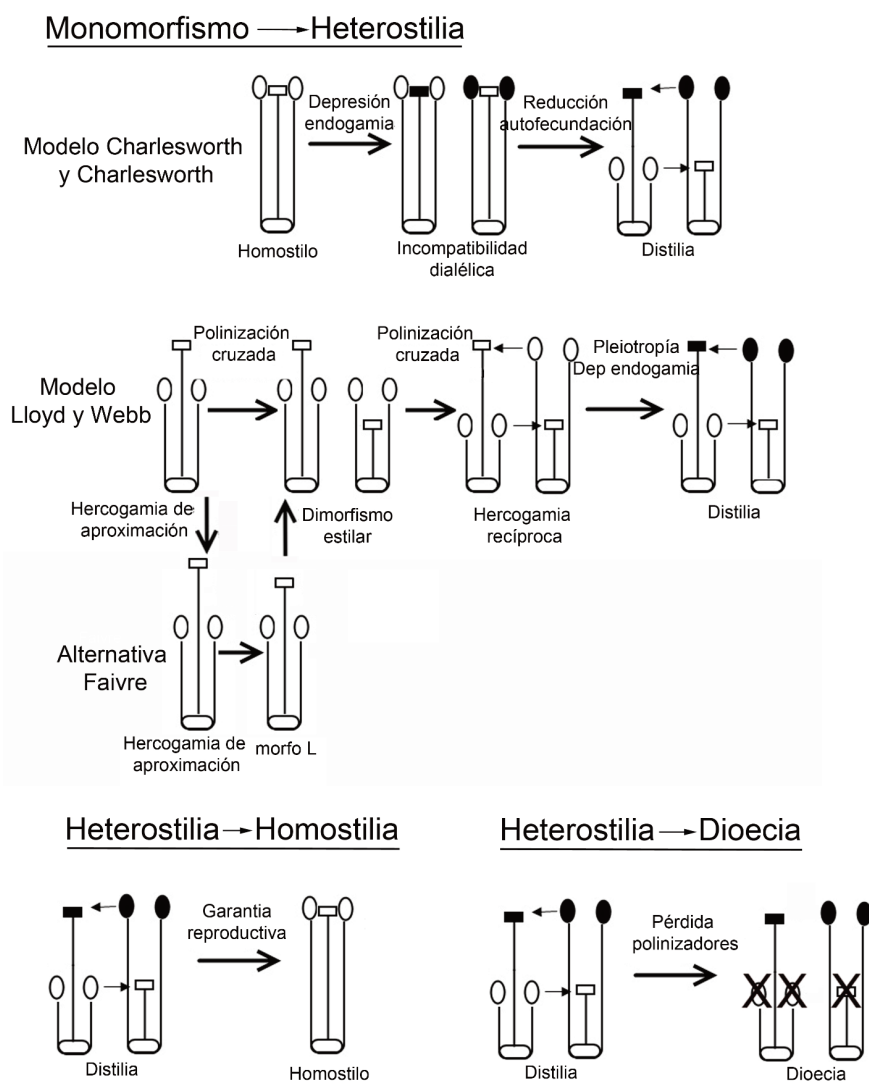
linizadores. Sin embargo, el estado de dimorfismo estilar es muy inestable, ya que se produce una gran pérdida de polen debido a la escasa reciprocidad entre los morfos. En este contexto, una segunda mutación para la altura de las anteras supondría una ventaja. El sistema de incompatibilidad, que proponen como un probable efecto pleiotrópico, se expresaría por la imposibilidad del polen de crecer en un determinado tipo de estigma. Por tanto, los caracteres secundarios y el sistema de incompatibilidad serían procesos independientes de las modificaciones morfológicas anteriores.

Desde un punto de vista ontogenético es importante destacar las ideas de Faivre (2000), quien propone pasos intermedios adicionales en la transición desde el monomorfismo hacia la distilia no explícitos en ninguno de los modelos antes expuestos (Fig. 2). Existen también otras propuestas menos extendidas en la literatura, como la de Anderson (1973), que propone la evolución de la heterostilia a partir de la protandria en Rubiaceae o el complejo modelo de Richards (1998), cuyo enfoque es estrictamente genético. El modelo de Sakai y Toquenaga (2004) plantea la evolución de la heterostilia a partir de un continuo en variación fenotípica entre individuos en la población y la existencia de un ligamiento genético entre las alturas de anteras y estigma.

Los primeros trabajos sobre la evolución hacia la heterostilia en *Narcissus* (Graham y Barrett 2004; Pérez et al. 2004) encuentran que la sucesión de estados del polimorfismo y el sistema de incompatibilidad están asociados a cambios en los polinizadores (Pérez-Barrales et al. 2006). Además, Santos-Gally y colaboradores (2013a) demuestran que las corolas estrechas y largas parecen estar gobernando la aparición del polimorfismo en este género. En Boraginaceae, Ferrero y colaboradores (2009a) demostraron cómo la distilia parece ser derivada de un ancestro dimórfico estilar y éste de un hercógamo de aproximación en el género *Lithodora*. En *Exochaeium* Kissling y Barrett (2013) también encontraron que la distilia deriva de un ancestro con hercogamia de aproximación. Todos estos trabajos apoyan el modelo de Lloyd y Webb (1992ab). Otro apoyo a este modelo es la independencia de cambios morfológicos y fisiológicos en las transiciones evolutivas hacia o desde este polimorfismo. El sistema de incompatibilidad es independiente del polimorfismo en la tribu Lithospermeae (Ferrero et al. 2012b). Asimismo, existe una disociación morfo-fisiológica durante la transición desde la tristilia hacia la distilia en *Oxalis alpina*. En esta especie las modificaciones morfológicas parecen ser anteriores a los cambios en el sistema de incompatibilidad (Kutaka et al. 2011).

La transición desde la heterostilia hacia la homostilia – monomorfismo en el que las plantas presentan la misma altura en los estigmas y anteras – y la autogamia se ha encontrado en varias familias. Esta transición se ha explicado como una estrategia de garantía reproductiva cuando la disponibilidad de plantas conspecíficas o polinizadores es escasa (Carlson et al. 2008). Trabajos recientes analizan la importancia de la hercogamia en este proceso. De Vos y colaboradores (2012) probaron en *Primula halleri* que la separación espacial entre órganos sexuales, aunque pequeña, favorece los entrecruzamientos entre individuos en poblaciones homostilas (ver también Li y Johnson 2010). También De Vos y colaboradores (2014) encontraron que la transición hacia la autocompatibilidad en Primulaceae no se asocia con cambios en los caracteres tradicionalmente relacionados con la autofecundación, como el menor tamaño floral. En una reciente revisión de las transiciones desde el entrecruzamiento hacia la autogamia en *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae) se ha visto que las condiciones adecuadas para la transición son resultado de una reducción de la hercogamia y la ocurrencia de episodios de colonización frecuentes (Barrett et al. 2009).

La hipótesis más aceptada sobre la evolución desde heterostilia hacia la especialización sexual (dioecia) es la que propone dicha transición como resultado de cambios ecológicos, es decir, pérdida de polinizadores eficientes. Esta explicación plantea que una transferencia asimétrica de polen mediada por polinizadores favorece la función masculina del morfo con mayor eficiencia en las exportación de polen (normalmente el B) y la función femenina en el que recibe mayor cantidad de polen (normalmente el L) (Darwin 1877; Ornduff 1966; Lloyd 1979; Beach y Bawa 1980).



**Figura 2.** Resumen de algunas modelos teóricos sobre las transiciones hacia y desde la heterostilia. El esquema incluye las presiones selectivas propuestas teóricamente para explicar dichas transiciones.

**Figure 2.** Summary of some theoretical models describing transitions from and towards heterostyly. The diagram incorporates the selective pressures explaining the transitions.

## Las variaciones en el polimorfismo

La determinación del tipo de polimorfismo en cada especie es trascendental para entender su significado adaptativo o poder responder preguntas de carácter macroevolutivo. Por ello, en los últimos años se han descrito las características morfológicas, fisiológicas y funcionales de especies heterostilas [p. ej., en las familias Boraginaceae (Ferrero 2009; Ferrero et al. 2011a; McMullen 2011), Iridaceae (Sánchez et al. 2010), Malvaceae (Faife-Cabrera et al. 2014), Menyanthaceae (Haddadchi 2013), Gentianaceae (Wolfe et al. 2009), Plumbaginaceae (Ferrero et al. 2009b), Polygonaceae (Chen 2012), Pontederiaceae (Cunha y Fischer 2009; Puentes et al. 2013), Primulaceae (Nishihiro y Washitani 2011; Davidson et al. 2013; Aronne et al. 2014), Oxalidaceae (Turketti et al. 2012) y Rubiaceae (Klein et al. 2009; Consolaro et al. 2010; Meeus et al. 2011; Faria et al. 2012; Henrique y Carlos 2012; Hernández-Ramírez 2012)]. Además de la distilia y la tristilia, en la naturaleza existen otros polimorfismos estilares. Algunos de estos polimorfismos, como el dimorfismo estilar relajado o el dimorfismo estilar, están muy relacionados funcionalmente y evolutivamente con la heterostilia (Barratt et al. 2000; Ferrero et al. 2011a). El dimorfismo estilar relajado consiste en la presencia de dos morfos que difieren en la altura de sus estilos pero cuyas anteras se encuentran localizadas a distintas alturas en la corola, ocupando una amplia franja. Este polimorfismo parece derivar de la distilia debido a una relajación en las presiones selectivas que mantienen la hercogamia recíproca (Ferrero et al.

2009a). Las especies dimórficas estilares presentan flores con anteras a la misma altura que difieren en la longitud de sus estilos; exhiben dos morfos pero carecen de reciprocidad y, según algunos modelos evolutivos, son un paso anterior a la aparición de la hercogamia recíproca (Lloyd y Webb 1992a).

A veces una especie cuya morfología sugiere la existencia de heterostilia se comporta funcionalmente como dioica. Esto ocurre en especies con hercogamia recíproca como *Hedyotis acutangula* (Wu et al. 2010), *Mussaenda pubescens* (Li et al. 2010), *Palicourea tetragona* (Martín-Rodríguez et al. 2013) o *Phylloentas flava* (Andriamiharivo et al. 2011), y también en dimórficas estilares como *Pagamea duckei* (Henrique y Carlos 2012) y *Morinda parvifolia*, especie descrita como fisiológicamente androdioica y funcionalmente dioica (Liu et al. 2012). Algunos géneros son particularmente variables en términos morfológicos y funcionales, como *Psychotria* o *Erythroxylum*. En *Psychotria*, algunas especies presentan heterostilia "atípica", con ausencia de reciprocidad entre los morfos, anisoplethia (distinta proporción de morfos en las poblaciones) o monomorfismo. Entre los estudios más recientes en este género, *Psychotria poeppigiana* presenta un síndrome heterostilo típico (Vallois-Cuesta et al. 2009), pero en *Psychotria rubra*, las plantas son distilas pero funcionalmente dioicas (Watanabe et al. 2013). En *Psychotria cartaginensis*, la ruptura del sistema de incompatibilidad (Faria et al. 2012) parece estar relacionada con modificaciones hacia el monomorfismo (poblaciones con plantas L exclusivamente) y la homostilia (Consolaro et al. 2010).

En ocasiones es difícil definir el tipo de polimorfismo estilar debido a las variaciones inter- e intra-poblacionales (Ferrero et al. 2011a). Además, el uso de distintos métodos para la caracterización del polimorfismo puede resultar en clasificaciones diferentes de éste (Faivre y McDade 2001). Por ejemplo, en los géneros *Lithodora* y *Glandora* (Boraginaceae) se ha descrito cómo el polimorfismo puede variar entre poblaciones de la misma especie (ver Fig. 3) y la caracterización discreta de éste basada en un examen visual es difícil (Ferrero et al. 2011a). La variación inter-poblacional se ha observado en otras familias (Amaryllidaceae, Pérez et al. 2004, Malvaceae, Faife-Cabrera et al. 2014; Oleaceae, Thompson y Dommée 2000; Oxalidaceae, Weller et al. 2007; Baena-Díaz et al. 2012; Primulaceae, Nishihira et al. 2000; Rubiaceae, Faivre y McDade 2001; Sampson y Krebs 2012). En *Nivenia* (Iridaceae), un género sudafricano de distribución restringida, el estudio detallado del polimorfismo de sus especies llevó a que una especie previamente descrita como distila fuese recientemente re-caracterizada como dimórfica estilar (Sánchez et al. 2010).

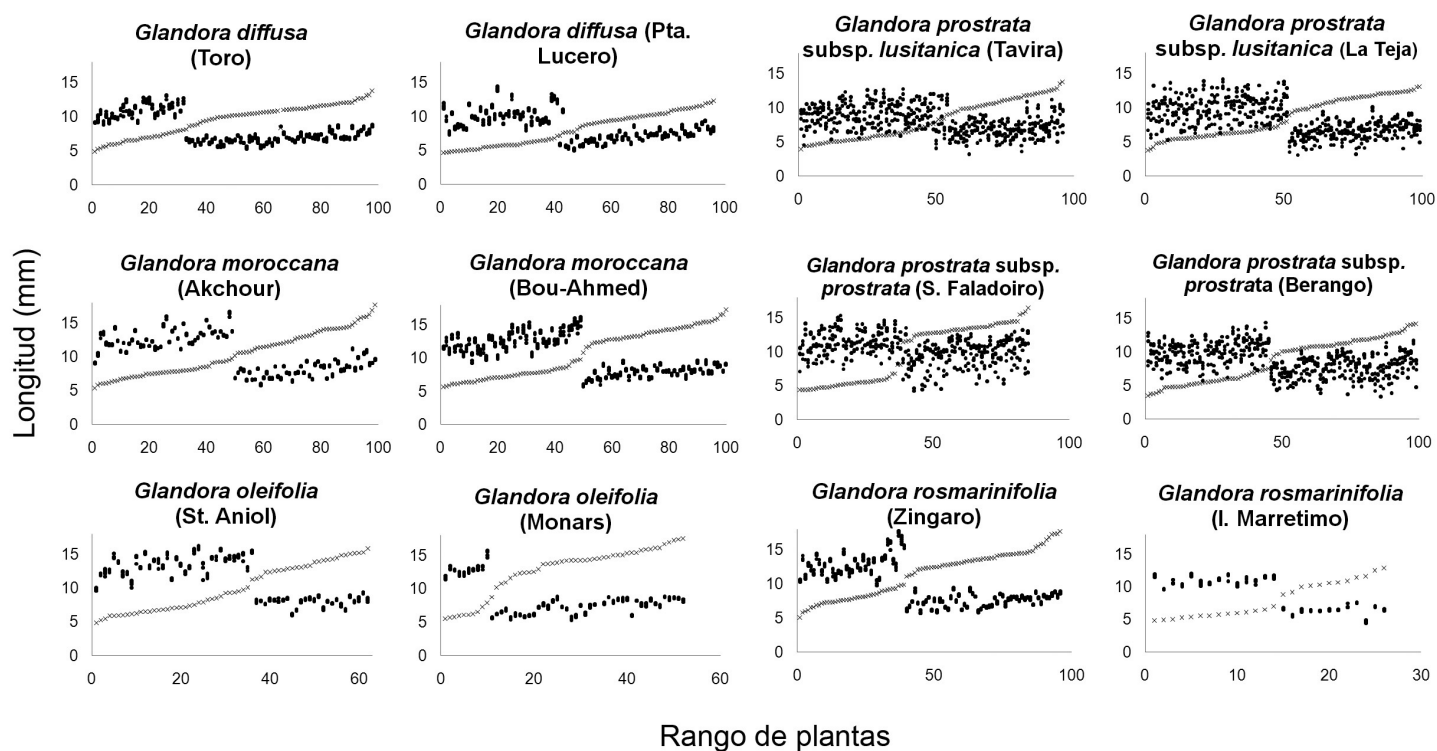
La descripción categórica, por tanto, permite comparar y contrastar la información obtenida en estudios previos, si bien puede resultar ardua e imprecisa. Una alternativa útil a la inspección visual es definir el polimorfismo de manera cuantitativa mediante el cálculo de la reciprocidad entre morfos a nivel poblacional. Una reciprocidad alta entre órganos sexuales de plantas de distinto morfo se alcanza cuando la altura de los estigmas de un morfo se corresponde exactamente con la de las anteras del morfo opuesto, y esto ocurre para todos los niveles de estilos y anteras y todos los individuos de la población (Sánchez et al. 2013). Aunque la reciprocidad se ha considerado como un carácter continuo desde hace tiempo (Lloyd et al. 1990), hasta el momento se han propuesto sólo cuatro índices cuantitativos: Richards y Koptur (1993); Eckert y Barrett (1994); Sánchez et al. (2008, modificado en 2013) y Sosenski et al. (2010). Sánchez y colaboradores (2008) proponen un índice que agrupa dos componentes relacionadas con la reciprocidad [sensu Eckert y Barrett (1994)], la precisión y la dispersión

en la altura de los verticilos, tanto para especies distilas como tris-tilas (Sánchez et al. 2013). El índice de Sosenski y colaboradores (2010) supone la suma de dos componentes dentro de la flor: el primero mide la convergencia de dos verticilos de anteras hacia el mismo punto y el segundo mide el grado de ajuste entre flores de distinto morfo.

Desde un punto de vista teórico, el dimorfismo estilar, la heterostilia y el dimorfismo estilar relajado se han interpretado como estados consecutivos del mismo proceso evolutivo (Lloyd y Webb 1992a; Ferrero et al. 2009a). Considerando la relación entre reciprocidad y las categorías discretas de polimorfismo existentes, es esperable que las plantas dimórficas estilares presenten menor reciprocidad que las hercógamas recíprocas, ya que las anteras no se diferencian en altura entre los morfos. En el caso del dimorfismo estilar relajado, es esperable que la reciprocidad se reduzca al aumentar la dispersión en la posición de las anteras.

## El complejo significado adaptativo de la heterostilia

Como se ha mencionado al inicio, desde Darwin (1877) se ha considerado que la heterostilia promueve la polinización cruzada. Sin embargo, la redundancia en mecanismos morfológicos y fisiológicos con una misma finalidad ha hecho que con el tiempo se reconozcan para este polimorfismo dos funciones distintas relacionadas con el éxito reproductivo masculino y femenino de las plantas (Barrett 2002a). Según esta propuesta, la hercogamia recíproca favorece la función masculina promoviendo la dispersión de polen de una manera eficiente y limitando a la vez la auto-interferencia entre los órganos sexuales de la propia planta y la consiguiente pérdida de gametos en polinizaciones no viables. Por su parte, el sistema de incompatibilidad mejora el éxito reproductivo femenino impidiendo la autofecundación y reduciendo la depresión por endogamia y el descuento de óvulos – óvulos fecundados por polen no viable que ya no estarán disponibles para polinizaciones efectivas (Barrett 2002ab).



**Figura 3.** En las gráficas se muestra la representación de las longitudes de los estilos (+) y cada las alturas de las anteras (\*) de las plantas en poblaciones del género *Glandora* (Boraginaceae). Los individuos están ordenados por orden creciente de longitud de estilo. La reciprocidad es diferente entre poblaciones de la misma especie e incluso entre los verticilos superior e inferior de las plantas de la misma población. Modificado de Ferrero et al 2011a.

**Figure 3.** Variation in style length (+) and every stamen height (\*) in populations of genus *Glandora* (Boraginaceae). Plots summarise individuals in populations arranged in order of increasing style length. Reciprocity is different among populations of the same species and even between the upper and lower levels. Modified from Ferrero et al 2011a.

Entre las características de las plantas heterostilas, la función de la hercogamia recíproca ha suscitado mucho interés (Darwin 1877; Lloyd y Webb 1992a). Por un lado, la hercogamia entre órganos sexuales de una misma flor se ha considerado un mecanismo que evita la interferencia entre la función masculina y femenina - *hipótesis de la interferencia sexual* (Darwin 1877; Ganders 1979; Barrett 1992; Cesaro et al. 2004; Barrett y Shore 2008). De hecho, en poblaciones naturales las cargas de polen muestran mayor auto-interferencia en los estigmas del morfo L (Brys y Jacquemyn 2010; Valois-Cuesta et al. 2011). La interferencia sexual depende de la longitud y forma de la corola (tubular o no), así como de la morfología e identidad del polinizador. Además, la interferencia sexual y la obstrucción del estigma/estilo con polen incompatible varía entre especies (ver Keller et al. 2014). En segundo lugar, siguiendo las ideas de Darwin, la *hipótesis del flujo legítimo* (Lloyd y Webb 1992a; Barrett 2002a; Lau y Bosque 2003) propone que la posición recíproca de los órganos sexuales entre los morfos favorece la deposición de polen de cada uno de ellos en partes distintas del polinizador. Esta segregación espacial facilita la transferencia de polen más eficientemente entre plantas, ya que los órganos sexuales recíprocos reciben mayor cantidad de polen legítimo y, a la vez, se pierde menor cantidad de polen en zonas no útiles en la polinización, por ejemplo en los estilos, o en zonas del cuerpo del polinizador que no contactan el estigma (ej. Armbruster et al. 2006).

En un estudio reciente, Keller y colaboradores (2014) examinaron estas dos hipótesis. Los autores encontraron que la hercogamia recíproca en especies de *Primula* promueve la deposición de polen en distintas partes del polinizador, lo que apoya las predicciones de la hipótesis del flujo legítimo. Este mismo resultado se ha confirmado en poblaciones naturales de *Pentstemon* (Massinga et al. 2005), donde las mariposas transportan el polen del morfo B en sus cabezas y el del morfo L en sus probóscides.

Además, Keller y colaboradores (2014) encontraron que las flores de morfo brevistilo funcionan de una manera más "legítima" (experimentan un mayor número de cruces entre-morfos). Si bien la hipótesis del polen legítimo ha recibido un apoyo continuo (recientemente Wolfe et al. 2009; Baena-Díaz et al. 2012), existen muchos casos documentados en la literatura en los que este flujo de polen entre morfos es asimétrico, de modo que uno de ellos actúa más como donante y otro como receptor de polen. En *Pulmonaria* la proporción entre el polen legítimo e ilegítimo depositado sobre el morfo brevistilo excede a la del longistilo (Brys et al. 2008a). Además, Brys y Jacquemyn (2010) encontraron que la distribución espacial de individuos compatibles y el despliegue floral pueden tener un efecto sobre el flujo de polen legítimo depositado en los estigmas y, por lo tanto, en la producción de frutos en esta especie. El morfo longistilo parece depender menos de la distribución espacial del brevistilo que viceversa.

Es esperable que una distribución de morfos no agregada (con predominio de plantas del morfo opuesto situadas más cerca) mejore la producción de frutos cuando los polinizadores se mueven entre plantas cercanas (Levin 1974). Esto ocurre en algunas especies del género *Melochia* que presentan un sistema de incompatibilidad heteromórfico (Machado y Sazima 2008; Faife-Cabrera et al. 2015). No obstante, cuando los individuos del mismo morfo se encuentran más próximos, los polinizadores de cortas distancias promueven cruces ilegítimos, provocando interferencia polínica (Shore y Barrett 1984).

Desde el punto de vista morfológico se espera que una mayor reciprocidad entre morfos esté asociada a una mayor eficiencia y simetría en el transporte de polen, entendiendo ésta por un flujo equivalente (en calidad y cantidad) de polen entre morfos (Barrett 2002a; Lloyd y Webb 1992b). La asimetría en la posición de las anteras y estigmas entre morfos puede afectar al flujo de polen entre morfos (Stone y Thomson 1994; García-Robledo 2008) incluso cuando pertenecen a especies distintas (Keller et al. 2012). Así, se ha encontrado que la reducción en la reciprocidad entre dos *Primulas* que hibridan en la naturaleza puede disminuir el flujo de polen entre ellas, lo que repercute sobre su aislamiento reproduc-

tivo (Keller et al. 2012). El aumento en reciprocidad parece incrementar el flujo de polen compatible en *Oxalis alpina* (Baena-Díaz et al. 2012). En otras especies, la reciprocidad parece estar relacionada con la integración floral (Sánchez et al. 2010; Ferrero et al. 2011a), la eficiencia en la polinización (Ferrero et al. 2011b), así como con un mayor éxito en la producción de frutos (Hernández-Martínez 2012). En todos estos trabajos una morfología floral restrictiva a la entrada de polinizadores se ha considerado siempre un aspecto clave para el mantenimiento del polimorfismo. Sin embargo algunas especies con corolas no restrictivas a la entrada de polinizadores (como *Melochia* o *Turnera*) parecen no sufrir las consecuencias de los cambios drásticos de abundancia y composición de las comunidades de visitantes florales (Faife-Cabrera 2014).

El polimorfismo floral promueve el cruzamiento entre morfos y se mantiene en las poblaciones mediante selección dependiente de frecuencia negativa (Heuch y Lie 1985). Las desviaciones de la isoplethia - igual proporción de morfos - en las poblaciones no sólo afectan al éxito reproductor de las plantas sino que también repercuten en la diversidad genética de las poblaciones (Meeus et al. 2012). En las especies heterostilas el papel de los polinizadores es crucial tanto para garantizar el éxito reproductivo de las plantas (Davidson et al. 2013) como para promover la simetría en el flujo de polen entre morfos. En *Narcissus papyraceus*, una especie dimórfica estilar, la presencia y actividad de los polinizadores de trompa larga y corta está relacionada con las proporciones de morfos en las poblaciones (Pérez-Barrales y Arroyo 2010; Santos-Gally et al. 2013b). Los visitantes de trompa corta mueven polen de ambos morfos pero depositan poco sobre el morfo longistilo y nada en el brevistilo (Simón-Porcar et al. 2014). Por ello, las poblaciones con polinizadores de trompa larga y corta presentan ambos morfos, mientras que las que tienen sólo polinizadores de trompa corta presentan individuos de morfo longistilo. No obstante, otro tipo de interacciones planta-animal pueden afectar este equilibrio poblacional. Así por ejemplo, si la depredación de semillas no es homogénea entre morfos, su ocurrencia puede compensar los desequilibrios resultantes un flujo asimétrico de polen, como ocurre en *Erythroxylum havanense* (Boege y Domínguez 2008). Aunque esto puede ser variable en el tiempo, nos sirve para destacar la importancia del conjunto de interacciones sobre la dinámica poblacional. La desviación del equilibrio en la proporción de morfos en las poblaciones puede estar determinada por un éxito reproductivo diferencial de cada uno de los morfos, pero también por procesos estocásticos que ocurren en poblaciones de pequeño tamaño (Brys et al. 2008b) o debido a la fragmentación y la perturbación antrópica (Aronne et al. 2014; Barrett y Arroyo 2012). La multiplicación vegetativa o clonal también puede resultar en desviaciones del equilibrio (Castro et al. 2013, ver también Haddadchi et al. 2014). En un trabajo reciente, Pérez-Alquicira y colaboradores (2010) demostraron que los factores históricos en *Oxalis alpina* también tienen una gran influencia sobre la estructura genética y la distribución geográfica de los sistemas de reproducción.

## Futuras líneas de estudio

La identificación y estudio de los genes que caracterizan los distintos aspectos del síndrome heterostilo son aspectos poco explorados de los polimorfismos estilares (ver revisión de Barrett y Shore 2008). Además, se requiere un mayor número de estudios que clarifiquen la relación entre la forma, la fisiología y el significado funcional de la heterostilia. En este sentido, la interpretación de los caracteres secundarios siempre se ha hecho desde un punto de vista adaptativo (Ganders 1979; Dulberger 1992), pero faltan trabajos que demuestren que todos ellos están sometidos a selección. A continuación se proponen dos líneas de estudio relacionadas con las transiciones evolutivas entre sistemas reproductivos.

Como se mencionó en el apartado anterior, las asimetrías en el flujo de polen son comunes en las poblaciones heterostilas (Massinga et al. 2005) y en ocasiones se relacionan estrechamente con la especialización sexual de ambos morfos y la evolución hacia la dioecia. De hecho, resulta interesante la existencia de varias familias de plantas que contienen especies que son a la vez distilas y

dioicas, por ejemplo, Rubiaceae, Boraginaceae o Menyanthaceae. La evolución de la dioecia a partir de la heterostilia puede tener también otras posibles explicaciones como la propagación de mutaciones de esterilidad en las poblaciones (revisado en [Ganders 1979](#); [Barrett y Richards 1990](#)). Además, dado que en las especies distilas la producción de frutos depende de la disponibilidad de polen del otro morfo, la esterilidad de uno de los morfos a partir de una simple mutación podría resultar en la especialización complementaria del otro ([Rosas y Domínguez 2009](#)). Una explicación así no supone ninguna direccionalidad y por tanto puede explicar aquellos casos en los que la especialización ocurre al contrario, el morfo B actúa como individuo femenino y el L como masculino, como en *Erythroxylum havanense* ([Avila-Sakar y Domínguez 2000](#)) o en *Palicourea demissa*. En esta última especie, a pesar de que los morfos producen las mismas recompensas, la frecuencia desigual de visitas por parte de los polinizadores promueve un flujo de polinización asimétrico, donde el morfo B tiene una función femenina predominante ([Valois-Cuesta et al. 2010](#); [2011](#)). No obstante, en otras especies de *Palicourea* como *P. tetragona*, el morfo L tiene una mayor producción de frutos que el B ([Martén-Rodríguez et al. 2013](#)). Las familias Rubiaceae, Boraginaceae o Menyanthaceae ofrecen, por tanto, un marco ideal para estudiar transiciones evolutivas tanto hacia la heterostilia ([Ferrero et al. 2012a](#)), como hacia la separación funcional de sexos bajo las predicciones de modelos evolutivos contrastados. Hasta ahora estas hipótesis de transición hacia la dioecia no se ha comprobado en un contexto filogenético.

Por otra parte, la evolución de la heterostilia desde el monomorfismo se ha estudiado sólo en unas pocas familias: Primulaceae ([Mast et al. 2006](#)), Linaceae ([McDill et al. 2009](#)); Boraginaceae (*Lithospermum*, [Cohen 2011](#); [Cohen y Davis 2012](#); [Cohen et al. 2012](#)), Menyanthaceae ([Tippery y Les 2011](#)), y Rubiaceae ([Ferrero et al. 2012a](#)); ver también [Naiki \(2012\)](#). Aunque la mayoría de los análisis filogenéticos han respaldado el modelo de [Lloyd y Webb \(1992ab\)](#), los grupos taxonómicos donde se han testado hipótesis evolutivas sobre la transición desde el monomorfismo hacia la heterostilia siguen siendo escasos. Por ello, otra futura línea de trabajo interesante sería confirmar algunos de los resultados previos en familias independientes para alcanzar un mayor nivel de generalización.

La revisión realizada en este trabajo pone de manifiesto la gran variabilidad en aspectos morfológicos/fisiológicos en la heterostilia y la complejidad del significado adaptativo de sus características. Si bien la heterostilia es probablemente uno de los polimorfismos sexuales mejor estudiados en plantas, todavía quedan muchas preguntas sin respuesta que demandan futuros estudios.

## Agradecimientos

La autora agradece los comentarios de L. Navarro, J. M. Sánchez, A. Vale, D. Rojas y dos revisores anónimos sobre una primera versión del trabajo, y a R. Torices por la invitación a participar en este monográfico. La autora agradece a *Plant Biology* los derechos de imagen de la figura 3. Esta revisión no hubiese sido posible sin las prolíficas discusiones con S.C.H. Barrett, los miembros del grupo de Ecología y Evolución de Plantas de la Universidad de Vigo y con J. Arroyo, R. Pérez-Barrales y R. Santos en el ámbito de los proyectos CGL2006-13847-CO2-01+02, CGL2009-10466 y CGL2009-12565. V. Ferrero está financiada por una beca postdoctoral de la Xunta de Galicia.

## Referencias

- Anderson, W.R. 1973. A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. *Taxon* 22:537–542.
- Andriamiharivo, T.H., Razafimandimbison, S.G., Kårehed, J. 2011. *Phyllopetas flava* (Rubiaceae), a new morphologically heterodistyly and functionally dioecious species from Madagascar. *Systematic Botany* 36:1024–1027.
- 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.
- Aronne, G., Buonanno, M., Micco, V. 2014. Assessment of distyly syndrome in *Primula palinuri* Petagn. a rare species living on maritime vertical cliffs. *Plant Systematics and Evolution* doi:10.1007/s00606-013-0931-6
- Avila-Sakar, G., Domínguez, C.A. 2000. Parental effects and gender specialization in a tropical heterostylous shrub. *Evolution* 54:866–877.
- Baena-Díaz, F., Fornoni, J., Sosenski, P., Molina-Freaner, F.E., Weller, S.G., Pérez-Ishiwara, R., Domínguez, C.A. 2012. Changes in reciprocal herkogamy during the tristily–distily transition in *Oxalis alpina* increase efficiency in pollen transfer. *Journal of Evolutionary Biology* 25:574–583
- Baker, H.G. 1966. The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. 1. The Plumbaginaceae. *Evolution* 20:349–368.
- Barrett, S.C.H. 1992. *Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Barrett, S.C.H., Jesson, L.K., Baker, A.M. 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Annals of Botany* 85: 253–265.
- Barrett, S.C.H. 2002a. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3:274–284.
- Barrett, S.C.H. 2002b. Sexual interference of the floral kind. *Heredity* 88:154–159.
- Barrett, S.C.H., Richards, J.H. 1990. Heterostyly in tropical plants. Reproductive systems and speciation in tropical woody plants. (ed. G. Prance, G. Gottsberger). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55:35–61.
- Barrett, S.C.H., Shore, J.S. 2008. New insights on heterostyly: comparative biology, ecology and genetics. En: Franklin-Tong, V.E. (eds.), *Self-incompatibility in flowering plants – evolution, diversity, and mechanisms*, pp. 3–32. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Barrett, S.C.H., Ness, R.W., Vallejo-Marín, M.C.N., Vallejo-Marín, M. 2009. Evolutionary pathways to self-fertilization in a tristylous plant species. *New Phytologist* 183:546–556.
- Barrett, S.C.H., Arroyo, M.T.K. 2012. Variation in floral morph ratios in tristylous *Oxalis squamata* (Oxalidaceae): an Andean alpine endemic. *Botany* 90:1180–1185.
- Beach, J.H., Bawa, K.S. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distily. *Evolution* 34:1138–1142.
- Brys, R., Jacquemyn, H., Hermy, M., Beeckman, T. 2008a. Pollen deposition rates and the functioning of distily in the perennial *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution* 273:1–12.
- Brys, R., Jacquemyn, H., Beeckman, T. 2008b. Morph-ratio variation, population size and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1281–1289.
- Brys, R., Jacquemyn, H. 2010. Floral display size and spatial distribution of potential mates affect pollen deposition and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Plant Biology* 12:597–603.
- Boege, K., Domínguez, C. A. 2008. Pre-dispersal seed predation reduces the reproductive compensatory advantage of thrum individuals in *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae). *Evolutionary Ecology* 22: 675–687.
- Carlson, M.L., Gisler, S.D., Kelso, S. 2008. The role of reproductive assurance in the arctic: a comparative study of a homostylous and distylous species pair the role of reproductive assurance in the Arctic: a comparative study of a homostylous and distylous species pair. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40:39–47.
- Casazza, G., Grassi, F., Zecca, G., Mariotti, M.G., Guerrina, M., Minuto, L. 2013. Phylogeography of *Primula allionii* (Primulaceae), a narrow endemic of the Maritime Alps. *Botanical Journal of the Linnean Society* 173:637–653.
- Castro, S., Ferrero, V., Costa, J., Sousa, A.J., Castro, M., Navarro, L., Loureiro, J. 2013. Reproductive strategy of the invasive *Oxalis pes-caprae*: distribution patterns of floral morphs, ploidy levels and sexual reproduction. *Biological Invasions* 15:1863–1875.
- Cesaro, A.C., Barrett, S.C.H., Maurice, S., Vaissiere, B.E., Thompson, J.D. 2004. An experimental evaluation of self-interference in *Narcissus as-soanus*: functional and evolutionary implications. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1367–1376.
- Charlesworth D., Charlesworth B. 1979. A model for the evolution of distily. *American Naturalist* 114:467–498.
- Chen, M.L. 2012. Floral morphology and breeding system in *Polygonum hastato-sagittatum* Mak. (Polygonaceae). *Flora* 207:365–371.
- Cohen, J.I. 2011. A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of relationships and character evolution. *Cladistics* 27:1–22.

- Cohen, J.I., Davis, J.I. 2012. Molecular phylogenetics, molecular evolution, and patterns of clade support in *Lithospermum* (Boraginaceae) and related taxa. *Systematic Botany* 37:490-506.
- Cohen, J.I., Litt, A., Davis, J.I. 2012. Comparative floral development in *Lithospermum* (Boraginaceae) and implications for the evolution and development of heterostyly. *American Journal of Botany* 99:797-805.
- Consolaro, H., Silva, S.C.S., Oliveira, P.E. 2010. Breakdown of distyly and pin-monomorphism in *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Plant Species Biology* doi:10.1111/j.1442-1984.2010.00300.x
- Cunha, N.L.Da, Fischer, E. 2009. Breeding system of tristylous *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae) in the southern Pantanal, Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 280:53-58.
- Darwin, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. J. Murray, London, Reino Unido.
- Davidson, J.B., Durham, S.L., Wolf, P.G. 2013. Breeding system of the threatened endemic *Primula cusickiana* var. *maguirei* (Primulaceae). *Plant Species Biology* doi:10.1111/1442-1984.12029
- Dulberger, R. 1992. Floral polymorphisms and their functional significances in the heterostylous syndrome. En: Barrett, S.C.H. (ed.), *Evolution and Function of Heterostyly* pp. 41-84. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Eckert, C.G., Barrett, S.C.H. 1994. Tristyly, self-compatibility and floral variation in *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 53:1-30.
- Faife-Cabrera M. 2014. *Ecología del polimorfismo estilar en el género Melochia (Malvaceae) en Cuba*. Universidad de Vigo. España.
- Faife-Cabrera, M., Ferrero, V., Navarro, L. 2014. Unravelling the stylar polymorphism in *Melochia* species (Malvaceae): reciprocity and ancillary characters. *Botanical Journal of the Linnean Society* 176:147-158.
- Faife-Cabrera, M., Navarro, L., Ferrero, V. 2015. Strength through unity: spatial affinity between morphs improves fitness in incompatible heterostylous *Melochia* (Malvaceae) species. *Journal of Plant Research* DOI: 10.1007/s10265-014-0668-5.
- Faivre, A.E. 2000. Ontogenetic differences in heterostylous plants and implications for development from a herkogamous ancestor. *Evolution* 54:847-858.
- Faivre, A.E., McDade, L.A. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany* 88: 841-853.
- Faria, R.R., Ferrero, V., Navarro, L., Cardoso Araujo, A. 2012. Flexible mating system in distylous populations of *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae) in Brazilian Cerrado. *Plant Systematics and Evolution* 298:619-627.
- Ferrero, V. 2009. La ecología y evolución del polimorfismo floral en *Lithodora* (Boraginaceae). *Ecosistemas* 18:30-34.
- Ferrero, V., de Vega, C., Stafford, G.I., Van Staden, J., Johnson, S.D. 2009a. Heterostyly and pollinators in *Plumbago auriculata* (Plumbaginaceae). *South African Journal of Botany* 75: 778-784.
- Ferrero, V., Arroyo, J., Vargas, P., Thompson, J.D., Navarro, L. 2009b. Evolutionary transitions of style polymorphisms in *Lithodora* (Boraginaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:111-125.
- Ferrero, V., Chapela, I., Arroyo, J., Navarro, L. 2011a. Reciprocal style polymorphisms are not easily categorised: the case of heterostyly in *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). *Plant Biology* 13:7-18
- Ferrero, V., Castro, S., Sánchez, J.M., Navarro, L. 2011b. Stigma-anther reciprocity, pollinators, and pollen transfer efficiency in populations of heterostylous species of *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution* 291:267-276.
- Ferrero, V., Rojas, D., Vale, A., Navarro, L. 2012a. Delving into the loss of heterostyly in Rubiaceae: Is there a similar trend in tropical and non-tropical climate zones? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14:161-167.
- Ferrero, V., Arroyo, J., Castro, S., Navarro, L. 2012b. Unusual heterostyly: style dimorphism and self-incompatibility are not tightly associated in *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). *Annals of Botany* 109:655-665.
- Ganders, F.R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* 17:607-635.
- García-Robledo, C. 2008. Asymmetry in pollen flow promotes gender specialization in morphs of the distylous neotropical herb *Arcytophyllum lavarum* (Rubiaceae). *Evolutionary Ecology* 22:743-755.
- Graham, S.W., Barrett, S.C.H. 2004. Phylogenetic reconstruction of the evolution of stylar polymorphisms in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany* 91: 1007-1021.
- Haddadchi, A. 2013. Stylar polymorphism, reciprocity and incompatibility systems in *Nymphoides montana* (Menyanthaceae) endemic to south-eastern Australia. *Plant Systematics and Evolution* 299: 389-401.
- Haddadchi, A., Fatemi, M., Gross, C. L. 2014. Clonal growth is enhanced in the absence of a mating morph: a comparative study of fertile stylar polymorphic and sterile monomorphic populations of *Nymphoides montana* (Menyanthaceae). *Annals of Botany* 113:523-32.
- Henrique, M., Carlos, A. 2012. Pollination of *Pagamea duckei* Standl. (Rubiaceae): a functionally dioecious species. *Biota Neotropica* 12:1-7.
- Hernández-Ramírez, A.M. 2012. Distyly, floral visitors, and fructification in two natural populations of *Psychotria nervosa* (Rubiaceae). *Ecoscience* 19:133-139.
- Heuch, I., Lie, R.T. 1985. Genotype frequencies associated with incompatibility systems in tristylous plants. *Theoretical Population Biology* 27:318-336.
- Keller, B., de Vos, J.M., Conti, E. 2012. Decrease of sexual organ reciprocity between heterostylous primrose species, with possible functional and evolutionary implications. *Annals of Botany* 110:1233-44.
- Keller, B., Thomson, J., E., Conti. 2014. Heterostyly promotes disassortative pollination and reduces sexual interference in Darwin's primroses. *Functional Ecology* DOI: 10.1111/1365-2435.12274
- Kissling, J., Barrett, S.C.H. 2013. Variation and evolution of herkogamy in *Exochaenium* (Gentianaceae): implications for the evolution of distyly. *Annals of Botany* doi:10.1093/aob/mct097
- Klein, D.E., Freitas, L., Da Cunha, M. 2009. Self-incompatibility in a distylous species of Rubiaceae: is there a single incompatibility response of the morphs? *Sexual Plant Reproduction* 22:121-131.
- Kutaka, J. J., Weller S.G., Domínguez C.A., Sakai A.K., Molina-Freaner F.E., Sosenski P., Fornoni J. 2011. Female and male mediation of incompatibility modifications during the tristily-distily transition in *Oxalis alpina*. *International Journal of Plant Sciences* 172:644-654.
- Lau, P., Bosque, C. 2003. Pollen flow in the distylous *Palicourea fendleri* (Rubiaceae): an experimental test of the disassortative pollen flow hypothesis. *Oecologia* 135:593-600.
- Levin, D.A. 1974. Spatial segregation of pins and thrums in populations of *Hedyotis nigricans*. *Evolution* 28:648-655.
- Li, P., Johnston, M.O. 2010. Flower development and the evolution of self-fertilization in *Amsinckia*: the role of heterochrony. *Evolutionary Biology* 37:143-168.
- Li, A.-M., Wu, X.-Q., Zhang, D.-X., Barrett, S.C.H. 2010. Cryptic dioecy in *Mussaenda pubescens* (Rubiaceae): a species with stigma-height dimorphism. *Annals of Botany* 106:521-31.
- Liu, Y., Luo, Z., Wu, X., Bai, X., Zhang, D. 2012. Functional dioecy in *Morinda parvifolia* (Rubiaceae), a species with stigma-height dimorphism. *Plant Systematics and Evolution* 298:775-785.
- Lloyd, D.G. 1979. Evolution towards dioecy in heterostylous populations. *Plant Systematics and Ecology* 131:71-80.
- Lloyd, D.G., Webb, C.J., Dulberger, R. 1990. Heterostyly in species of *Narcissus* (Amaryllidaceae) and *Hugonia* (Linaceae) and other disputed cases. *Plant Systematics and Evolution* 172: 215-227.
- Lloyd, D.G., Webb, C.J. 1992a. The evolution of heterostyly. En: Barrett, S.C.H. (ed.), *Evolution and function of heterostyly*, pp. 151-178. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Lloyd, D.G., Webb, C.J. 1992b. The evolution of heterostyly. En: Barrett, S.C.H. (ed.), *Evolution and function of heterostyly*, pp. 179-207. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Machado, C.I., Sazima, M. 2008. Pollination and breeding system of *Melochia tomentosa* L. (Malvaceae), a keystone floral resource in the Brazilian Caatinga. *Flora* 203:484-490.
- Martén-Rodríguez, S., Muñoz-Gamboa, P., Delgado-Dávila, R., Quesada, M. 2013. Asymmetric pollen transfer and reproductive success of the hawkmoth-pollinated distylous tree *Palicourea tetragona* (Rubiaceae) at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 29:501-510.
- Massinga, P.H., Johnson, S.D., Harder, L.D. 2005. Heteromorphic incompatibility and efficiency of pollination in two distylous *Pentanisia* species (Rubiaceae). *Annals of Botany* 95:389-399.
- Mast, A. R., Kelso, S., Conti, E., Mast, A. 2006. Are any primroses (*Primula*) primitively monomorphic? *New Phytologist* 171:605-616.
- Mcdill, J., Repplinger, M., Simpson, B.B., Kadereit, J.W.C.N. 2009. The phylogeny of Linum and Linaceae Subfamily Linoideae, with Implications for their systematics, biogeography, and evolution of heterostyly. *Systematic Botany* 34:386-405

- Mcmullen, C.K. 2011. Pollination of the heterostylous Galápagos native, *Cordia lutea* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution* doi:10.1007/s00606-011-0567-3
- Meeus, S., Jacquemyn, H., Honnay, O., Pailler, T. 2011. Self-incompatibility and pollen limitation in the rare tristylous endemic *Hugonia serrata* on La Réunion Island. *Plant Systematics and Evolution* 292:143-151.
- Meeus, S., Honnay, O., Brys, R., Jacquemyn, H. 2012. Biased morph ratios and skewed mating success contribute to loss of genetic diversity in the distylous *Pulmonaria officinalis*. *Annals of Botany* 109:227-35.
- Naiki, A. 2012. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology* 27:3-29.
- Nishihiro, J., Washitani, I., Thomson, J.D., Thomson, B.A. 2000. Patterns and consequences of stigma height variation in natural population of a distylous plant, *Primula sieboldii*. *Functional Ecology* 14:502-512.
- Nishihiro, J.U.N., Washitani, I. 2011. Post-pollination process in a partially self-compatible distylous plant, *Primula sieboldii* (Primulaceae). *Plant Species Biology* 26:213-220.
- Ornduff R. 1966. The origins of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Evolution* 20:309-314.
- Pérez, R., Vargas, P., Arroyo, J. 2004. Convergent evolution of flower polymorphism in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *New Phytologist* 161: 235 -252.
- Pérez-Alquicira, J., Molina-Freaner, F.E., Piñero, D., Weller, S.G., Martínez-Meyers, E., Rozas, J., Domínguez C.A. 2010. The role of historical factors and natural selection in the evolution of breeding systems of *Oxalis alpina* in the Sonoran desert " Sky Islands." *Journal of Evolutionary Biology* 23:2163-2175.
- Pérez-Barrales, R., Vargas, P., Arroyo, J. 2006. New evidence for the Darwinian hypothesis of heterostyly: breeding systems and pollinators in *Narcissus* sect. *Apodanthi*. *New Phytologist* 171:553-567.
- Pérez-Barrales, R., Arroyo, J. 2010. Pollinator shifts and the loss of style polymorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 23:1117-28.
- Puentes, A., Cole, W.W., Barrett, S.C.H. 2013. Trimorphic incompatibility in *Pontederia subovata* (Pontederiaceae): an aquatic macrophyte from lowland South America. *International Journal of Plant Sciences* 174: 47-56.
- Richards, A.J. 1998. Lethal linkage and its role in the evolution of plant breeding systems. En: Owens, S.J. Rudall, P.J. (eds.). *Reproductive biology*: 71-83. Royal Botanic Gardens, Kew, Reino Unido.
- Richards, J.H., Koptur S. 1993. Floral variation and distyly in *Guetarda scabra* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 80:31-40.
- Rosas, F., Domínguez, C.A. 2009. Male sterility, fitness gain curves and the evolution of gender specialization from distyly in *Erythroxylum havanense*. *Journal of Evolutionary Biology* 22:50–59.
- Sakai, S., Toquenaga, Y.C.N. 2004. Heterostyly: speciation within a species. *Population Ecology* 46:253-262.
- Sakai, S., Wright, S.J. 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): when is heterostyly lost? *Biological Journal of the Linnean Society* 93:125-134.
- Sampson, D.A., Krebs, R. 2012. Quantitative evaluation of reciprocal herkogamy in the distylous species, *Hedyotis caerulea* (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 298:1361-1370.
- Sánchez, J.M., Ferrero, V., Navarro, L. 2008. A new approach to the quantification of degree of reciprocity in distylous (sensu lato) plant populations. *Annals of Botany* 102: 463-72.
- Sánchez, J.M., Ferrero, V., Arroyo, J., Navarro, L. 2010. Patterns of style polymorphism in five species of the South African genus *Nivenia* (Iridaceae). *Annals of Botany* 106:321-331.
- Sánchez, J.M., Ferrero, V., Navarro, L. 2013. Quantifying reciprocity in distylous and tristylous plant populations. *Plant Biology* 15:616-620.
- Santos-Gally, R., González-Voyer, A., Arroyo, J. 2013a. Deconstructing heterostyly: the evolutionary role of incompatibility system, pollinators and floral architecture. *Evolution* 67:2072-2082.
- Santos-Gally, R., Pérez-Barrales, R., Simón-Porcar, V. I., Arroyo, J. 2013b. The role of short-tongued insects in floral variation across the range of a style-dimorphic plant. *Annals of Botany* 111:317-28.
- Shore, J.S., Barrett, S.C.H. 1984. The effect of pollination intensity and incompatible pollen on seed set in *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Canadian Journal of Botany* 62:1298-1303.
- 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.
- Sosenski, P., Fornoni J., Molina-Freaner F.E., Weller S.G., Domínguez C.A. 2010. Changes in sexual organ reciprocity and phenotypic floral integration during the tristylous–distylous transition in *Oxalis alpina*. *New Phytologist* 185:829-840.
- Stone, J.L., Thomson, J.D. 1994. The evolution of distyly: pollen transfer in artificial flowers. *Evolution* 48:595-1606.
- Thompson, J.D., Dommée, B. 2000. Morph-specific patterns of variation in stigma height in natural populations of distylous *Jasminum fruticans*. *New Phytologist* 148: 303-314.
- Tippery, N.P., Les, D.H. 2011. Phylogenetic relationships and morphological evolution in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Systematic Botany* 36:1101-1113.
- Turketti, S.S., Esler, K.J., Dreyer, L.L. 2012. Three-dimensional reciprocity: A new form of tristylous in South African *Oxalis* (Oxalidaceae) species and its implications for reproduction. *South African Journal of Botany* 78: 195-202.
- Valois-Cuesta, H., López-Pere, L.D., Quinto-Valoyes, D.Y.L.Z. 2009. Reproductive ecology of *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae): a comparative analysis between long-styled and short-styled plants. *Ecotropicos* 22:1-12.
- Valois-Cuesta, H., Soriano, P.J., Ornelas, J.F. 2010. Dimorphisms and self-incompatibility in the distylous species *Palicourea demissa* (Rubiaceae): possible implications for its reproductive output. *Journal of Plant Research* 124:137-46.
- Valois-Cuesta, H., Soriano, P.J., Ornelas, J.F. 2011. Asymmetrical legitimate pollination in distylous *Palicourea demissa* (Rubiaceae): the role of nectar production and pollinator visitation. *Journal of Tropical Ecology* 27:393-404.
- De Vos, J.M., Keller, B., Isham, S.T., Kelso, S., Conti, E. 2012. Reproductive implications of herkogamy in homostylous primroses: variation during anthesis and reproductive assurance in alpine environments. *Functional Ecology* 26:854-865.
- De Vos, J.M., Wüest, R.O., Conti, E. 2014. Small and ugly? Phylogenetic analyses of the "selfing syndrome" reveal complex evolutionary fates of monomorphic primrose flowers. *Evolution* doi:10.1111/evo.12331.1
- Watanabe, K., Shimizu, A., Sugawara, T. 2013. Dioecy derived from distyly and pollination in *Psychotria rubra* (Rubiaceae) occurring in the Ryukyu Islands, Japan. *Plant Species Biology* doi:10.1111/1442-1984.12013
- Webb, C.J., Lloyd, D.G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *Taxon* 24:163-178.
- Weber, J.J., Weller, S.G., Sakai, A.K., Tsyusko, O.V., Glenn, T.C., Domínguez, C.A. et al. 2013. The role of inbreeding depression and mating system in the evolution of heterostyly. *Evolution* 67:2309-22.
- Weller, S.G. 1992. Evolutionary modifications of tristylous breeding systems. En: Barrett, S.C.H. (ed.). *Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Weller, S.G. 2009. The different forms of flowers - what have we learned since Darwin? *Botanical Journal of the Linnean Society* 160:249-261.
- Weller, S.G., Domínguez, C.A., Molina-Freaner, F.E., Fornoni, J., Leubhn, G. 2007. The evolution of distyly from tristylous in populations of *Oxalis alpina* (Oxalidaceae) in the Sky Islands of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 94:972-985
- Wolfe, L.M., Massinga, P.H., Johnson, S.D. 2009. A quantitative evaluation of the distylous syndrome in *Sebaea grandis* (Gentianaceae). *South African Journal of Botany* 75:785-790.
- Wu, X., Li, A., Zhang, D. 2010. Cryptic self-incompatibility and distyly in *Hedyotis acutangula* Champ. (Rubiaceae). *Plant Biology* 12:484-94.