

Por qué y cómo el sistema de cruzamiento está correlacionado con los mecanismos de dispersión

R. Rubio de Casas^{1,2,3,*}

(1) Dpto. Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, 18071 Granada, España

(2) Estación Experimental de Zonas Áridas, EEZA-CSIC, Carretera de Sacramento s/n, Almería, España

(3) UMR 5175 CEFE—Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS: 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 05, Francia)

* Autor de correspondencia: R. Rubio de Casas [rafa.rubiodecasas@gmail.com]

> Recibido el 12 de febrero de 2014 - Aceptado el 03 de diciembre de 2014

Rubio de Casas, R. 2014. Por qué y cómo el sistema de cruzamiento está correlacionado con los mecanismos de dispersión. *Ecosistemas* 23(3): 31-35. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.05

El sistema de cruzamiento y la dispersión están intrínsecamente ligados evolutivamente de manera que su función ecológica sólo se puede entender al considerarlos conjuntamente. La correlación evolutiva es particularmente estrecha en las plantas, debido a la asociación anatómica y ontogenética entre los órganos reproductivos y los propágulos dispersivos (frutos y semillas). Dos de las presiones selectivas más importantes tanto para el cruzamiento como para la dispersión parecen ser la evitación de la depresión por endogamia y la maximización de la adaptación local. El proceso evolutivo resultante se puede visualizar como un gradiente entre dos síndromes extremos: la combinación de alogamia con una alta propensión a la dispersión y de autogamia con dispersión limitada. Sin embargo, la mayor parte de las plantas parecen situarse en zonas intermedias del gradiente y presentan estrategias mixtas con niveles intermedios de alogamia y propensión a la dispersión que permiten diversificar la exposición de la progenie al riesgo. La correlación positiva entre propensión a la dispersión y alogamia implica que modelos verbales como la ley de Baker tienen una validez biológica limitada. La aceptación histórica de este modelo probablemente se deba a que tanto el cruzamiento como la dispersión son fenómenos evolutivamente complejos, lo que en muchos casos puede dificultar la toma de los datos necesarios para la identificación de síndromes específicos.

Palabras clave: adaptación local; alogamia; autogamia; endogamia; efectos de Janzen-Connell; Ley de Baker; semillas

Rubio de Casas, R. 2014. Why and how the mating system and dispersal mechanisms are correlated. *Ecosistemas* 23(3): 31-35. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.05

The mating system and dispersal are intrinsically linked and their respective functions can only be apprehended considering both traits simultaneously. The evolutionary correlation is particularly tight in plants, where the two traits are linked anatomically and ontogenetically through the association between the female reproductive organs and the dispersing propagules (i.e., fruits and seeds). The avoidance of inbreeding and the maximization of local adaptation appear to be two of the selective pressures most relevant for both the mating system and dispersal. The equilibrium among evolutionary forces can be regarded as a gradient between two extreme syndromes: the combination of outcrossing and a propensity for dispersal and that of selfing and limited dispersal. However, most plants lie at various points along the gradient, exhibiting mixed strategies with differing rates of outcrossing and dispersal that can provide evolutionary and ecological bet-hedging. The positive correlation between outcrossing and dispersal diminishes the biological validity of verbal models such as Baker's law. The historical acceptance of this model is probably attributable to the complexity of both mating and dispersal, which often hinders the collection of comprehensive data that could illustrate specific syndromes.

Key words: Baker's law; inbreeding; Janzen-Connell effects; Local adaptation; outcrossing; seeds; selfing

Introducción

El cruzamiento y la dispersión son dos de los procesos vitales más importantes en el ciclo de vida de los organismos. Entre ambos determinan la diversidad genética de las poblaciones, su distribución espacial y su estructura demográfica. Estas similitudes funcionales suponen paralelismos evolutivos, lo que ha llevado a varios autores a proponer la existencia de un síndrome que una ambos rasgos, esto es, que la evolución de uno de ellos no se puede entender sin la otra (Shields 1982). Sin embargo, la mayor parte de los estudios ecológicos se realizan considerando cada uno de los rasgos de forma independiente, lo que puede conducir a errores de índole teórica y práctica. Es frecuente que decisiones de ecología aplicada, por ejemplo de gestión de especies amenazadas, estén encaminadas a controlar las tasa de endogamia, que

sólo se pueden predecir si se tienen en cuenta simultáneamente tanto el sistema de cruzamiento como la dispersión de los individuos (Wang 2004). Por consiguiente, es importante para un ecólogo entender las causas y consecuencias de la asociación entre ambos rasgos.

La vinculación entre el sistema de cruzamiento y la dispersión es particularmente estrecha en las plantas, debido a que los propágulos dispersivos (el fruto y las semillas) no son sino el producto de la modificación de las estructuras reproductivas femeninas (ovario y óvulos, respectivamente). Esta asociación anatómica y ontogenética hace que ambos caracteres sean altamente interdependientes desde el punto de vista de la selección natural: las presiones selectivas que puedan actuar sobre los órganos reproductivos femeninos pueden tener consecuencias sobre los mecanismos de dispersión y viceversa (Primack 1987; Rubio de Casas et al. 2012).

El objetivo de este artículo es llamar la atención de los lectores sobre la existencia de esta asociación evolutiva entre cruzamiento y dispersión. Además, se abordan las fuerzas selectivas que condicionan esta correlación y se señalan los aspectos que resultan hoy por hoy más confusos o polémicos.

La endogamia, la garantía reproductiva y la evolución de los sistemas de cruzamiento en plantas

En todos los organismos, el cruzamiento sirve para asegurar la producción de descendencia y con ello la eficacia biológica de cada generación. Los mecanismos de cruzamiento específicos de cada organismo dependen necesariamente de su anatomía y fisiología pero, de forma general, se puede afirmar que la estrategia reproductiva que mejor garantiza la reproducción es la autofecundación, lo que inevitablemente genera endogamia (Kalisz y Vogler 2003). Los organismos clonales o apomíticos, como el diente de león *Taraxacum officinale*, suponen un caso extremo, ya que en ellos no sólo no hay flujo génico a través de la reproducción, sino que ni siquiera hay recombinación, con lo que la reproducción no supone ninguna alteración génica y por lo tanto el resultado es la autofecundación estricta (Horandi 2010). Existen otras estrategias reproductivas que resultan también en la autofecundación, tales como la cleistogamia en la que la polinización se produce con la flor cerrada (como ejemplos ibéricos se pueden mencionar *Centaurea melitensis* y *Medicago orbicularis*). Estos mecanismos de autogamia extrema sólo pueden ser viables si la carga génica (esto es, las mutaciones deletéreas presentes en el genoma) se han purgado hasta el punto de que la homocigosis no supone una reducción de la eficacia biológica (Byers y Waller 1999). Sin embargo, a pesar de que puede garantizar la reproducción, el recurso exclusivo a la autofertilización no es el mecanismo reproductivo más frecuente entre las plantas, probablemente porque conlleva riesgos importantes desde el punto de vista evolutivo.

Como ya planteó el propio Darwin (Darwin 1877) una de las fuerzas selectivas con más peso en la evolución del sistema de cruzamiento es la minimización de los costes en eficacia biológica debidos a la endogamia (Lloyd 1979). La depresión por endogamia, la reducción en la eficacia biológica o valor adaptativo debido al cruzamiento entre individuos genéticamente próximos, puede ser una consecuencia directa de la autofecundación y por consiguiente llevar a procesos selectivos que favorezcan la alogamia. Estos procesos suponen uno de los motores evolutivos más potentes en la evolución de los sistemas de cruzamiento (Charlesworth y Charlesworth 1987). Sin embargo, se considera que los beneficios derivados de la alta seguridad reproductiva proporcionada por la autofecundación pueden compensar los riesgos asociados a la endogamia. De hecho, los modelos teóricos predicen que el equilibrio entre la seguridad reproductiva y la depresión por endogamia resultará en una situación bimodal según la cual las poblaciones vegetales deberán situarse en uno de los dos extremos, bien alogamia estricta o bien autogamia completa (Lande y Schemske 1985).

A pesar de las predicciones teóricas del coste evolutivo de la depresión por endogamia, la mayor parte de las especies vegetales presentan sistemas de cruzamiento mixtos que combinan simultáneamente la autogamia y la alogamia (Goodwillie et al. 2005; Winn et al. 2011). Las causas de este fenómeno no están claras, lo que ha llevado a designarlo como "la paradoja de los sistemas de cruzamiento mixtos" (*the mixed mating systems paradox*; Latta y Ritland 1994). Esta paradoja, y por extensión el papel de la depresión por endogamia en la evolución de los sistemas de cruzamiento es una de las cuestiones candentes de la investigación en ecología evolutiva de plantas.

La dispersión: quedarse o marcharse

La mayor parte de los organismos presentan algún mecanismo que les permite desplazarse "lejos" del lugar ocupado por sus progenitores. Uno de las causas primordiales de esta universalidad de la dispersión es la evitación de la endogamia. El desplazamiento

lejos de la población maternal reduce mucho la probabilidad de estar rodeado de parientes próximos y por consiguiente de cruzamientos endogámicos (Roze y Rousset 2005; Guillaume y Perrin 2006). Las plantas presentan abundantes estructuras que facilitan la dispersión de sus semillas lejos de la planta madre, normalmente por medio de algún vector, ya sea abiótico o biótico (Van der Pijl 1972; Cousens, Dytham, y Law 2008). El transporte de las semillas por estos vectores es un proceso generalmente estocástico, aunque a veces su precisión puede ser sorprendente, como en los procesos de "dispersión dirigida" (Wenny 2001). En cualquier caso, la dispersión de las semillas asegura que parte de la progenie alcance lugares distantes de la planta madre, reduciendo así la probabilidad de cruzamientos endogámicos.

Por supuesto, además de la depresión por endogamia (o su evitación) hay otros factores que también favorecen sin duda la dispersión. Permanecer en el mismo lugar que la generación parental hace que la probabilidad de convivir y por consiguiente de competir con parientes próximos sea más alta, lo que puede reducir la eficacia biológica (Hamilton y May 1977). Aunque es probable que no sea correcto establecer una diferenciación entre la competencia y la probabilidad de cruzamiento entre parientes, ya que ambas son interdependientes. Los dos procesos son función de la endogamia: la convivencia en proximidad entre individuos próximos genéticamente incrementa la frecuencia de las interacciones, sean estas del tipo que sean (Ronc 2007).

La falta de dispersión tiene efectos potencialmente deletéreos que van más allá de sus consecuencias sobre la estructura demográfica de las poblaciones. En concreto, la falta de dispersión puede incrementar lo que se ha llamado el efecto de Janzen-Connell, esto es, incrementar las probabilidades de ataque de patógenos y parásitos, que se pueden ver atraídos por individuos de generaciones precedentes o por la mayor densidad de la población, especialmente si esta es de genéticamente homogénea (Connell 1971; Janzen 1970).

A pesar de los riesgos asociados a la falta de dispersión existen ejemplos de organismos que permanecen en el mismo lugar que sus madres. Por ejemplo, existen plantas que entierran sus semillas, como los cacahuetes (género *Arachis*) o en la flora ibérica, el trébol subterráneo (*Trifolium subterraneum* L.). Los beneficios evolutivos derivados de esta estrategia se pueden resumir en dos: no dispersarse permite minimizar los costes de dispersión (p.ej., la pérdida de semillas que aterrizan en lugares no aptos para el establecimiento) y maximiza la probabilidad de crecer en un lugar que ha demostrado ser favorable para un genotipo muy similar al del propágulo, como es el de su propia madre. De hecho, los modelos teóricos apoyan la existencia de estrategias bimodales de dispersión dependiendo del equilibrio entre costes de dispersión/adaptación local y depresión endogámica/competencia con parientes. En una situación asimilable a la descrita para el cruzamiento según los modelos de Lande y Schemske (1985) y de Charlesworth y Charlesworth (1987) la evolución debería favorecer bien una alta propensión a la dispersión o bien la dispersión estrictamente local (Billiard y Lenormand 2005; Ronc 2007).

El equilibrio entre depresión por endogamia y adaptación local

A la vista de lo expuesto anteriormente, se puede inferir que en términos generales, las predicciones teóricas anticipan que la selección natural favorece bien las estrategias de alogamia y dispersión o bien aquellas estrategias que impliquen dispersión limitada y frecuente autogamia. Dado que estas últimas están asociadas a un aumento de la endogamia y de otros fenómenos potencialmente deletéreos (Fig. 1) su valor adaptativo tiene que estar necesariamente ligado a los beneficios derivados de la autofecundación.

Cualquier proceso que resulte en el cruzamiento entre individuos lejanos genéticamente conlleva reordenamientos genómicos y potencialmente la disrupción de complejos alélicos adaptativos en el ambiente de alguno de los parentales (Waser 1993). Esto su-

pone que el cruzamiento entre individuos genéticamente próximos se ve favorecido siempre que exista una asociación entre la eficacia biológica y las condiciones ambientales tal que aquella disminuye al cambiar estas, esto es, siempre que haya condiciones que favorezcan la adaptación local (Husband y Barrett 1996). Esto supone que en ambientes de alta heterogeneidad, en los que la probabilidad de encontrar áreas favorables es muy baja, la estrategia más favorable puede ser la no dispersión (Kisdi 2002; Snyder 2011). Además, es esperable que estas estrategias no dispersivas estén asociadas con altas tasas de autofecundación para maximizar la frecuencia de alelos adaptados a las condiciones locales (Wiener y Feldman 1993). Aunque no hay datos empíricos suficientes para afirmar que esta asociación es universal, si hay evidencias que apuntan a su generalidad. Por ejemplo, en los datos compilados por Hamrick y Godt (1996) se observa que la mayoría de las especies de plantas autógamas (> 70 %) tienden dispersar sus semillas a corta distancia.

Apostando a varios números: la eficacia biológica geométrica

De acuerdo con lo expuesto hasta ahora, los modelos teóricos que tratan explícitamente la correlación entre el sistema de cruzamiento y la dispersión favorecen la existencia dos síndromes extremos: por un lado alogamia y dispersión y por otro autogamia y no dispersión (Roze y Rousset 2005; Guillaume y Perrin 2006; Massol y Cheptou 2011). Estos síndromes se pueden visualizar como los extremos de un gradiente determinado por las presiones contrapuestas de varias fuerzas selectivas que determinan la evolución de cada uno de los dos caracteres por separado pero principalmente por aquellas que actúan sobre ambos caracteres simultáneamente como la depresión por endogamia y la adaptación local (Fig. 1).

Estos síndromes extremos pueden constituir situaciones evolutivamente óptimas en ciertas circunstancias, pero cualquier observador es consciente de que en la naturaleza abundan las especies que se sitúan en otros puntos del gradiente. Por ejemplo, el diente de león mencionado más arriba presenta una autogamia extrema, en muchos casos incluso apomíctica, y sin embargo todos sus frutos tiene vilanos y son dispersados con facilidad (todos los hemos soplado alguna vez). Además, ya se ha visto que los sistemas de cruzamiento más frecuentes en plantas son mixtos, con proporciones variables de autogamia y alogamia. Igualmente, las curvas de dispersión de semilla son siempre sesgadas hacia el origen (leptocúrticas) pero no acotadas superiormente. Esto es, la mayor parte de los propágulos se depositan cerca de la madre pero unos pocos viajan a distancias mayores existiendo una probabilidad no nula de que un propágulo alcance cualquier distancia (Levin et al. 2003; Nathan et al. 2008). El resultado final es que aunque la selección natural favorezca los síndromes extremos antes mencionados, la mayor parte de las plantas presentan síndromes que se sitúan en un punto intermedio.

La explicación evolutiva de estos síndromes “mixtos” es compleja y objeto de discusión científica. Un aspecto importante que puede contribuir a su eficacia biológica es que permiten minimizar los riesgos asociados a las estrategias extremas (Winn et al. 2011). Tanto los sistemas de cruzamiento que suponen la producción de semillas con un grado variable de similitud genética con la madre y entre sí, como los mecanismos de dispersión que aseguran la distribución de la progenie a distancias y en ambientes diferentes permiten garantizar que no todos los individuos estarán expuestos al mismo ambiente ni dispondrán de la misma dotación genética. Es decir, los sistemas mixtos de cruzamiento y dispersión proporcionan una estrategia de diversificación de apuestas y por tanto de minimización del riesgo (*bet-hedging*) que resulta en la producción simultánea de progenie con una mayor tasa de endogamia y que se dispersa en las cercanías de la planta madre y la exploración de otras alternativas, tanto genéticas como ecológicas (Karron et al. 2012; Starrfelt y Kokko 2012).

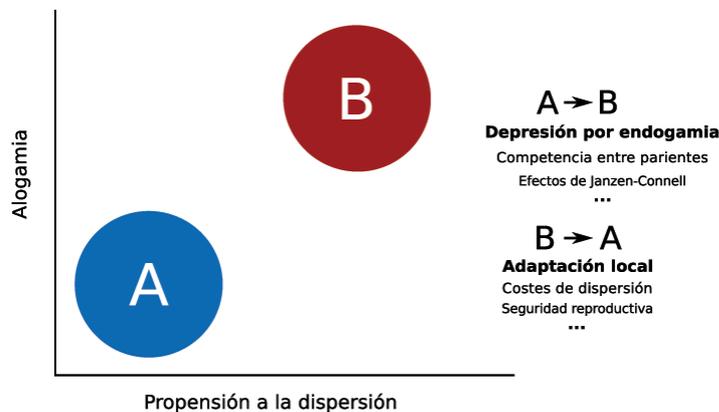


Figura 1. Representación esquemática de la correlación entre el sistema de cruzamiento y la dispersión. Los círculos representan los dos síndromes que parecen soluciones evolutivamente más estables, A: autogamia y dispersión limitada; B: alogamia y alta propensión a la dispersión.

Figure 1. Schematic illustration of the correlation between the mating system and dispersal. Circles represent the evolutionary solutions that appear to be most stable. Arrows indicated evolutionary pressures favoring transitions between both optima, with the force considered to be the most prevalent in bold. A: Selfing and limited dispersal; B: outcrossing and dispersal propensity.

Estas estrategias mixtas tiene como resultado que probablemente en todas las generaciones habrá individuos cuya combinación de rasgos no sea la más adaptativa, pero al mismo tiempo que en todas las generaciones habrá probablemente individuos lo bastante bien adaptados como para asegurar la supervivencia intergeneracional. De esta manera, aunque la eficacia biológica de cada generación no sea nunca máxima, todas las generaciones tendrán algunos individuos con una cierta eficacia biológica. Que la selección favorezca estrategias que no sólo no aseguran una eficacia biológica máxima sino que se alejan necesariamente de ella puede resultar poco intuitivo, pero es fácil de entender al considerar el proceso selectivo a largo plazo.

El éxito evolutivo viene determinado por el producto, no por la suma de las eficacias biológicas de cada generación. Esto es lo que se denomina “media geométrica de la eficacia biológica” (*geometric mean fitness*) y es muy sensible a valores extremos. Con independencia de la eficacia biológica media, la sucesión de dos o más generaciones con muy baja eficacia biológica puede comprometer la viabilidad de una población (Dempster 1955). En ambientes heterogéneos (y casi todos los son) la diversificación de apuestas puede asegurar unos valores mínimo de eficacia biológica y así maximizar su media geométrica, contribuyendo al éxito evolutivo (Venable 2007; Childs et al. 2010).

En algunos casos, la diversificación de las apuestas es particularmente obvia, como en las compuestas que tienen frutos con vilano y sin vilano (p.ej., *Crepis sancta*) o de las plantas con flores aéreas y subterráneas (anficárpicas). Estas últimas constituyen un ejemplo de interés, ya que en un mismo individuo coexisten los dos síndromes extremos descritos anteriormente, el de alogamia-dispersión y el de autogamia-no dispersión. Las flores aéreas pueden ser polinizadas abiertamente, mientras que las subterráneas son cleistógamas. Además, los frutos aéreos producen semillas que se dispersan libremente, mientras que los frutos subterráneos no pueden ser dispersados a gran distancia. Las especies con este tipo de dimorfismo no son muy frecuentes, pero en la flora ibérica encontramos varias, particularmente entre las leguminosas (p.ej., *Lathyrus amphicarpos*; Fig. 2).

¿Dispersión en el tiempo o en el espacio?

Hasta aquí hemos visto la asociación intrínseca entre sistemas de cruzamiento y dispersión, entendiendo ésta como desplazamiento en el espacio. Sin embargo, la dispersión puede ser en el tiempo, en forma de dormición o latencia, con consecuencias análogas a las de

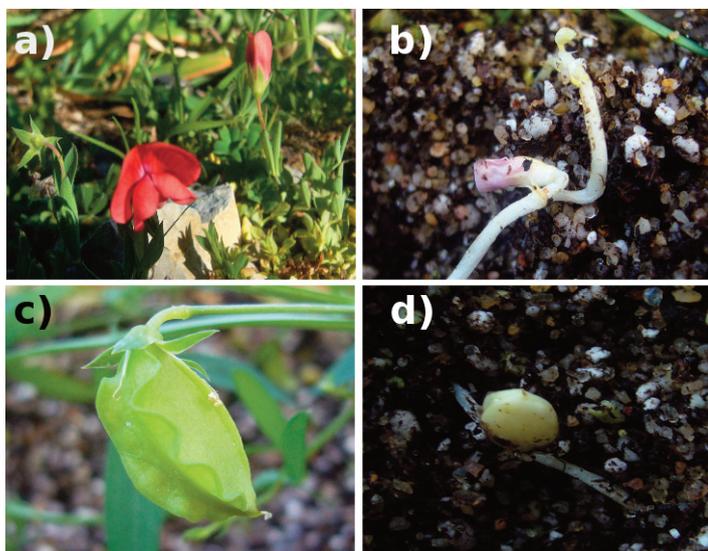


Figura 2. Ejemplo de estrategia mixta, anficarpiya en *Lathyrus amphicarpos*; a) flor aérea; b) flor subterránea; c) fruto aéreo; d) fruto subterráneo. Las flores aéreas reciben frecuentes visitas de polinizadores y sus frutos dispersan las semillas de forma balística: una vez maduros se abren de forma violenta lanzando las semillas. Por el contrario las flores subterráneas son estrictamente cleistógamas, y sus frutos, indehiscentes.

Figure 2. Example of mixed dispersal and mating, amphicarpia in *Lathyrus amphicarpos*; a) Aerial flower; b) Subterranean flower; c) Aerial fruit; d) Subterranean fruit. Aerial flowers are open pollinated, visited frequently by pollinators and produce fruits that disperse seeds ballistically. Conversely, subterranean flowers are cleistogamous and produce indehiscent fruits.

la dispersión espacial (Venable y Lawlor 1980). Por ejemplo, desde el punto de vista del cruzamiento, dos generaciones de una planta anual están tanto o más aisladas que dos poblaciones de una misma generación. Es necesario entonces considerar la dormición de los propágulos a la hora de valorar su dispersión.

Algunos autores, basándose en modelos teóricos, han propuesto un compromiso entre la dispersión espacial y la temporal. Esto es, que un propágulo puede dispersarse a larga distancia o tener un elevado grado de dormición, pero no ambas cosas a la vez (Venable y Lawlor 1980; Snyder 2006). Sin embargo, hasta el momento esta idea carece de apoyo experimental concluyente, por lo que es difícil asumir su validez (Siewert y Tielborger 2010). Esta falta de apoyo puede ser atribuible a la escasez de datos empíricos, ya que es difícil caracterizar la dispersión y la dormición en detalle, pero también puede ser que los modelos no sean adecuados. Entre otras cosas, estos modelos no tienen en cuenta que desde el punto de vista demográfico, la dispersión espacial y la latencia de las semillas son intrínsecamente diferentes. La dispersión espacial puede producirse en cualquier dirección, cualquier población puede ser emitir o recibir propágulos, mientras que la latencia es estrictamente unidireccional, la dispersión sólo puede ir hacia el futuro, desde los progenitores hacia la descendencia. Está claro que nuestro conocimiento es incompleto pero que a la hora de abordar la dispersión es conveniente no olvidar su dimensión temporal.

Una ley que no se cumple: la regla de Baker

Tradicionalmente, la asociación entre dispersión y sistema de cruzamiento se ha enmarcado usando la llamada "ley de Baker". Esta hipótesis en su sentido más original y estricto se reduce a la observación de que en completo aislamiento, por ejemplo tras un proceso fortuito de dispersión a larga distancia, un único individuo sólo puede originar una población si es capaz de autofecundarse (Baker 1955; Stebbins 1957). Esta observación fue pronto expandida para establecer una correlación entre la autofecundación y la capacidad colonizadora. Según la ley de Baker, los organismos capaces de autofecundarse son mejores colonizadores que aquellos

que dependen de la presencia de otros individuos para aparearse (Stebbins 1957; Baker 1967). Un problema de este planteamiento, señalado desde muy pronto, es que no tiene en cuenta otros aspectos importantes de la historia de vida de los organismos. En particular, la ley de Baker obvia cualquier consideración sobre la capacidad de dispersión, que es uno de los parámetros más importantes en la colonización (Carlquist 1966). En organismos con alta capacidad dispersiva, la probabilidad de que dos individuos coincidan en un lugar dado en el momento de la reproducción, aunque sea lejos de los parentales, es mucho mayor que en organismos sin esa capacidad de dispersión: si uno se puede dispersar a larga distancia otros también podrán, reduciendo la necesidad de autofecundación (Cheptou 2012). Las plantas además no tienen por qué disponer de una sola estación para encontrar pareja, si son perennes o iteróparas disponen de varios ciclos reproductivos. De forma análoga, las semillas con capacidad de latencia (de dispersión en el tiempo) pueden facilitar la coincidencia temporal y espacial de dos individuos reproductivos ya que aunque las semillas no se dispersen a la vez pueden producir plantas que florezcan al mismo tiempo. Por añadidura, los datos empíricos tampoco apoyan mayoritariamente la "ley", ni siquiera en el caso de islas que han sido colonizadas por dispersión a larga distancia, como Hawái o islas polares colonizadas a raíz del cambio climático (Sakai et al. 1995; Alsos et al. 2007). Debido a estas y otras limitaciones, hoy en día se discute la validez del modelo de Baker que puede no representar más que uno de los muchos escenarios posibles, probablemente ni siquiera el más frecuente (Busch 2011; Auld y Rubio de Casas 2013).

Conclusiones

A pesar de sus diferencias intrínsecas, el sistema de cruzamiento y la dispersión son objeto de presiones selectivas análogas. La consecuencia de esta correlación evolutiva es que es posible anticipar la existencia de síndromes específicos que asocian la probabilidad de autofecundación a la propensión a la dispersión. Estos síndromes se pueden visualizar a lo largo de un gradiente determinado por una combinación de procesos entre los que destacan dos, la depresión por endogamia y la adaptación local. En los dos extremos del gradiente se situarían los dos síndromes que parecen ser más estables evolutivamente: por un lado, la asociación entre alogamia y propensión a la dispersión y por otro la de autogamia y dispersión limitada (Fig. 1).

La correlación positiva entre dispersión y alogamia puede ser vista como una contradicción de algunos modelos teóricos anteriores, como la (quizá mal llamada) ley de Baker. Sin embargo, hay que entender que los equilibrios evolutivos entre las distintas fuerzas son muy complejos, y las soluciones biológicas resultantes casi infinitas. De hecho, las estrategias más frecuente son mixtas, al menos entre las plantas, con combinaciones variables de los dos síndromes extremos. Sería interesante resolver de forma concluyente cuestiones como la correlación positiva entre propensión a la dispersión y alogamia, o la relación entre dispersión espacial y latencia. Para eso hacen falta experimentos que cuantifiquen y comparen tanto el sistema de cruzamiento de distintas especies como su capacidad dispersiva y la latencia de las semillas.

Agradecimientos

Este trabajo se ha beneficiado de las conversaciones mantenidas con Pierre-Olivier Cheptou y con el resto de los miembros del grupo de trabajo "Linking self-fertilization, dispersal and distribution traits of species: Is Baker's law an exception to the rule?" financiado por NESCent y de los comentarios y correcciones proporcionados por Xavier Picó, Rubén Torices y dos revisores anónimos. La elaboración del artículo ha sido posible gracias a la ayuda económica de la Comisión Europea y de la Junta de Andalucía (proyectos MC-IIF-2011-300026 TEE-OFF y Talentia Postdoc "Bet-Hedging, trade-offs and the evolution of seed dispersal and dormancy").

Referencias

- Alsos, I.G., Eidesen, P.B., Ehrich, D., Skrede, I., Westergaard, K., Jacobsen, G.H., Landvik, J.Y., Taberlet, P., Brochmann, C. 2007. Frequent Long-Distance Plant Colonization in the Changing Arctic, *Science* 316(5831): 1606-1609.
- Auld, J.R., Rubio de Casas, R. 2013. The Correlated Evolution of Dispersal and Mating-System Traits, *Evolutionary Biology* 40(2): 185-193.
- Baker, H.G. 1955. Self-Compatibility and Establishment After "Long-Distance" Dispersal, *Evolution* 9(3): 347-349.
- Baker, H.G. 1967. Support for Baker's Law-As a Rule, *Evolution* 21(4): 853-856.
- Billiard, S., Lenormand, T. 2005. Evolution of Migration under Kin Selection and Local Adaptation, *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 59(1):13-23.
- Busch, J.W. 2011. Demography, Pollination, and Baker's Law, *Evolution* 65(5): 1511-1513.
- Byers, D.L., Waller, D.M. 1999. Do Plant Populations Purge Their Genetic Load? Effects of Population Size and Mating History on Inbreeding Depression, *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 479-513.
- Carlquist, S. 1966. The Biota of Long-Distance Dispersal. I. Principles of Dispersal and Evolution, *The Quarterly Review of Biology* 41(3) : 247-270.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. 1987. Inbreeding Depression and its Evolutionary Consequences, *Annual Review of Ecology and Systematics* 18(1): 237-268.
- Cheptou, P.O. 2012. Clarifying Baker's Law, *Annals of Botany* 109(3): 633-641.
- Childs, D.Z., Metcalf, C.J.E., Rees, M. 2010. Evolutionary Bet-Hedging in the Real World: Empirical Evidence and Challenges Revealed by Plants, *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 277(1697): 3055-3064.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees, En: Den Boer, P.J., Gradwell, G.R. (eds.). *Dynamics of Populations*, pp. 298-312, Wageningen, Pudoc. Países Bajos.
- Cousens, R., Dytham, C, Law, R. 2008. *Dispersal in plants: a population perspective*. Biology. Oxford University Press. New York, Estados Unidos.
- Darwin, C. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. London. Murray.
- Dempster, E.R. 1955. Maintenance of Genetic Heterogeneity, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 20: 25-31; discussion, 31-32.
- Goodwillie, C., Kalisz, S., Eckert, C.G. 2005. The Evolutionary Enigma of Mixed Mating Systems in Plants: Occurrence, Theoretical Explanations, and Empirical Evidence, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 47-79.
- Guillaume, F., Perrin, N. 2006. Joint Evolution of Dispersal and Inbreeding Load, *Genetics* 173(1): 497-509 .
- Hamilton, W.D., May, R.M. 1977. Dispersal in stable habitats, *Nature* 269(5629): 578-581.
- Hamrick, J.L., Godt J.W. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 351: 1291-1298.
- Horandl, E. 2010. The evolution of self-fertility in apomictic plants, *Sexual plant reproduction* 23(1) : 73-86.
- Husband, B.C., Barrett, S.C.H. 1996. A Metapopulation Perspective in Plant Population Biology, *Journal of Ecology* 84(3): 461-469.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests, *The American Naturalist* 104(940): 501-528.
- Kalisz, S., Vogler, D.W. 2003. Benefits of autonomous selfing under unpredictable pollinator environments, *Ecology* 84(11) : 2928-2942.
- Karron, J.D., Ivey, C.T., Mitchell, R.J., Whitehead, M.R., Peakall, R., Case, A.L. 2012. New Perspectives on the Evolution of Plant Mating Systems, *Annals of Botany* 109(3): 493-503.
- Kisdi, E. 2002. Dispersal: Risk Spreading versus Local Adaptation, *American Naturalist* 159(6): 579-596.
- Lande, R., Schemske, D.W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants .I. Genetic models, *Evolution* 39(1): 24-40.
- Latta, R., Ritland, K. 1994. Conditions Favoring Stable Mixed Mating Systems with Jointly Evolving Inbreeding Depression, *Journal of Theoretical Biology* 170(1): 15 - 23.
- Levin, S.A., Muller-Landau H.C., Nathan, R., Chave, J. 2003. The Ecology and Evolution of Seed Dispersal: A Theoretical Perspective, *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 575-604.
- Lloyd, D.G. 1979. Some Reproductive Factors Affecting the Selection of Self-Fertilization in Plants, *The American Naturalist* 113(1): 67-79.
- Massol, F., Cheptou, P.O. 2011. When should we expect the evolutionary association of self-fertilization and dispersal?, *Evolution* 65(5): 1217-1220.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., Tsoar, A. 2008. Mechanisms of Long-Distance Seed Dispersal, *Trends in Ecology and Evolution* 23(11) : 638-647.
- Van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. 2nd ed. Springer-Verlag. New York, Estados Unidos.
- Primack, R.B. 1987. Relationships Among Flowers, Fruits, and Seeds, *Annual Review of Ecology and Systematics* 18(1): 409-430..
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution, *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38: 231-253.
- Roze, D., Rousset, F. 2005. Inbreeding depression and the evolution of dispersal rates: A multilocus model, *American Naturalist* 166: 708-721.
- Rubio de Casas, R., Willis, C.G., Donohue , K. 2012. Plant dispersal phenotypes: a seed perspective of maternal habitat selection, En: Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G., Bullock, J.M. (eds.). *Dispersal Ecology and Evolution*, pp. 171-184. Oxford University Press. Oxford. Reino Unido.
- Sakai, A.K., Wagner, W.L., Ferguson D.M., Herbst , D.F. 1995. Biogeographical and Ecological Correlates of Dioecy in the Hawaiian Flora, *Ecology* 76(8): 2530-2543.
- Shields, W.M. 1982. *Philopatry, inbreeding, and the evolution of sex*. State University of New York .Press, Albany, New York, Estados Unidos.
- Siewert, W., Tielborger, K. 2010. Dispersal-Dormancy Relationships in Annual Plants: Putting Model Predictions to the Test, *American Naturalist* 176(4): 490-500.
- Snyder, R.E. 2006. Multiple Risk Reduction Mechanisms: Can Dormancy Substitute for Dispersal?, *Ecology Letters* 9(10): 1106-1114.
- Snyder, R.E. 2011. Leaving home ain't easy: non-local seed dispersal is only evolutionarily stable in highly unpredictable environments, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278(1706): 739-744.
- Starrfelt, J., Kokko, H. 2012. Bet-Hedging-a Triple Trade-off between Means, Variances and Correlations, *Biological Reviews* 87(3): 742-755.
- Stebbins, G.L. 1957. Self-Fertilization and Population Variability in the Higher Plants, *The American Naturalist* 91(861): 337-354.
- Venable, D.L. 2007. Bet hedging in a guild of desert annuals, *Ecology* 88(5) (mayo): 1086-1090.
- Venable, D.L., Lawlor L. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals - Escape in space and time, *Oecologia* 46(2): 272-282.
- Wang, J.L. 2004. Application of the one-migrant-per-generation rule to conservation and management, *Conservation Biology* 18(2): 332-343.
- Waser, N.M. 1993. Population Structure, Optimal Outbreeding and Assortative Mating in Angiosperms, En: Thornhill, N.W. (ed.). *The natural history of inbreeding and outbreeding Theoretical and empirical perspectives*, pp. 173-199. University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos.
- Wenny, D.G. 2001. Advantages of Seed Dispersal: A Re-Evaluation of Directed Dispersal, *Evolutionary Ecology Research* 3(1): 51-74. ISI:000166192100005.
- Wiener, P., Feldman, M.W. 1993. The Effects of the Mating System on the Evolution of Migration in a Spatially Heterogeneous Population, *Evolutionary Ecology* 7(3): 251-269.
- Winn, A.A., Elle, E., Kalisz, S., Cheptou, P.O., Eckert , E.G., Goodwillie C., Johnston, M.O., et al. 2011. Analysis of Inbreeding Depression in Mixed-Mating Plants Provides Evidence for Selective Interference and Stable Mixed Mating, *Evolution* 65(12): 3339-3359.