

Probablemente la mayoría de nosotros ha visto algún documental en el que se muestran los distintos y complejos cortejos que anteceden a las cópulas en muchas especies de animales, incluyendo la nuestra. De ahí que muchas veces asociemos el término sexualidad con la presencia de machos y hembras que eligen activamente su pareja, algo que en los vertebrados es particularmente cierto. Sin embargo, otros

grupos como las plantas o los invertebrados marinos muestran una gran diversidad de expresiones en la sexualidad.

A pesar de que la mayoría de las plantas con flores son hermafroditas (75% del total tiene las dos funciones sexuales en la misma flor) en éstas se ha favorecido una amplia gama de atributos sexuales, particularmente relacionados con el movimiento de gametos entre individuos (fecunda-

ción cruzada). Entre los atributos más notorios se encuentran los de atracción, como las fragancias, las formas y los colores, que llegan a ser muy variables. Sin embargo, el hecho de que las especies hermafroditas presenten ambos sexos en una misma flor y potencialmente puedan autofertilizarse ha suscitado entre los estudiosos del tema —desde la época de Darwin— la pregunta: ¿por qué existen distintos me-

¿Es la evolución de la dioecia un callejón sin salida?



César A. Abarca García, Eduardo Cuevas García y César A. Domínguez

canismos que evitan la autofertilización?

La explicación más aceptada actualmente tiene que ver con que la progenie producida por autofertilización es generalmente menos vigorosa que la producida por fecundación cruzada, hecho conocido como depresión por endogamia. Es decir, si las plantas que se autofertilizan presentan depresión por endogamia, entonces se espera que se favorezcan mecanismos que faciliten la producción de hijos por medio de fecundación cruzada, entre los cuales los más comunes son la separación de los órganos sexuales, tanto espacial como temporalmente, y los sistemas de incompatibilidad genética (que impiden la fecundación de los óvulos con polen de una misma planta).

Uno de los sistemas de reproducción que evita la autofertilización por completo y que ha evolucionado tanto en plantas como en animales es la dioecia. En las plantas, la dioecia está caracterizada porque en una población los individuos poseen únicamente flores masculinas (estaminadas) o femeninas (pistiladas), lo que representa la máxima separación espacial de las estructuras reproductivas. Sin embargo, a diferencia de los animales terrestres, en las plantas con flores es poco común (entre 7 y 9% del total de las especies son dioicas).

¿Por qué si la dioecia parece ser tan exitosa en un grupo taxonómico, lo es tan poco en otro? Una posibilidad es que en las angiospermas la dioecia sea una novedad evolutiva y, por consiguiente, las especies dioicas no han tenido tiempo suficiente para diversificarse. Sin embargo, se ha mostrado que incluso si la dioecia tiene aproximadamente el mismo tiempo de haberse originado que sus grupos hermanos hermafroditas o monoicos (en los cuales la misma planta presenta flores masculinas y femeninas), su tasa de diversificación es menor. Surgen entonces nuevas interrogantes, pues si los clados dioicos tienen menos especies, esto significa que por alguna razón la evolución de la dioecia está acompañada de una menor tasa de especiación o mayores probabilidades de extinción. Alrededor de este enigma evolutivo, existen tres propuestas contemporáneas que intentan darle respuesta.

La primera explicación se refiere a la frecuencia con que los polinizadores visitan las plantas dioicas para que se lleve a cabo la fecundación, ya que ésta requiere que un mismo grupo de polinizadores visite tanto las plantas masculinas como las femeninas. Sin embargo, como las presiones de selección que operan sobre las flores masculinas y femeninas generalmente son distintas, se ha



favorecido el dimorfismo floral, por lo que es común que los machos presenten despliegues o recompensas florales que son más atractivas para los polinizadores que los de las hembras. Por ejemplo, en *Leucadendron xanthoconus* los machos, en promedio, producen 322 inflorescencias, contra sólo 16.3 en las hembras. Dichos contrastes florales entre machos y hembras llevó a un grupo de investigación a proponer que el dimorfismo podría acrecentar las probabilidades de extinción, como se aprecia en *Silene dioica* o en *Wurmbea dioica*, cuyas hembras dejan pocos hijos o ninguno. Esta situación podría ser drástica en ambientes donde hubiera limitación de visitantes florales y un marcado dimorfismo floral. Obviamente, en muchas especies hermafroditas esto no sucedería, pues aun en ausencia de polinizadores, éstas pueden autofertilizarse y producir semillas, como lo hace la famosa *Arabidopsis thaliana*.

La segunda propuesta parte del supuesto de que la producción de semillas en una hembra dioica debería ser mayor a la de una hermafrodita,





pues esta última tiene que producir polen y óvulos, mientras una hembra produce sólo óvulos. Pero si las semillas se dispersan poco, entonces el agrupamiento espacial de semillas y plántulas de una planta dioica será mayor que la de una hermafrodita y, por lo tanto, habrá una mayor competencia por los recursos y probablemente incrementará la mortalidad.

Ambas propuestas resultan interesantes, pero dependen de contextos ecológicos muy específicos: la primera, de los dispersores de polen, y la segunda, de los de semillas. Sin embargo, muchas especies dioicas no necesitan de animales para reproducirse. Por ejemplo, varias especies son polinizadas por el viento (como encinos y ailes) o por corrientes de agua (los pastos marinos) y por tanto pensamos que debe haber una explicación más general.

La tercera propuesta que intenta explicar por qué la dioecia es poco exitosa se refiere a que un individuo dioico no se puede autofertilizar. De manera general, si un individuo

no se autofertiliza, se espera que genere progenie más variable que uno que sí lo hace. De forma congruente con esta idea, muchos estudios han mostrado que las especies que se autofertilizan poseen menores niveles de diversidad genética que las especies hermafroditas que tienen fecundación cruzada. Por ejemplo, en el género *Mimulus*, la especie *M. guttatus*, que es hermafrodita y se reproduce principalmente por fecundación cruzada, posee una mayor diversidad genética que *M. nasutus*, la cual se autofecunda predominantemente.

De manera similar, la diversidad genética de una especie dioica debería ser más alta que la de una especie que se autofertiliza y similar a una especie hermafrodita que promueve la fecundación cruzada. Para evaluar esa predicción, comparamos la diversidad genética de una especie dioica y una hermafrodita que no se puede autofertilizar. A pesar de que la diversidad genética de estas dos especies, ambas del género *Erythroxylum*, debería ser equivalente, la especie hermafrodita (*E. havanense*) tuvo mayores niveles de diversidad genética que la dioica (*E. rotundifolium*).

Aunque no hay muchos trabajos diseñados para evaluar si la dioecia puede mantener altos niveles de diversidad ge-

nética (como teóricamente se espera), nuestro estudio no es un caso aislado. Por ejemplo, en *Sagittaria latifolia* las poblaciones dioicas tienen menos variación genética que las poblaciones monoicas, y en *Amphibolis antarctica* (un pasto marino), que constituye el caso de pérdida de variación genética más drástico, ni utilizando marcadores moleculares muy variables se logró encontrar rastro alguno de diversidad genética. Por lo tanto, los estudios de diversidad genética en especies dioicas sugieren que la pérdida de variación podría ser producto de la evolución de la dioecia.

¿Qué relación hay entre la baja variación genética y el poco éxito evolutivo de las especies dioicas? Mucha, porque se ha mostrado tanto teórica como empíricamente que conforme disminuye la diversidad genética de una especie, aumenta significativamente el riesgo de extinción. Por lo tanto, si con la evolución de la dioecia disminuye la diversidad genética y aumentan las probabilidades de extinción, entonces también podríamos explicarnos por qué el número de familias dioicas incluidas en las listas de extinción es mayor que el de sus linajes hermanos hermafroditas.

Por último, si la dioecia en las plantas con flores no sólo no parece ser una innovación



clave en términos evolutivos, sino que podría aumentar las probabilidades de desaparición de una especie, ¿cómo se puede explicar entonces su origen? Teóricamente el primer paso de la evolución de la dioecia lo constituye la aparición de individuos que son estériles para alguna de las dos funciones reproductivas en una población hermafrodita. Si los individuos que surgen son estériles para la función masculina, que es lo más común, la población estará conformada por individuos hermafroditas e individuos que funcionan como hembras (población ginodioica). Por el contrario, si los individuos son estériles para la función femenina, la población estará constituida por individuos hermafroditas e individuos que funcionan como machos (población androdioica).

Como la esterilidad más frecuente y mejor estudiada es la masculina, se sabe ya que

se origina debido a una mutación en el genoma mitocondrial. Las mitocondrias en las angiospermas se heredan por los óvulos (vía materna), y la mutación que esteriliza la función masculina sesga la asignación de recursos hacia la producción de óvulos, favoreciendo así la propagación de la mutación mitocondrial. Conforme la mutación mitocondrial se propaga, evidentemente menos individuos hermafroditas habrá. Probablemente por ello en algunas especies como en *Thymus vulgaris*, la frecuencia de hembras puede ser cercana al cien por ciento. En esas circunstancias, la adecuación de los genes mitocondriales es muy alta, pues mientras más óvulos y semillas se producen, más copias de los genes esterilizadores existirán.

Sin embargo, también se sabe que

la fertilidad masculina puede ser restaurada. Cuando ello sucede, se debe a que una mutación de origen nuclear revierte los efectos de un esterilizador mitocondrial. En el caso de que no surgiera otro esterilizador mitocondrial después de la aparición del restaurador nuclear la población regresaría a ser totalmente hermafrodita. Dado que la restauración de la fertilidad masculina disminuye la producción de óvulos, los recursos se reasignarían nuevamente para producir tanto óvulos como polen y la adecuación de los genes mitocondriales disminuiría. se ha propuesto que esta discrepancia entre los genes mitocondriales que generan la esterilidad masculina y los nucleares que la restauran (conflictos genéticos), podría resolverse se-

parando la producción de óvulos y polen en distintos individuos, justo como ocurre en las especies dioicas.

El estudio de la dioecia constituye un excelente ejemplo para mostrar que la evolución es totalmente ciega. Por un lado, al separarse los sexos en distintos individuos se resuelve un conflicto entre dos genomas (el mitocondrial y el nuclear), pero por otro, la separación de los sexos puede generar condiciones que hagan que las angiospermas dioicas sean más susceptibles a desaparecer que las hermafroditas.

También queremos recordar que la especialización puede llevar a la extinción, es decir, no porque el dioicismo se haya derivado del hermafroditismo significa que sea una condición más "exitosa". La evolución no es un proceso direccional que mejora a las especies. ☯



César A. Abarca García y César A. Domínguez

Instituto de Ecología,
Universidad Nacional Autónoma de México.

Eduardo Cuevas García

Department of Ecology and Evolutionary Biology,
Universidad de California.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abarca, C. A. y A. López. En prensa. "La estimación de la endogamia y la relación entre la tasa de fecundación cruzada y los sistemas reproductivos en las plantas con flores: una interpretación de su significado evolutivo", en *Ecología Molecular*, Eguiarte, L., V. Souza y X. Aguirre (eds). INE/Conabio, Instituto de Ecología, UNAM.

Cuevas, G. E y C. A. Abarca. 2006. "Origen, mantenimiento y evolución del ginodioicismo", en *Bol. Soc. Bot. Méx.*, núm. 78, pp. 33-42.

Heilbut, J. C. 2000. "Lower species richness in dioecious clade", en *American Naturalist*, núm. 156, pp. 221-241.

_____, K. L. Ilves y S. P. Otto. 2001. "The consequence of dioecy for seed dispersal: modeling the seed-shadow handicap", en *Evolution*, vol. 55, núm. 5, pp. 880-888.

Vamosi, J. C y S. P. Otto. 2002. "When looks can kill: the evolution of sexually dimorphic floral display and the extinction of dioecious plants", en *Proceedings of Royal Society of London, series B*, núm. 269, pp. 1187-1194.

IMÁGENES

P. 10: Flower Girls. Washington, D. C., 1927. P. 11: Lewis Wickes Hine, Abe Singer, Boston, Massachusetts, 1917; J. Maurer, Flower Lady, 1902. P. 12: Jesse Parker Clinton y la calabaza premiada, 1908; Russell Lee, cultivos y hortalizas en Feria del Condado de Catron, Nuevo México, 1940; Lewis Wickes Hine, vendedores, mercado de Indianapolis, 1940. P. 13: Fitz Guerin, joven modelo, 1902.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Alejandro Flores por la revisión que hizo de la primera versión del manuscrito y a Celia Oliver por la cuidadosa revisión que hizo de la versión final.