

# **Silene: del sabor de las collejas al olor floral de la polinización de guardería**

[Ester Gismero](#)<sup>1</sup>, [Mercè Palacios](#)<sup>1</sup> y [Santiago Michavila](#)<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> Estudiante del Máster en Técnicas de Conservación de la Biodiversidad y Ecología de la URJC. <sup>2</sup> Estudiante predoctoral del Centro Nacional de Biotecnología del CSIC.

\*Autor de correspondencia: [smichavila@cnb.csic.es](mailto:smichavila@cnb.csic.es)

## **Resumen**

Las Cariofiláceas son una familia cosmopolita de angiospermas herbáceas compuesta por unos 80 géneros y unas 2000 especies, cuya área de distribución más diversa es la cuenca mediterránea. Uno de los géneros más conocidos de esta familia es el género *Silene*. En España se conocen popularmente por sus famosas collejas comestibles. Estas plantas silvestres que se recolectan en primavera tienen un alto valor nutricional parecido, o ligeramente superior en algunos aspectos, a las espinacas o las acelgas. Se comen típicamente como verduras frescas o se cocinan para platos de cuchara. También se estudian por su sorprendente mecanismo de polinización de guardería. Este proceso se traduce en una interacción planta-polinizador tan estrecha como necesaria y peligrosa al mismo tiempo, ya que el propio polinizador puede ser al mismo tiempo un parásito. Las especies del género *Silene* tienen un rango de características tan amplio que les permite interactuar con polinizadores diurnos y nocturnos. Esto que parece algo sencillo, implica una dualidad totalmente opuesta. Además, son capaces de regular el número de veces que dichos polinizadores las visitan a través de variaciones del olor floral modificando su fragancia. En este artículo hemos querido mostrar la riqueza cultural que nos recuerda quiénes somos con un exquisito plato de collejas, a la vez que no deja de sorprendernos la riqueza natural que representa el singular proceso de polinización de este grupo de plantas.

**Palabras clave:** *Silene*, collejas, polinización de guardería, olor floral, etnobotánica y polillas.

## **Las Cariofiláceas**

Las comúnmente llamadas plantas con flores (angiospermas) son el grupo de vegetales más numeroso que hay en España, ya que está formado por unas 189 familias<sup>1</sup>. Eso complica las cosas cuando se quiere hablar de alguna familia en particular, puesto que sobre cualquiera de ellas se podrían escribir líneas enteras muy interesantes. Pero, por alguna hay que empezar, así que en este trabajo hemos decidido hablar de una parte de las Cariofiláceas (familia CARYOPHYLLACEAE). Siga leyendo si quiere entender por qué. Prometemos que le sorprenderá lo que descubra.

Las Cariofiláceas son mayoritariamente una familia de hierbas anuales (completan el ciclo

vital en un año), bienales (en dos años) o perennes (en más de dos) pero también tiene algunas especies que, aunque su parte aérea sea herbácea, la base es leñosa (sufrútices)<sup>2</sup>. Se distribuye de manera natural por el hemisferio norte con algo de presencia en el sur. Sin embargo, debido a que algunas especies se han expandido asociadas a los cultivos (las erróneamente llamadas malas hierbas), se considera que es una familia cosmopolita<sup>2</sup>. En torno a unas 2000 especies a nivel mundial se agrupan en más o menos 80 géneros distintos para formar esta extensa familia<sup>2</sup>. Una de las zonas donde más diversa es esta familia es la cuenca mediterránea. Sirva como ejemplo de ello el hecho de que en torno a una tercera parte de las 300 especies que viven en España solo viven

aquí<sup>1</sup>. Es decir, son endémicas de nuestro territorio.

La familia tiene géneros muy conocidos entre la sociedad española como el de los claveles (*Dianthus*) porque es ampliamente utilizado en floristería. Otro género bien distinguido en España es *Silene* debido a sus famosas «collejas». Sí, sí, ha leído bien: «las famosas "collejas"». Pero no, buena gente, no trate de imaginar a unas plantas repartiendo «collejas» a diestro y siniestro que aquí nos referimos a las comestibles. Si esto le parece curioso espere a leer la cuanto menos llamativa «polinización de guardería» que ocurre en algunas especies del género. No se preocupe, que nos encargaremos de intentar explicar el enredo.

### El género *silene* y las «collejas» en España

**E**l género *Silene* está compuesto por unas 700 especies de las que en torno a la mitad se encuentran en el área mediterránea en países como España<sup>3</sup>. En concreto, en nuestro país está representado nada más y nada menos que por 78 especies<sup>2</sup>. Algunas de ellas cuentan con Planes de Recuperación como *S. hifacensis*, en la Comunidad Valenciana, o Planes de Conservación como *S. sabinosae* en el Cabildo de Gran Canaria<sup>4</sup>. En cambio, otras como *S. vulgaris*, las coloquialmente conocidas como «collejas», son tan abundantes que hasta aparecen en la toponimia de muchos territorios españoles, en los cancioneros típicos de los pueblos o en recetarios de cocina y guías de gastronomía. Habría que dedicar todo un trabajo, el cual sería extenso, a citar las decenas de obras que muestran todo esto, lo que indica el nexo que se tiene en España con la especie. Para comprobarlo, basta con escribir la palabra

«collejas» en cualquiera de los buscadores comunes de internet y ver a qué pertenecen la mayoría de los resultados. Avisamos: a pesar de que en España las collejas como reprimendas son muy típicas, la planta le gana la partida.

Dentro del género existen también otras especies utilizadas culinariamente tales como *S. diversiflora* y *S. muscipula*<sup>5,6</sup>. Sin embargo, *S. vulgaris* es la especie gastronómica por excelencia estando incluso entre las plantas silvestres más recolectadas de España<sup>7,8</sup>. Como ocurre con toda especie que se conoce vulgarmente, existen otros nombres regionales típicos tales como: abaleas, alcaducea, alcoletas, campaninos, conejitas (conillets), farolillos (farolets), hojavera, sanjuanines, verderuelas y un etcétera tan largo como regiones españolas con collejas existan (y no son pocas)<sup>6,9-11</sup>. Es una planta pequeña de entre 24-80 cm<sup>10</sup>, cuyos tallos tiernos con hojas se comen tradicionalmente como verduras frescas en ensaladas campestres típicas mediterráneas o, cocinadas en multitud de platos distintos como revueltos, tortillas, arroces o potajes<sup>5,6,11-15</sup> (Figura 1).

Se recolectan normalmente al principio de la primavera antes de que empiecen a formarse las flores<sup>5,11,12,15</sup>. Su ubicación típica son los terrenos calizos (con pHs altos, poco ácidos) alterados por la especie humana tales como los cultivos, sus periferias o las cunetas de caminos<sup>5,7,11-13</sup>. Sin embargo, su recolección silvestre ha disminuido en los últimos años probablemente a que los hábitos culinarios han cambiado. En palabras de personas que tradicionalmente las recolectan significa que no se cogen tanto «porque ya no hay hambre»<sup>12</sup>. Esta disminución no se justifica por su valor nutricional puesto que tiene grandes



**Figura 1.** Aspecto de las collejas (*Silene vulgaris*). Fotografía que muestra las hojas basales que se recolectan junto con las de los tallos, además de las flores (Fotografía tomada de [Wikimedia](#)).

cualidades. Por ejemplo, contiene ácidos grasos esenciales como linoleico y linolénico en cantidades parecidas o mayores que la acelga y la espinaca, mayor contenido de lípidos y proteínas que éstas y una cantidad de fibra parecida a las acelgas y superior a las espinacas<sup>14</sup>; además de ser una gran fuente de manganeso<sup>16</sup>. Por si fuera poco, también se utiliza en la medicina tradicional para la cicatrización de daños cutáneos o problemas digestivos, entre otros<sup>11</sup>.

Por todo lo comentado se han desarrollado trabajos de investigación en las dos últimas décadas para optimizar su cultivo<sup>13</sup>, incluso de una manera ecológica<sup>7</sup>. Para quienes estamos escribiendo estas líneas dichos trabajos suponen una gran iniciativa. Hay que diversificar la alimentación mundial porque los datos son abrumadores: se conocen más de 30.000 especies comestibles y de ellas solo se aprovechan unas 7.000; pero eso no es todo, porque solo con unas 30 especies se produce en

**Figura 2.** Variedades de cultivo de las collejas (*S. vulgaris*). Aspecto general de las hojas de cuatro genotipos distintos de collejas, que sirve para mostrar un ejemplo de la variabilidad que hay dentro de la especie. (Fotografía tomada de<sup>14</sup>).



torno al 90 % de los alimentos actuales<sup>14</sup>. Además, la eficiencia de los cultivos sería enorme por utilizarse una especie local, es decir, que de manera natural habita en la zona. A todo esto, habría que sumarle la gran posibilidad de mejorarlos agrícolamente dada su gran diversidad genética<sup>15,17</sup> (Figura 2).

### La polinización del género *Silene*

**E**l uso del género *Silene* como modelo de estudio tiene una larguísima tradición, ya que se conoce muy bien su genética y ecología. Hace más de dos siglos que fue descrito por Linneo y grandes figuras de la biología, como Darwin y Mendel, utilizaron el género para sus estudios. En la actualidad se sigue utilizando como modelo gracias a su amplia distribución y a su facilidad de cultivo, entre otras razones<sup>18</sup>. Más allá de enmarcar al género *Silene* dentro de la familia y conocer su presencia en nuestra cultura ibérica, es importante, además de sorprendente, aprender de qué manera se relacionan estas plantas con el medio biótico y abiótico que les rodea.

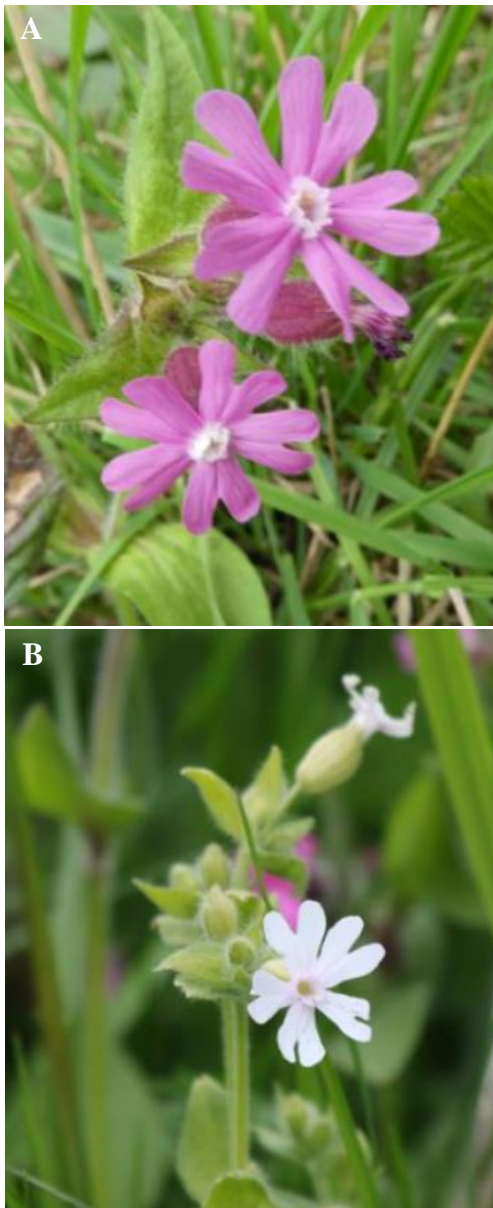
Antes de nada, conviene mencionar que los procesos que ocurren con cierta periodicidad, considerados como ritmos biológicos, influyen directamente en la morfología, fisiología, metabolismo y comportamiento de los individuos<sup>19,20</sup>. Uno de los procesos biológicos con más relevancia para las plantas es el que tiene lugar siguiendo los ciclos diarios de luz y oscuridad<sup>20</sup>, el cual está íntimamente relacionado con la polinización, que es la interacción más estudiada entre plantas y animales. Los ciclos de actividad de los polinizadores están sincronizados con los movimientos de apertura y cierre de las flores, los tiempos de producción de

sustancias azucaradas y la variación de la forma, color y olor florales<sup>21</sup>. Sorprendente, ¿no? Estamos tan acostumbrados a verlo que nos parece que simplemente es un insecto visitando la flor, pero realmente ese proceso se convierte en todo un arte de interacción entre ambas partes.

En relación con la apertura y cierre de las flores, las nictinastias son un tipo de movimientos rítmicos de determinados órganos de las plantas en respuesta al inicio de la oscuridad<sup>21</sup>. Estos movimientos se relacionan íntimamente con los síndromes de polinización, definidos como el conjunto de características florales que están relacionadas con la atracción y la interacción de grupos de polinizadores específicos<sup>22</sup>. El estudio de la relación entre movimientos rítmicos, características florales y polinizadores es muy importante hoy en día, ya que son el resultado de fuerzas selectivas (las que guían la evolución) del pasado, que se están viendo alteradas por presiones actuales tales como la pérdida de biodiversidad o el cambio climático<sup>23</sup>.

Debido a su gran variedad de características morfológicas, este género posee especies con polinización diurna y nocturna, es decir, tienen síndromes de polinización adaptados a los períodos de actividad de polinizadores durante el día o la noche<sup>21</sup>. Las especies con síndrome de polinización diurna tienen colores muy llamativos, apertura de las flores durante el día y la noche y sin variación aparente en la intensidad del olor, mientras que las que tienen polinización nocturna se caracterizan por poseer flores blancas o de colores pálidos, fenómenos sincrónicos de apertura de flores a partir del atardecer y una intensa emisión de olores florales durante este

período<sup>22</sup> (Figura 3). Dichas especies son visitadas por polillas nocturnas específicas, sin embargo, esto no es exclusivo. También las visitan otros grupos de polinizadores diurnos más generalistas (copolinizadores) como dípteros (moscas), himenópteros (avispa) y lepidópteros (mariposas y polillas)<sup>22</sup>. Esta amplitud de tipos de polinizadores veremos que está directamente relacionada con un aumento en el éxito reproductivo de las plantas<sup>24</sup>.



**Figura 3.** Especies con distinto tipo de síndrome de polinización. (A) especie *S. dioica* con síndrome de polinización diurna y (B) especie *S. latifolia* subsp. *alba* con síndrome de polinización nocturna (Fotografías obtenidas de [GBIF](#)).

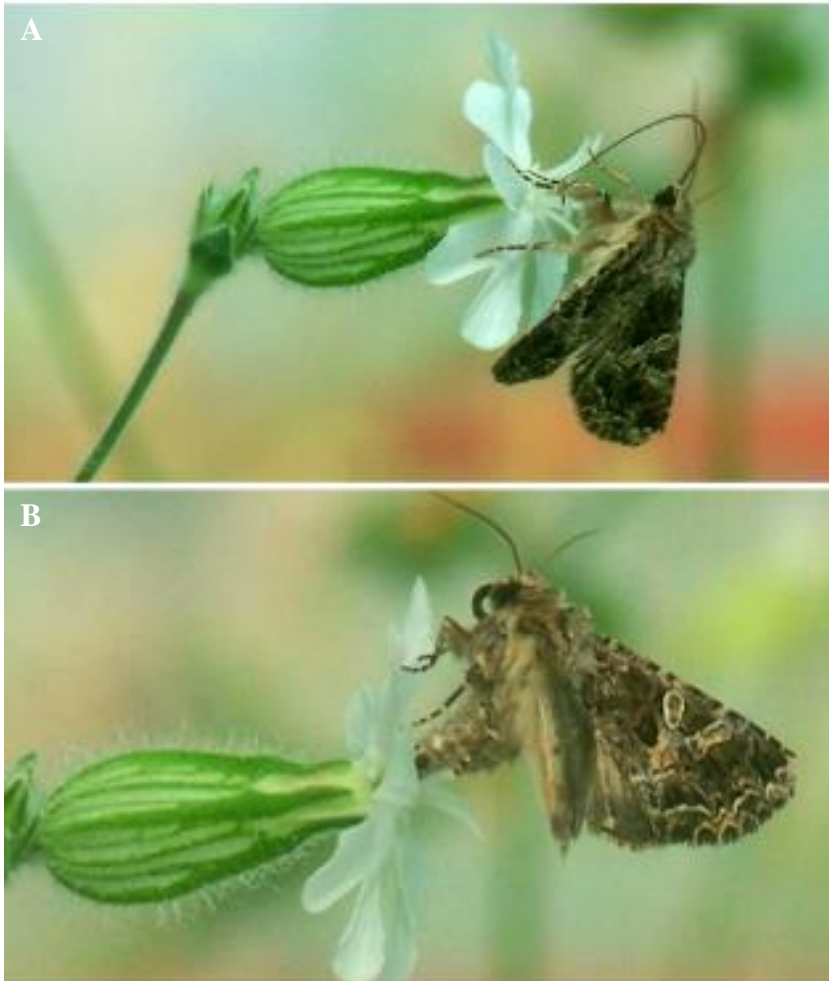
### Polinización de guardería: implicaciones ecológicas

La interacción entre planta y polinizador por lo general está catalogada dentro del tipo de relaciones en las que ambos agentes se ven beneficiados, los denominados mutualismos. Sin embargo, la polinización resulta mucho más compleja ya que depende de un entramado de redes e interacciones de gran cantidad de organismos<sup>25</sup>. La polinización de guardería (“nursery pollination” en inglés) es una interacción mutualista que se basa, en realidad, en una relación deshonesta. Los polinizadores actúan como parásitos porque depositan a sus larvas en la planta hospedadora (Figura 4); estas larvas, cuando eclosionen, se convertirán en depredadores directos de las semillas y otros tejidos nutritivos de la planta<sup>26</sup>.

En *Silene* el fenómeno ocurre con sus polinizadores nocturnos especialistas, dos de los más importantes son los géneros de polillas *Hadena*<sup>24</sup> y *Perizoma*<sup>27</sup>. En estos casos, las interacciones entre polinizador y planta varían de relaciones mutualistas-positivas a antagonistas-negativas. Un ejemplo es *S. dioica*, la cual es polinizada por el mencionado género *Perizoma*, pero esta polinización solo es positiva si los copolinizadores honestos (todos aquellos que no sean las polillas nocturnas) polinizan al menos un 60% de las flores<sup>27</sup>.

### El olor floral como mecanismo de defensa

En la naturaleza, existe un pulso constante entre los elementos del sistema del cual en algunos casos unos individuos pueden verse favorecidos y otros perjudicados. Además, es algo que ocurre a todos los niveles, ya que las células también cambian y se aclimatan



**Figura 4.** Proceso de oviposición de la polilla nocturna *Hadena bicruris* sobre una especie del género *Silene*. (A) Reconociendo la flor y (B) realizando la ovoposición (puesta de huevos) (Fotografías de [Isabel Santos Magalhaes](#)).

respondiendo a las células vecinas. Por eso, aunque no sea muy evidente, todos los organismos vivos están sometidos a estas presiones ecológicas de las que intentan “salir ilesos”, es decir, todos ejecutan una respuesta. Nuestro ya nuevo género de plantas favorito no podía ser menos. A través de cambios en la composición de la fragancia floral, algunas especies del género *Silene* modulan y reducen, por evitación, las posibilidades de ser visitadas por estos polinizadores no honestos comentados anteriormente. Expliquémoslo.

La mayor parte de la eficiencia de la sexualidad y reproducción de las plantas se basa en que resulten atractivas a los polinizadores y una forma de conseguirlo es precisamente variando/modificando el olor floral<sup>29</sup>. Éste es una mezcla de compuestos volátiles y esencias que,

en conjunto, resultarán atrayentes o repelentes para los distintos grupos de animales que interactúan con la planta. El olor es un carácter sexual secundario, es decir, no satisface una demanda real del polinizador (la abeja no va a poder aprovechar el olor como sí aprovecha el néctar para fabricar miel), pero cumple una función muy clara para la planta. Se puede decir que el olor floral es un rasgo clave que, con la combinación de fragancias oportuna, alejará a herbívoros; mientras que otra de tipo atrayente facilitará un mayor número de visitas de polinizadores a la flor. Recordemos que este mecanismo es necesario para dejar descendencia en las plantas que son entomófilas, es decir, aquellas en las que los granos de polen son transportados por los insectos entre flores. El problema está cuando tu

polinizador es al mismo tiempo quién potencialmente te puede causar un perjuicio (como las ya conocidas *Hadena* y *Perizoma*). La planta debe hacer un balance e invertir en aquello que le asegure un mayor éxito en reproducción o, lo que es lo mismo, pasar sus genes a la siguiente generación ("fitness" en inglés). Así que, o se adapta, o no deja descendencia. Lo verdaderamente destacable es que estas adaptaciones no son estáticas. Las características fenotípicas de las plantas cambian en función de cómo sea la interacción con su entorno. En el género que hoy descubrimos, lo hacen modificando su olor en respuesta a la polinización de guardería. Ya le avisamos que era sorprendente.

### El olor floral antes y después de la polinización

La variación de olor floral ha sido ampliamente estudiada revelando que ocurre a distintos niveles (población, especie, género, etc.), por muchas causas y en distintos intervalos (por ejemplo, día-noche como ya hemos visto) o más interesante aún, en el caso que nos ocupa: después de la polinización<sup>30-32</sup>. Es decir, como si de un filtro de amor se tratara, las plantas estarían emitiendo un olor pre-polinización y, una vez que ya han recibido suficientes visitas y se han asegurado un mínimo de polen diseminado, emiten otro olor post-polinización disminuyendo así el riesgo de predación por polinizadores no honestos<sup>33</sup>. Esta variación puede producirse a través de distintos procesos desde el punto de vista químico que, a grandes rasgos, consisten en cambios en el tipo de compuestos que forman el olor y cambios en las proporciones en que cada uno aparece<sup>30</sup>. Por tanto, las plantas responden de manera activa

con cambios en el olor floral en función del estado en el que se encuentre.

Yendo más allá, es interesante ver que la variación de olor floral no solo significaría una evitación puntual, sino que podría interpretarse como una selección activa de polinizadores por parte de la planta a diferentes escalas (temporales e interespecíficas) que elevaría la complejidad y especificidad de la interacción<sup>24</sup>. Incluso, la diferenciación en tipos y formas de reconocimiento de olor podrían resultar ser un mecanismo adaptativo que mueva los procesos de especiación por aislamiento reproductivo del polen<sup>34</sup>.

### *Silene*: un género fascinante por sus collejas y su polinización

Para avanzar hacia un futuro más sostenible en el que convivamos con los servicios ecosistémicos de manera responsable, debemos seguir identificando a todos los niveles la riqueza que nos rodea. El género *Silene* es un buen ejemplo de la cantidad de recursos que están a nuestro alcance a través de una gestión tradicional y respetuosa. Si fuéramos capaces de integrarlo como alimento en nuestra gastronomía moderna obtendríamos gran cantidad de beneficios, tanto a nivel agrícola como nutricional, ya que reduciríamos el uso de pesticidas, el sobregasto de agua en riego y la inversión económica al mismo tiempo que diversificaríamos nuestra dieta. Hemos querido mostrar en este artículo que *Silene* es también un gran ejemplo de cara a conocer las complejas interacciones de polinización que tienen lugar. Éstas son el resultado de cientos de años de coevolución de las que, en gran medida, dependemos directamente.

Debemos preservar y conservar la naturaleza y, como en la mayoría de las situaciones de la vida, las decisiones al respecto deben basarse en el conocimiento. Pero precisemos más: en este caso deben basarse en el conocimiento científico. Necesitamos avanzar en nuestras investigaciones para desarrollarnos como sociedad en un entorno diverso, resiliente e inclusivo, donde abordemos los problemas de cambio global y de derechos humanos desde cada uno de los rincones locales del planeta. Solo así estaremos otorgando un valor justo a la riqueza. Una riqueza que va más allá de número de especies, abundancias o estadísticas: una riqueza personal y cultural que nos recuerda quiénes somos mientras no deja de sorprendernos en un plato de collejas o en la *Eau de Silene*. ¡Conozcámosla y respetémosla!

### Bibliografía

1. Morales, R. y Quintanar, A. **Algunos grupos y familias de plantas vasculares en España. Las plantas silvestres en España** 11, 177–200 (2013).
2. Laínz, M. y Muñoz, F. **Caryophyllaceae. Flora Ibérica** XLIX, 98–101
3. Greuter, W. **Silene (Caryophyllaceae) in Greece: a subgeneric and sectional classification. Taxon** 44, 543–581 (1995).
4. Eiriz Gervás, G. *El estado de la biodiversidad para la alimentación y la agricultura en España.* (2015).
5. Fajardo, J., Verde, A., Rivera, D. y Obón, C. *Las plantas en la cultura popular de la provincia de Albacete* (2000).
6. Peris, J. B., Laguna, E. y Ferrer-gallego, P. P. **Las plantas utilizadas en los ensalades campesinos valencianos. NEMUS** 9, 44–64 (2019).
7. García, P., Tardío, J. y Alarcón, R. **Poblaciones españolas de colleja (*Silene vulgaris*): evaluación agronómica para su introducción en cultivo ecológico. V Congreso de la SEAE** 537–542 (2002).
8. Tardío, J., Pardo-de-Santayana, R. & Morales, M. **Ethnobotanical review of wild edible plants in Spain. Bot. J. Linn. Soc.** 152, 27–71 (2006).
9. Sanz, M. **Repertorio fitonímico de Castilla y León. Revista de Folklore** 47–136 (2013).
10. Talavera, S. **Género *Silene* de la familia Caryophyllaceae. Flora Ibérica** XLIX, 313–405
11. Tardío, J. Ficha de *Silene vulgaris*. in *Inventario Español de los Conocimientos Tradicionales relativos a la Biodiversidad* (eds. Pardo de Santayana, M., Morales, R., Tardío, J., Aceituno, L. y Molina, M.) 110–113 (2018).
12. Aceituno Mata, L. *Estudio etnobotánico y agroecológico de la Sierra Norte de Madrid.* (Universidad Autónoma de Madrid, 2010).
13. Fernández García, J. y López Donate, J. A. **La colleja, el cultivo de una verdura silvestre tradicional. Agricultura** 876, 548–551 (2005).
14. García Gonzalo, P. y Alarcón Villora, R. **La colleja (*Silene vulgaris*) una verdura silvestre de calidad. Agricultura** 901, 802–805 (2007).
15. Alarcón Villora, M. R. **Entre “malas hierbas”, criptocultivos y plantas cultivadas: la colleja (*Silene vulgaris*). Ambient@** 1–4 (2013).
16. Herrera García, P. **Plantas silvestres de consumo tradicional en España: caracterización de su valor nutricional y estimación de su actividad antifúngica.** (Universidad Complutense de Madrid, 2014). doi:ISBN: 978-84-693-1123-3
17. Egea-Gilbert, C., Niñirola, D., Conesa, E., Candela, M. E. y Fernández, J. A. **Agronomical use as baby leaf salad of *Silene vulgaris* based on morphological, biochemical and molecular traits. Scientia Horticulturae** 152, 35–43 (2013).
18. Bernasconi, G. y col. ***Silene* as a model system in ecology and evolution. Heredity** 103, 5–14 (2009).
19. McClung, C. R. **Plant circadian rhythms. Plant Cell** 18, 792–803 (2006).
20. Capel, J., Lozano, R., Martínez-Zapater, J. M. y Jarillo, J. A. **Ritmos y relojes circadianos de las plantas. Ecosistemas** 1, 2003 (2002).
21. Prieto-Benítez, S., Dötterl, S. y Giménez-Benavides, L. **Circadian rhythm of a *Silene* species favours nocturnal pollination and constrains diurnal visitation. Annals of Botany** 118, 907–918 (2016).
22. Prieto-Benítez, S., Dötterl, S. y Giménez-Benavides, L. **Diel variation in flower scent reveals poor consistency of diurnal and nocturnal pollination syndromes in Sileneae. Journal of Chemical Ecology** 41, 1095–1104 (2015).
23. Dalsgaard, B. y col. **Historical climate-change influences modularity and nestedness of pollination networks. Ecography** 36, 1331–1340 (2013).
24. Giménez-Benavides, L., Dötterl, S., Jürgens, A., Escudero, A. y Iriondo, J. M. **Generalist diurnal pollination provides greater fitness in a plant with nocturnal pollination syndrome: assessing the**





effects of a *Silene* - *Hadena* interaction. *Oikos* 116, 1461–1472 (2007).

25. Kephart, S., Reynolds, R. J., Rutter, M. T., Fenster, C. B. y Dudash, M. R. **Pollination and seed predation by moths on *Silene* and allied Caryophyllaceae: Evaluating a model system to study the evolution of mutualisms.** *New Phytologist* 169, 667–680 (2006).

26. Bopp, S. y Gottsberger, G. **Importance of *Silene latifolia* ssp. *alba* and *S. dioica* (Caryophyllaceae) as host plants of the parasitic pollinator *Hadena bicruris* (Lepidoptera, Noctuidae).** *Oikos* 105, 221–228 (2004).

27. Westerbergh, A. **An interaction between a specialized seed predator moth and its dioecious host plant shifting from parasitism to mutualism.** *Oikos* 105, 564–574 (2004).

28. Young, H. J. **Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae).** *American Journal of Botany* 89, 433–440 (2002).

29. Junker, R. R. y Parachnowitsch, A. L. **Working towards a holistic view on flower traits-how floral**

**scents mediate plant-animal interactions in concert with other floral characters.** *Journal of the Indian Institute of Science* 95, 43–67 (2015).

30. Dötterl, S., Wolfe, L. M. y Jürgens, A. **Qualitative and quantitative analyses of flower scent in *Silene latifolia*.** *Phytochemistry* 66, 203–213 (2005).

31. Knudsen, J. T., Eriksson, R., Gershenzon, J. y Ståhl, B. **Diversity and distribution of floral scent.** *The Botanical Review*. 72, 1–120 (2006).

32. Schiestl, F. P. **The evolution of floral scent and insect chemical communication.** *Ecol.ogy Letters* 13, 643–656 (2010).

33. Muhlemann, J. K., Waelti, M. O., Widmer, A. y Schiestl, F. P. **Postpollination changes in floral odor in *Silene latifolia*: adaptive mechanisms for seed-predator avoidance?** *Journal of Chemical Ecology* 32, 1855–1860 (2006).

34. Waelti, M. O., Muhlemann, J. K., Widmer, A. y Schiestl, F. P. **Floral odour and reproductive isolation in two species of *Silene*.** *Journal of Evolutionary Biology* 21, 111–121 (2008).