Desde el Herbario CICY 11: 85–90 (9/mayo/2019)
Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
http://www.cicy.mx/sitios/desde_herbario/
ISSN: 2395-8790

De flores perfectas a flores ¿imperfectas?

CLAUDIA JANETH RAMÍREZ-DÍAZ

Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Calle 43, No. 130 x 32 y 34, Col. Chuburná de Hidalgo, 97205, Mérida, Yucatán, México.
claudia.ramirez@cicy.mx; claujrd11@gmail.com

Flores. En los árboles de la calle, tiradas en la banqueta, en altares, panteones, fiestas, estampadas sobre ropa, accesorios, en las comidas, las tisanas, como símbolos nacionales y hasta en las postales. Durante siglos, han sido una fuente inagotable de inspiración para pintores, dibujantes, músicos, escritores y diseñadores que se han maravillado con la vasta diversidad en colores, tamaños y arquitectura floral. Sin embargo, las plantas con flor presentan un tipo de diversidad menos evidente a simple vista, pero quizá más interesante: la diversidad sexual. Se estima que las primeras plantas con flor, como la mayoría de las plantas actuales, presentaban órganos femeninos y masculinos juntos dentro de la misma estructura, en lo que se conoce como una flor perfecta. Pero la evolución ha llevado a la separación física de los gametos masculinos y femeninos en diferentes flores y/o individuos, lo que ha resultado en diferentes sistemas sexuales. En esta ocasión, hablaremos sobre el caso más extremo en la separación de sexos, la dioecia.

Palabras clave: Autopolinización, bisexualidad, depresión endogámica, dioecia, sistema sexual.

Las flores son las estructuras reproductivas que caracterizan a las plantas angiospermas (Barret 2002). Una flor típica está compuesta por cuatro verticilos florales, o conjunto de hojas modificadas con fines reproductivos (Figura 1A). En la parte más externa se localiza el cáliz, conformado por sépalos que sirven de protección a las partes sexuales. Enseguida encontraremos la corola, que corresponde al conjunto de pétalos, generalmente asociados con la atracción de polinizadores. Al interior de estos se encuentra el androceo, que es el verticilo masculino integrado por un conjunto de estambres. Los estambres, a su vez, se dividen en filamento y antera, y es en esta última estructura es donde se encuentra el polen o gametos masculinos. Finalmente, en la parte central de la flor se encuentra el gineceo, que está dividido en ovario, estilo(s) y estigma(s). Dentro del ovario se encuentran los óvulos o gametos femeninos (Font 1951, Moreno 1984, Cardoso *et al*. 2018). Un caso excepcional de este arreglo floral lo presenta el género *Lacandonia* E. Martínez y Ramos, en donde las posiciones relativas del gineceo y androceo están invertidas (Martínez y Ramos 1989).

La flor es considerada una novedad evolutiva que trajo consigo una explosión en la diversificación de las plantas (Figura 1B). Se estima que la "gran diversificación" o "explosión de la diversidad" de las angiospermas pudo haber ocurrido unos 130–135 millones de años atrás (Magallón *et al*. 2015). Actualmente, existen cerca de 400,000 especies de plantas angiospermas, que representan ca. del 90% de las plantas de la Tierra (Pimm y Joppa 2015, Gitzendanner *et al*. 2018). De acuerdo con reconstrucciones hipotéticas del ancestro común más antiguo, es probable que fuese hermafrodita, con gineceo

CONACYT Sistema de Centros Públicos de Investigación

Desde el Herbario CICY 11: 85–90 (9/mayo/2019)
Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
http://www.cicy.mx/sitios/desde_herbario/
ISSN: 2395-8790

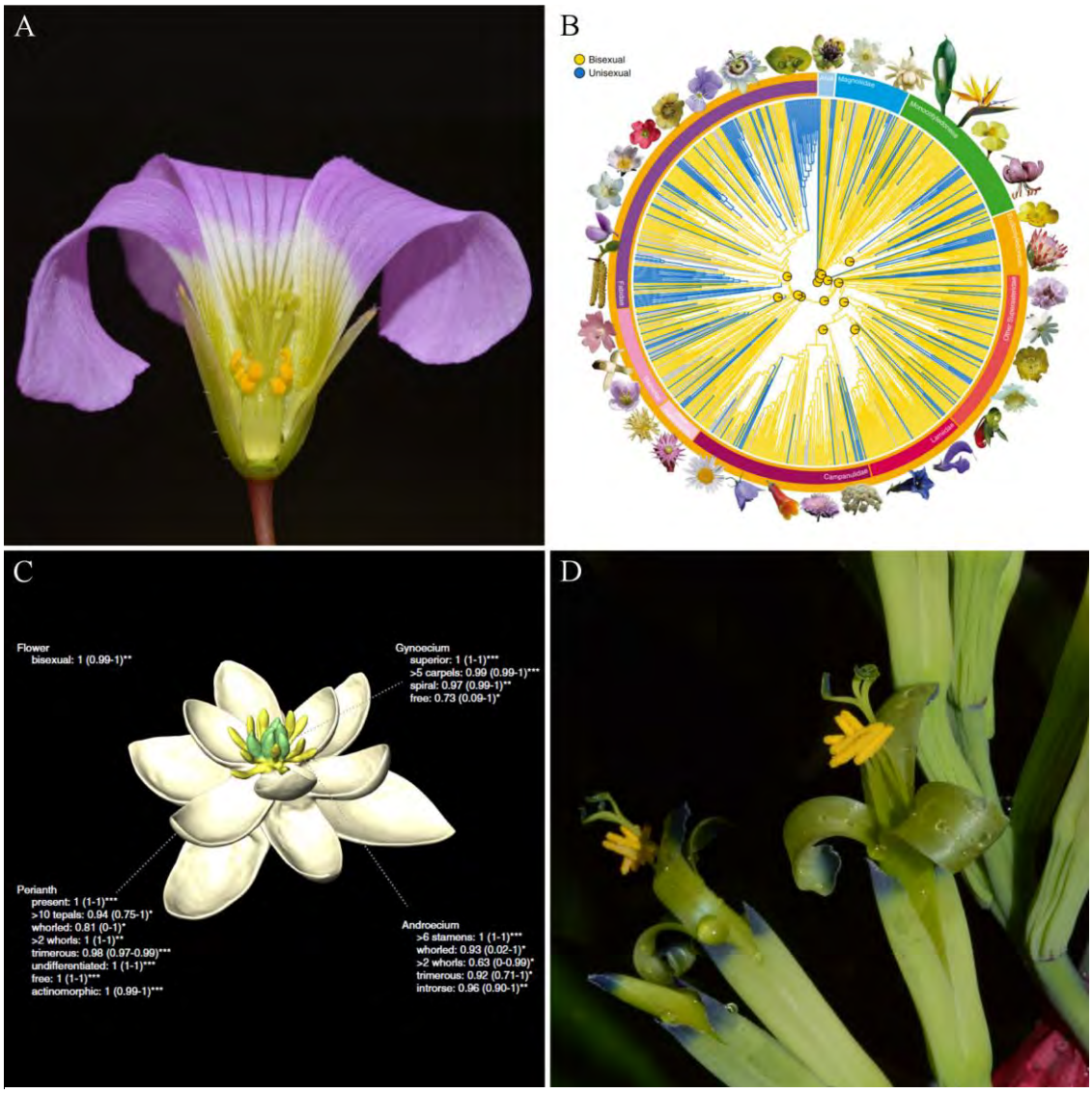

Figura 1. Evolución floral de angiospermas. **A.** Corte longitudinal de una flor de trébol (*Oxalis* L.), en donde se muestra cáliz, corola, androceo y gineceo. **B.** Reconstrucción del estado ancestral de las flores unisexuales en angiospermas (esto incluye diferentes sistemas sexuales, además de la dioecia). **C.** Modelo tridimensional de la flor ancestral reconstruida en el análisis de Sauquet *et al*. (2017). **D.** Flores de *Billbergia* Thunb., note que el estigma se encuentra muy por encima de los estambres. (Fotografías: **A**, **D**. Claudia Ramírez-Díaz. **B**-**C.** Tomadas de Sauquet *et al*. 2017).

dividido en más de 5 carpelos libres, rodeado por un androceo compuesto de más de 10 estambres, y cáliz y corola no diferenciado, muy similares a una flor de magnolia (Figura 1C) (Sauquet *et al*. 2017). Aunque la ocurrencia de ambos sexos en la misma flor claramente trajo ventajas evolutivas para la diversificación de las angiospermas, tiene una desventaja: permite la autopolinización. Si existe demasiada autopolinización, se espera que la progenie de las generaciones siguientes presente una disminución en su capacidad de sobrevivir y adaptarse a adversidades ambientales, algo que en el campo de la genética de poblaciones es conocido como "depresión por endogamia" (Charlesworth y Willis 2009). ¿Pero qué han hecho las plantas para evitar la autopolinización?

Una manera de evitar o reducir la probabilidad de autopolinización es mediante

Desde el Herbario CICY 11: 85–90 (9/mayo/2019)
Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
http://www.cicy.mx/sitios/desde_herbario/
ISSN: 2395-8790

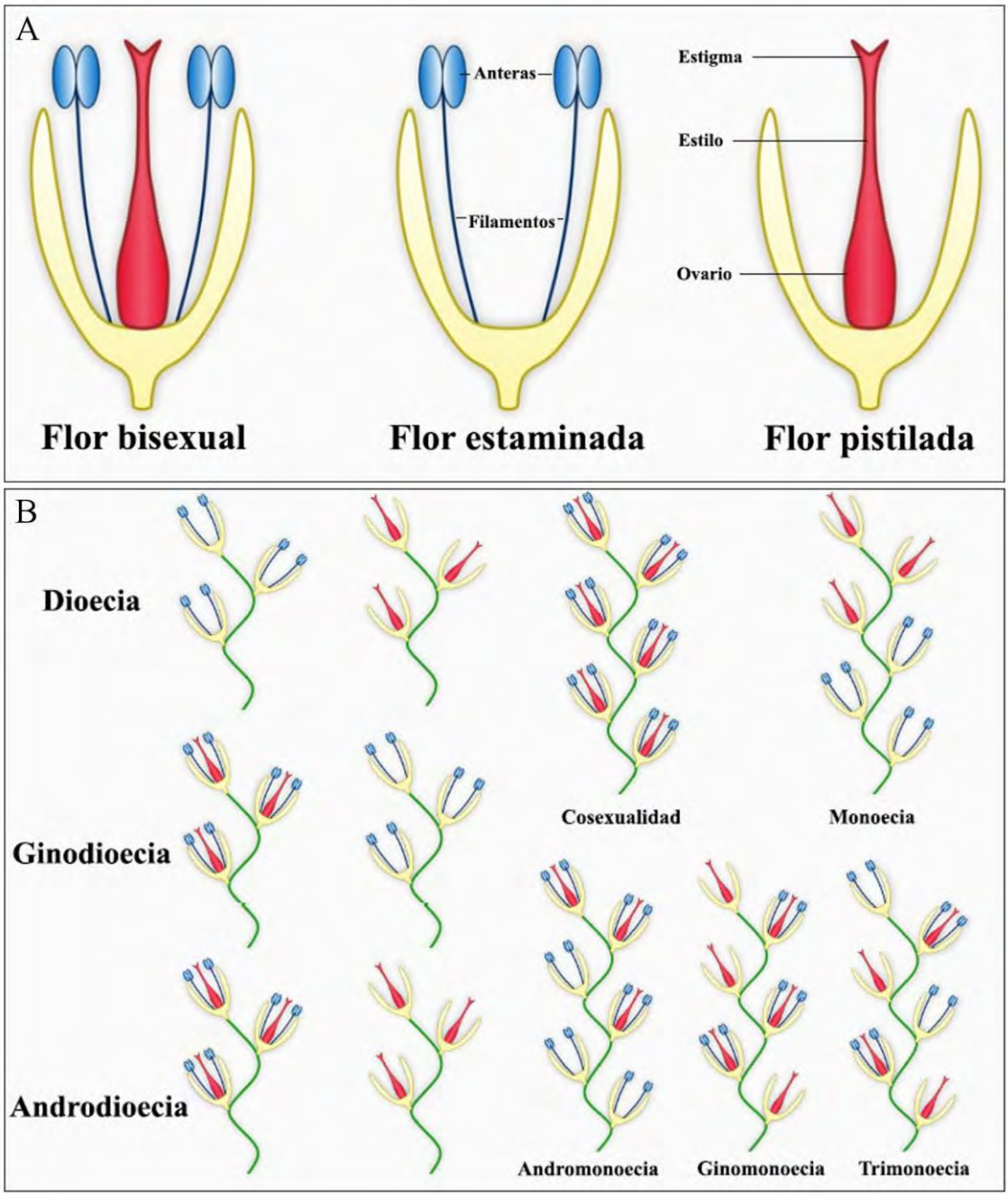

Figura 2. Diversidad de sistemas sexuales en angiospermas. **A.** Expresión sexual a nivel de flor. **B.** Diferentes tipos de individuos, con expresión sexual de flores masculinas y femeninas en diferentes proporciones. (Imágenes tomadas y modificadas de Cardoso *et al.* 2018).

la separación espacial de las estructuras reproductivas femeninas de las masculinas. En el caso de las flores hermafroditas, por ejemplo, puede existir una separación espacial dentro de la misma flor (herkogamia) (Figura 1D), o bien, una separación temporal del desarrollo de dichas estructuras, donde uno de los dos sexos se desarrolla antes que otro (dicogamia) (Barret 2002, Cardoso *et al*. 2018). En casos más extremos, la evolución ha llevado a la separación física de los gametos masculinos y femeninos en diferentes flores y/o individuos (Figura 2A). Ello ha resultado en una gran variedad de sistemas sexuales, como la dioecia, monoecia, andromo-

noecia o trimonoecia, que varían en la expresión de géneros y su ocurrencia a diferentes niveles, ya sea intrafloral, individual o poblacional (Figura 2B). Como se puede observar, de todos los sistemas sexuales conocidos hasta hoy, la dioecia representa el grado más extremo de separación de sexos. En este caso, cada individuo presenta únicamente flores unisexuales de un solo tipo (Cardoso *et al*. 2018), algo similar a lo que ocurre en la mayoría de los humanos y en muchos otros grupos de animales.

La dioecia en plantas con flor es un sistema sexual poco común entre las angiospermas ya que solo ca. del 6% de ellas lo presentan (Renner y Ricklefs 1995, Renner 2014). Este sistema sexual ha aparecido de manera independiente en la historia de las plantas en repetidas ocasiones, al menos unas 870 veces (Freeman *et al*. 1997, Renner 2014, Sauquet *et al*. 2017). En algunas familias de plantas con flor, esta condición es relativamente común, por ejemplo, en Menispermaceae (100% de los géneros son dioicos), Myristicaceae (78%), Moraceae (62%), Urticaceae (52%), Anacardiaceae (50%), Monimiaceae (47%), Euphorbiaceae (39%) y Cucurbitaceae (32%) (Renner y Ricklefs, 1995). Entre las especies dioicas de interés antropogénico más famosas se encuentran la calabaza (*Cucurbita moschata* Duchesne) y la marihuana (*Cannabis sativa* L.). Sin embargo, también se ha observado que los linajes dioicos exhiben una baja diversidad de especies con respecto a linajes con sistemas sexuales distintos (Heilbuth 2000, Vamosi y Vamosi 2005). ¿qué ventajas o desventajas evolutivas representará para este reducido número de especies presentar sexos separados en distintos individuos?

Además de evitar la autopolinización, se piensa que la dioecia representa una ventaja en términos de asignación de recursos energéticos para la reproducción (Darwin 1877, Charlesworth 2006). Sin embargo, las plantas dioicas, por el simple hecho de presentar sexos separados y ser seres incapaces de salir a buscar pareja por sus propios medios, se enfrentan a una serie de retos que dificultan su reproducción, y por tanto, afectan su éxito evolutivo. Por ejemplo, si una semilla que contiene al embrión femenino es dispersada hacia un área nueva en donde no hay individuos machos, entonces esta planta difícilmente logrará reproducirse y perpetuar su especie. Ahora, supongamos que ambos sexos cohabitan. Si se trata de una especie polinizada por el viento quizá no tenga tantos problemas, sin embargo, si requiere de la intervención de un polinizador y en el caso de que este desaparezca o escasee, entonces presentará serios problemas para reproducirse y sobrevivir (Heilbuth *et al*. 2001). Otra desventaja que presentan las plantas dioicas está relacionada con la velocidad y alcance de dispersión de las semillas, ya que este trabajo es realizado únicamente por la planta hembra (Heilbuth *et al*. 2001), mientras que los individuos machos no tienen participación en la distribución de la descendencia. Si la proporción de machos y hembras es de 50/50, entonces su eficiencia estará reducida a la mitad. ¿No parece que todo apunta a una extinción anunciada para la especie? De acuerdo con Vamosi y Vamosi (2005), los linajes dioicos presentan más altas tasas de extinción y más bajas tasas de diversificación que aquellos que no lo son. Sin embargo, estas especies continúan y aparentemente, parece funcionarles. Pero entender cómo apareció la dioecia, los mecanismos genéticos, ecológicos y ambientales que regulan la expresión sexual, así como sus implicaciones evolutivas y ecológicas, ha sido (el mismo Darwin publicó varios libros sobre sistemas sexuales) y sigue siendo un reto para la ciencia. Y aunque todo apunta a que la dioecia podría resul-

tar más desventajosa que favorecedora, a esa pequeña minoría parece funcionarle bien.

Referencias

Barrett S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature* 3:274-284.

Cardoso Fernandes J.C., Lacerda V.M., Matias R., Furtado M.T., Souza C.A.P., Consolaro H. y Garcia de Brito V.L. 2018. Towards a unified terminology for angiosperm reproductive systems. *Acta Botanica Brasilica* 32(3): 329-348.

Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding system. *Current Biology* 16(17): 726-735.

Charlesworth D. y Willis J.H. 2009. The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics* 10: 783-796.

Darwin C. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species.* Murray, Londres, Inglaterra. 370 pp.

Font Q.P. 1951. *Diccionario de Botánica.* Labor, Barcelona, España. 642 pp.

Freeman D.C., Lovett D.J., El-Keblawy A., Miglia K.J. y McArthur E.D. 1997. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. *The Botanical Review* 63(1): 66-91.

Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Wong G.K., Ruhfel B.R. y Soltis D.E. 2018. Plastid phylogenomic analysis of green plants: A billion years of evolutionary history. *American Journal of Botany* 105(3): 291-301.

Heilbuth J.C. 2000. Lower species richness in dioecious clades. *The American Naturalist* 156(3): 221-241.

Heilbuth J.C., Ilves K.L. y Otto S.P. 2001. Consequences of dioecy for seed dispersal modeling the seed-shadow handicap. *Evolution* 55(5): 880-888.

Magallón S., Gómez-Acevedo S., Sánchez-Reyes L.L. y Hernández-Hernández T. 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist* 207(2): 437-453.

Martínez E. y Ramos C.H. 1989. Lacandoniaceae (Triuridales): Una nueva familia de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76(1): 128-135.

Moreno N.P. 1984. *Glosario Botánico Ilustrado.* Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México. Primera edición. 300 pp.

Pimm S.L. y Joppa L.N. 2015. How many plant species are there, where are they, and at what rate are they going extinct? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 100(3): 170-176.

Renner S.S. y Ricklefs R.E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. American Journal of Botany 82(5): 596-606.

Renner S.S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany* 101(10): 1588-1596.

Sauquet H., von Balthazar M., Magallón S., Doyle J.A., Endress P.K., Bailes E.J., Barroso de Morais E., Bull-Hereñu K., Carrive L., Chartier M., Chomicki G., Coiro M., Cornette R., El Ottra J.H.L., Epicoco C., Foster C.S.P., Jabbour F., Haevermans A., Haevermans T., Hernández R., Little S.A., Löfstrand S., Luna J.A., Massoni J., Nadot S., Pamperl S., Prieu C., Reyes E., Dos Santos P., Schoonderwoerd K.M., Sontag S., Soulebeau A., Staedler Y., Tschan G.F., Wing-Sze Leung A. y Schönenberger J. 2017. The ancestral

flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Communications* 8: 16047. DOI: 10.1038/ncomms16047.

Vamosi J.C. y Vamosi S.M. 2005. Present day risk of extinction may exacerbate the lower species richness of dioecious clades. *Diversity and Distributions* 11(1): 25-32.

Desde el Herbario CICY, 11: 85–90 (9-mayo-2019), es una publicación semanal editada por el Herbario CICY del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., con oficinas en Calle 43 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97200, Mérida, Yucatán, México. Tel. 52 (999) 942-8330 Ext. 232, www.cicy.mx/Sitios/Desde_Herbario/, webmas@cicy.mx. Editor responsable: Ivón Mercedes Ramírez Morillo. Reserva de Derechos al Título Exclusivo No. 04-2016-041413195700-203, otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor, ISSN: 2395-8790. Responsable de la publicación: José Fernely Aguilar Cruz, Calle 43 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97200, Mérida, Yucatán, México. Fecha de última modificación: 9 de mayo de 2019. Las opiniones expuestas por los autores no necesariamente expresan la postura del editor de la publicación. De la misma manera, la responsabilidad sobre la veracidad y la precisión de los contenidos, le corresponde totalmente a los autores de los ensayos.