

Biología evolutiva de la reproducción en plantas

LUIS E. EGUIARTE, JUAN NUÑEZ-FARFÁN, CÉSAR DOMÍNGUEZ, CARLOS CORDERO

Sexo ¿para qué?

Como sabemos por experiencia personal el sexo consume tiempo y energía. Por otra parte la mayor parte de las especies que existen en la tierra presentan un tipo u otro de sexualidad. Ambas observaciones nos conducen a pensar que el sexo da ventajas evolutivas a corto o largo plazo. En este artículo revisaremos los principales patrones de sexualidad en las plantas superiores y discutiremos su posible evolución.

Los evolucionistas consideran el problema del origen y mantenimiento del sexo como una de las cuestiones centrales de la biología contemporánea, por ello existen gran cantidad de hipótesis que intentan explicar la evolución del sexo. Revisemos algunas de ellas.

a. Incremento en la velocidad para adaptarse. Inicialmente propuesta por Muller en 1932 (Maynard-Smith, 1978), esta hipótesis sostiene que las especies que presentan sexo pueden incorporar mutaciones favorables que van surgiendo independientemente, a una mayor velocidad que las especies sin sexo, y así adaptarse más

Luis E. Eguiarte: Department of Botany and Plant Sciences, University of California at Riverside, California, USA.

Juan Núñez-Farfán: Department of Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA.

César Domínguez: Estación Biológica de Doñana, Sevilla, España.

Carlos Cordero: Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México



rápidamente a un ambiente de cambio (figura 1). Sin embargo, eso sólo es cierto en las especies con tamaños de población muy grandes, ya que en los casos en que su tamaño efectivo de población es pequeña evolucionan a la misma velocidad las sexuales que las asexuales (ver

Eguiarte, 1986 y Eguiarte y Piñero, 1990, para una breve discusión sobre tamaños efectivos de población). Adicionalmente, esta hipótesis ha sido muy criticada porque no ofrece ventajas a nivel individuo, sino solamente a nivel población o de especie (ver Futuyma, 1986 y Soberón,

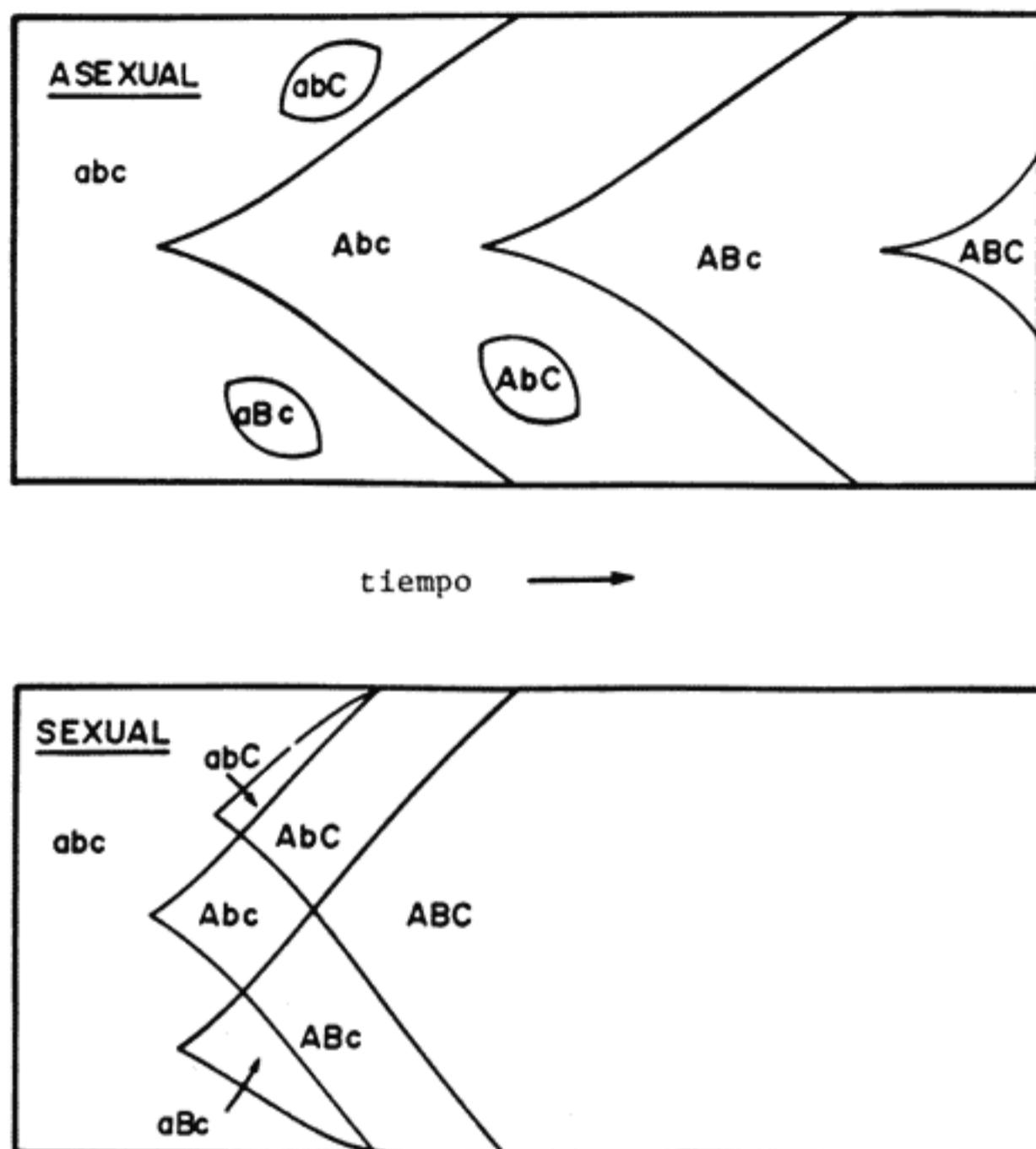


Figura 1. Hipótesis de la evolución del sexo debido a un incremento en la velocidad para adaptarse cuando el medio cambia, según Muller (1932, en Maynard-Smith, 1978; Bell, 1982). Presentamos la evolución de dos especies, una asexual y otra sexual. El genotipo inicial en ambas es abc antes de un cambio ambiental que hará al genotipo ABC el más adaptado. En las poblaciones asexuales las mutaciones van surgiendo en distintas clonas, pero estas se pierden a menos que vayan surgiendo independientemente en una misma clona, por lo que toma mucho tiempo el proceso para llegar al genotipo óptimo ABC. En la especie que presenta sexo, el genotipo mutante ABC se produce más rápido por la recombinación y, por lo tanto, se fija también más rápidamente. Así, las especies o poblaciones con sexo se podrían adaptar a mayor velocidad.

1988, para una discusión sobre niveles de selección).

Para estudiar esta hipótesis sería necesario analizar especies de plantas relacionadas, unas sexuales y otras asexuales y ver como se adaptan en ambientes que han cambiado. La evolución a la tolerancia de metales pesados en pastos alrededor de minas podría ser un buen sistema (ver Bradshaw y McNeilly, 1981).

b. El "engrane" de Muller (Muller's Ratchet). Muller sostiene (1964) que en un ambiente uniforme, el sexo da ventajas porque permite eliminar las mutaciones desfavorables, que se producen todo el tiempo. Los organismos con sexo, pueden

obtener progenie recombinante, libre de tales mutaciones, pero las especies asexuales van acumulando mutaciones desfavorables, de manera que la adecuación de la especie disminuirá con el tiempo (figura 2, Chao, 1990). Esta hipótesis es discutible, ya que se basa en tamaños efectivos de población muy pequeños y en un tipo de selección a nivel de especie (Bell, 1982; Chao, 1990). Para estudiar esta hipótesis hay que demostrar que, si se tienen especies sexuales y asexuales en un mismo medio constante, las asexuales acumulan más mutaciones desfavorables y, por lo tanto, va disminuyendo su adecuación (fitness en inglés) en el tiempo. (Para definiciones de la adecua-

ción, ver por ejemplo Eguiarte, 1986 y Futuyma, 1986.) Como el proceso para demostrar esto sería muy largo, sólo se ha demostrado con poblaciones de organismos de ciclo de vida corto, como los virus (Chao, 1990) y los protozoarios (Bell, 1988).

c. El sexo como mecanismo de reparación. Esta hipótesis indica que el sexo es un producto indirecto de mecanismos para reparar el ADN. (Para una revisión del tema, ver Berstein *et al.*, 1988.) Los organismos sin sexo presentarían más daño en su ADN que los sexuales, y experimentalmente sería muy difícil de distinguir de la hipótesis anterior.

d. El huevo limpio de Richards (1986). En muchos organismos, los virus y otros patógenos no se transmiten a la progenie derivada de reproducción sexual. Por ejemplo, se ha sugerido que en el nopal *Opuntia fulgida*, que se propaga fundamentalmente por métodos asexuales, se producen sexualmente gran cantidad de semillas para formar algunos hijos limpios de estos patógenos. (Venable, com. pers.)

e. Ventajas en ambientes espacialmente heterogéneos. Llamada hipótesis del *tangled bank* por Bell (1982), sugiere que el sexo, al incrementar las variaciones en la progenie, permite combinaciones que pueden funcionar bien en distintas condiciones ambientales. Una posible evidencia para esta hipótesis sería demostrar que los organismos que viven en ambientes espacialmente más heterogéneos presentan mayor proporción de especies sexuales, mientras que en ambientes muy homogéneos se esperaría mayor proporción de especies sexuales.

f. Ventajas en ambientes temporalmente heterogéneos. También llamados modelos de "lotería" (Williams, 1975). La idea es que es el sexo da mayores ventajas mientras más impredecibles sean las características del ambiente en la siguiente generación. El sexo permite producir progenie más variable e incrementar la probabilidades de que parte de esta progenie funcione bien en el nuevo ambiente (figura 3, Williams, 1975; Ghiselin, 1988.) Se podrían estudiar especies emparentadas filogenéticamente, y se esperaría una mayor proporción de especies sexuales en ambientes muy impredecibles, mientras que

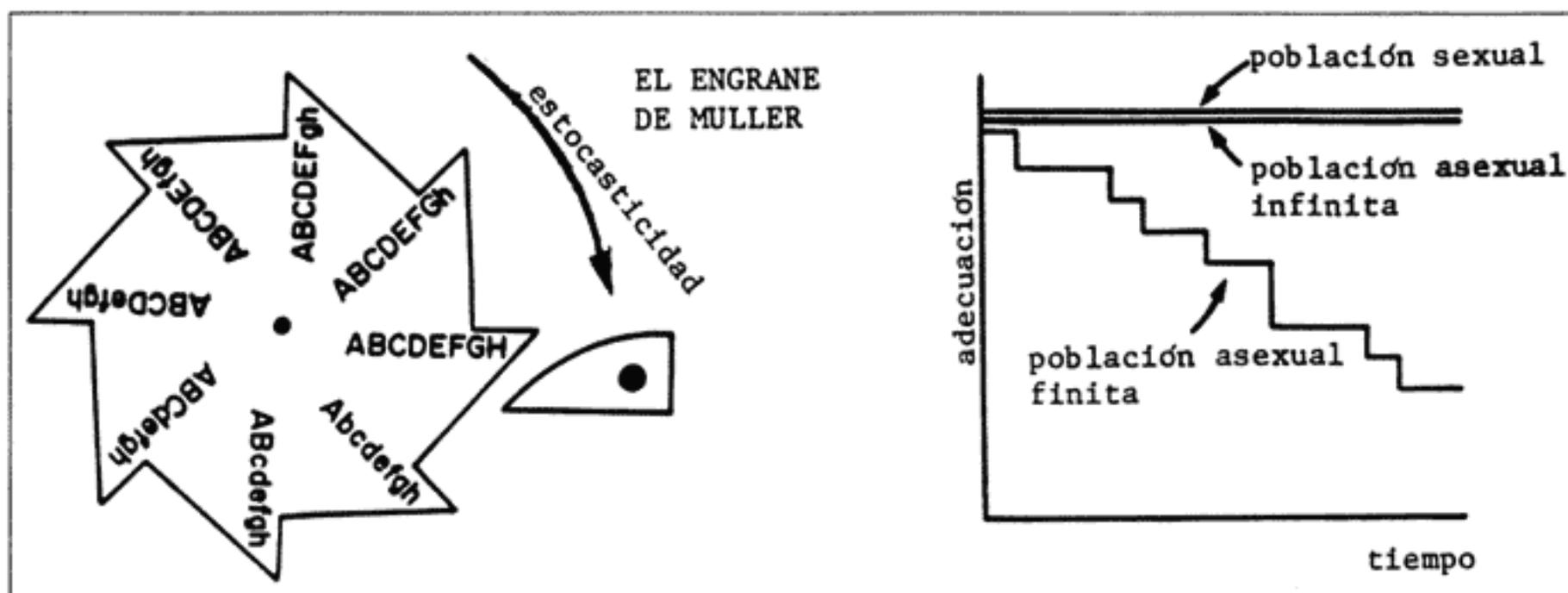


Figura 2. Hipótesis de la evolución del sexo en un ambiente no cambiante, debido a la "carga" genética generada por mutaciones deletéreas espontáneas o hipótesis del "engrane" de Muller. (Muller's Ratchet.) Se considera que inicialmente se tiene un genotipo adaptado ABCDEFGH, entre más pequeña sea la población asexual, mayor va a ser la estocasticidad, y mayor va a ser la velocidad a la que se van fijando las mutaciones deletéreas, indicadas con letras minúsculas. En las poblaciones asexuales, por estas mutaciones va girando, de manera irreversible, el "engrane". Las poblaciones asexuales no presentan mecanismos para eliminar estas mutaciones, mientras que en las sexuales por recombinación se están formando constantemente genotipos libres de ellas. Así, la adecuación promedio de la población asexual finita va disminuyendo, aunque el ambiente no cambie y, eventualmente, la pueden conducir a la extinción.

los lugares que permanecen sin cambio en muchas generaciones deben de estar dominados por especies asexuales. Esta es una de las hipótesis intuitivamente más aceptadas por la mayoría de los ecólogos y biólogos evolutivos, aunque existen pocas evidencias empíricas que la apoyen. (Bell, 1982.)

Pero no todo es felicidad. El sexo, como señalamos anteriormente, presenta serias desventajas, cuando menos desde un punto de vista teórico:

a. Se gastan recursos en actividades y estructuras que directamente no se traducen en hijos (en las plantas: flores, néctar, polen).

b. Se gasta en producir machos que directamente no van a producir hijas. Si un mutante solo produjera hijas asexuales dejaría el doble de descendientes que el resto de la especie (y por lo tanto se seleccionaría a favor este mutante, esto es, cada vez sería más abundante el mutante). Al costo de producir machos, Maynard-Smith (1978) lo llama el "costo de la meiosis".

c. El sexo rompe combinaciones óptimas de genes, o cuando menos que funcionaban bien. Es decir, que el genotipo de los padres, que había funcionado razonablemente bien (por lo menos llegaron a la etapa reproductiva), se desintegra para

producir nuevas combinaciones de funcionamiento desconocido. Si el ambiente es poco cambiante, esto sería dañino, ya que se producirían hijos con combinaciones subóptimas de genes (Núñez-Farfán, 1991).

d. La reproducción sexual es menos eficiente. En organismos con sexos separados (dioicos) o con autoincompatibilidad (en hermafroditas), se necesita de un elemento del sexo opuesto (o de un genotipo compatible, en el caso de hermafroditas

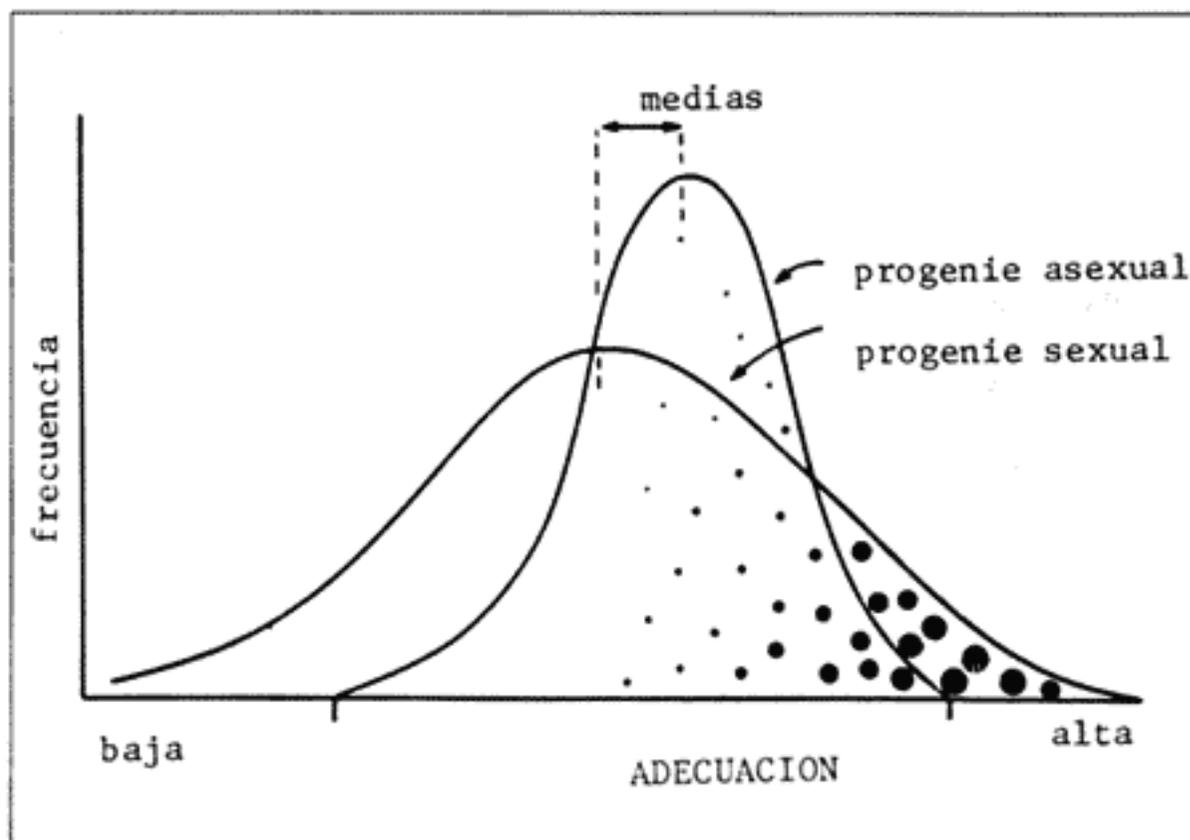


Figura 3. Hipótesis de la evolución del sexo por ventajas en ambientes temporalmente heterogéneos, o modelo de "lotería". (Williams, 1975.) En especies sexuales, aunque posiblemente la media de la adecuación de su progenie sea menor que en las asexuales (por la llamada "carga recombinacional", generada porque en la reproducción sexual se producen homocigos para genes deletéreas y se rompen combinaciones óptimas), su varianza también es mayor y se pueden producir algunos individuos con adecuación notablemente alta, aunque el ambiente sea impredecible. En otras palabras, mientras que en especies asexuales toda una clona tiene un solo boleto de la lotería, en las especies sexuales cada hijo tiene un número distinto y alguno puede "pegarle al gordo" en la próxima generación.

autoincompatibles) para reproducirse. En condiciones de baja densidad de población, o de falta de polinizadores, esto ocasionaría bajas fecundidades (Dominguez, 1990).

¿Qué podemos concluir? Las hipótesis sobre el sexo son claras, pero nadie ha demostrado concluyentemente como ha evolucionado, especialmente en las plantas. Por otra parte, la mayoría de estas hipótesis no son mutuamente excluyentes, y seguramente todas juegan, en menor o mayor grado, un papel en la evolución del sexo (Bell, 1982.) Hace falta gran cantidad de trabajo empírico teniendo esto en mente, que compare la ecología y la biología reproductiva de las plantas, con el fin de obtener una base de datos lo suficientemente robusta para poder explorar estas hipótesis. Asimismo faltan estudios intensos de reconstrucción filogenética para poder decidir las comparaciones correctas. Así, el estudio de la biología reproductiva en las plantas es, por un lado, decepcionante, al no poder responder todavía a la pregunta central de cómo ha evolucionado el sexo pero, al mismo tiempo, es profundamente excitante al permitir hacer gran cantidad de trabajo de campo y experimental, con el cual documentar los patrones y poder sugerir y explorar hipótesis. La pregunta sobre para qué sirve el sexo sigue abierta.

Con esto en mente, pasemos a discutir los patrones específicos de sexualidad en las plantas con flores, que esperamos sirvan de cimiento para la futura realización de más trabajo evolutivo al respecto.

La vida sexual de las plantas

Las plantas presentan una complejidad de sistemas y combinaciones reproductivas que ni remotamente presentan los animales (tablas 1 y 2). Un punto fascinante, que por falta de espacio no podemos abordar, es la comparación entre los sistemas reproductivos de las plantas con los de los animales. Aparentemente la mayor complejidad en la biología reproductiva de las plantas se debe a su falta de movilidad, por lo que han evolucionado esta diversificación.

La reproducción asexual en las plantas con flores (tabla 1) presenta una gran diversidad (estolones, bulbos, propágulos, etc.), que no son excluyentes de otros tipos de reproducción. La principal ventaja evolutiva de la reproducción asexual es el costo relativamente bajo por hijo, dado

que no se necesita invertir en estructuras y procesos accesorios (producción de néctar, polen, flores, etc.).

Se ha encontrado que la propagación asexual puede ser muy común en plantas de ecosistemas extremos, pero predecibles, como lo son estepas, sabanas, marismas salobres, acantilados y praderas alpinas, y llegan a representar entre el 45 y 80% del total de las especies. (Richards, 1986.) Ahora bien, no es una forma muy frecuente en plantas anuales ni bianuales, pero sí lo es en herbáceas perennes, arbustos, enredaderas y bejucos. Muy pocos árboles la presentan, como es el caso de los géneros *Populus*, *Ulmus* y *Prunus*, mientras que en las plantas acuáticas es la forma más extendida, por ejemplo el lirio acuático (*Eichhornia crassipes*, Pontederiaceae) es un caso impresionante.

Usualmente este tipo de reproducción tiene una capacidad de dispersión muy limitada, lo que podría ser una desventaja muy importante. Sin embargo, la posibilidad de propagación asexual puede resultar muy ventajosa, porque permite unir los beneficios que ofrece el no reproducirse sexualmente, como el de mantener "congelados" ciertos genotipos eficientes y ser poco costosa, con los de la reproducción sexual. Además generalmente re-

sulta muy fácil cambiar de asexual a sexual, según el estado fisiológico y ecológico de la planta (tabla 1).

La apomixia es la producción de semillas de genotipo idéntico al de la planta madre (o sea, producción de semillas sin meiosis), y presenta una serie de características intermedias entre la propagación asexual y la reproducción sexual (tabla 1). Generalmente tiene una buena dispersión, su costo es relativamente bajo y no produce individuos con baja adecuación resultado de autopolinización (por la expresión de alelos recesivos nocivos, ver más adelante y Eguiarte y Piñero, 1990), pero no produce nuevos genotipos.

La automixis es similar a la apomixis, pero involucra una pseudofecundación del cigoto con otra célula haploide de la misma planta madre. Así, los resultados de la automixis son idénticos a la autopolinización estricta (tabla 1). En un plazo relativamente corto, se producen puros individuos homocigos idénticos. Comparada con la autopolinización, presenta la desventaja que es muy difícil de cambiar a otro sistema reproductivo.

La apomixis, junto con la automixis (en la práctica puede ser difícil separarlas), parecen ser relativamente comunes, ya que se presentan en alrededor del 10%

Tabla 1. Principales modos de reproducción de las plantas superiores.

Modo	Disper	¿Modificable?	Rec.Gen	¿Homo.?	Costo Relativo	Nuevos Gen.
Propagación asexual	Poca	Sí	No	No	1	No
Apomixis	Sí	No	No	No	2	No
Automixis	Sí	No	Sí	Sí	3	Sí (limitado)
Auto-polinización	Sí	Sí	Sí	Sí	4	Sí (limitado)
Polinización cruzada	Sí	Sí	Sí	No	5	Sí
Disper.: Se refiere a si este modo de reproducción se encuentra asociado o no a mecanismos de dispersión.						
Modificable: Se refiere a qué tan factible es que se cambie de este modo a otro modo de reproducción.						
Rec. Gen: Recombinación Genética, se refiere a si la presentan o no.						
Homo: Se refiere a si se producen o no individuos homocigos en mayores frecuencias que las esperadas por apareamientos al azar.						
Costo Relativo: El costo relativo de producir un hijo, del menos caro (1) al más caro(5).						
Nuevos Gen: Se refiere a si se producen o no nuevos genotipos.						

de las plantas (Richards, 1986). Se ha reportado en 34 familias de plantas con flores, pero la mayoría de los taxa que la presentan (75%) se encuentran en tres de ellas: Compositae, Gramineae y Rosaceae (Richards, 1986). El principal problema para el estudio de esta forma de reproducción radica en que no es obvia, y muchas veces la presentan plantas con flores aparentemente funcionales, como algunas especies de diente de león (*Taraxacum* spp).

Las principales ventajas ecológicas y evolutivas de la apomixis - automixis, es que se asegura la reproducción aun en condiciones desfavorables para la polinización o en ausencia de polinizadores (tabla 1); mientras que puede conservar algunas de las ventajas de la reproducción sexual, como por ejemplo la dispersión, la reparación del material genético y las ventajas enunciadas en la hipótesis del "huevo limpio"; además se evitan los gastos de producir machos (o costo de la meiosis). Entre las principales desventajas destacan por una parte, el que es muy difícil regresar a la reproducción sexual una vez que se ha perdido, y por la otra, que en la automixis se producen, cuando menos en las primeras etapas, muchos homocigos que pueden presentar una menor adecuación.

Los sistemas reproductivos más interesantes desde nuestro punto de vista son el par autopolinización/polinización cruzada (tabla 1). Los datos de la literatura sugieren que es relativamente fácil cambiar de uno a otro sistema reproductivo, y así no perder la plasticidad como en el caso de la apomixis y la automixis.

Dentro de la polinización cruzada existen gran cantidad de diferentes sistemas reproductivos (tabla 2), y todo un gradiente continuo entre la autopolinización obligada y la polinización cruzada obligada.

Los alelos de autoincompatibilidad son aquellos que de darse iguales en dos individuos, les impiden polinizarse mutuamente (Hedrick, 1983). Así se evita la autopolinización (tabla 2), pero también generan patrones de flujo génico particulares (solo entre individuos que no presentan los mismos alelos). Los sistemas de autoincompatibilidad parecen ser muy comunes. Por ejemplo trabajando en la selva seca de Chamela (Jalisco), Bullock (1985) encontró que 76% de 33 especies, eran autoincompatibles. Generalmente se reconocen dos tipos de autoincompatibilidades: la esporofítica y la gametofítica.

Tabla 2. Distintos sistemas reproductivos de polinización cruzada. Datos de porcentajes de especies tomados de Richards (1986).

Sistema	t*	¿Modificable?	¿Por selección sexual?	¿Evitar Autopol.?	% Especies
Incompatibilidad	1	sí	no	sí	50%
Heterostilia	1	sí	no	sí	
Dicogamia	<1	sí	no	sí	
Herkogamia	<1	sí	no	sí	
Monoicismo	<1	sí	sí	sí	5%
Diocismo	1	no	sí	sí	4%
Andromonoicismo**	<1	sí	sí	sí	1.7%
Ginomonoicismo***	<1	sí	sí	sí	2.8%
Otras combinaciones****					14.5%

*t: Es la tasa de polinización cruzada (ver texto). Si es de uno significa que la población presenta exclusivamente polinización cruzada; si es menor de 1, quiere decir que existe cierto grado de autopolinización; si es de 0 es que solo existe autopolinización.

¿Modificable?: Se refiere a qué tan factible es que este sistema reproductivo cambie a otro.

¿Sel. sexual?: Se refiere a si se podría evolucionar a este sistema por selección sexual (ver texto).

¿Evitar Autopol.?: Se refiere si un sistema dado podría evolucionar para disminuir las probabilidades de autopolinización

% Especies: Porcentajes estimado de las plantas con flores que presentan un sistema dado.

** Andromonoicismo se refiere a especies que en el mismo individuo presentan flores perfectas (hermafroditas) y flores masculinas.

*** Ginomonoicismo se refiere a especies que presentan en un mismo individuo flores perfectas (hermafroditas), y flores femeninas.

**** Otras combinaciones incluyen especies androdioicas, con plantas masculinas y plantas hermafroditas y especies ginodioicas, con plantas hembra y hermafroditas y otros tipos menos comunes.

La esporofítica está determinada por el genotipo de los padres, mientras que la gametofítica está determinada directamente por el genotipo de los gametos. La más común es la esporofítica y se ha estimado que se presenta en cerca de la mitad de las angiospermas (Richards, 1986). Por otra parte Bawa (1979) encontró que el 88% de 25 especies de árboles neotropicales presentaban incompatibilidad gametofítica. Aparentemente, estos sistemas de autoincompatibilidad han evolucionado para evitar la endogamia y sus efectos nocivos (Charlesworth y Charlesworth, 1987). Estos sistemas pueden presentar gran cantidad de distintos alelos, ya que cada nuevo mutante que surja tiene una ventaja sobre los demás, al poder fecundar a cualquier otro individuo (ya que nadie va a ser incompatible con él). Así por ejem-

plo Emerson (1939), encontró en *Oenothera organensis*, 34 alelos distintos en sólo 134 individuos.

La heterostilia es una versión interesante de incompatibilidad esporofítica (tabla 2), ligada a distintas morfologías florales. Generalmente se pueden distinguir sólo dos o tres morfos, codificados por uno o dos loci. El caso de dos morfos se denomina distilia (codificada generalmente por un solo loci) y el de tres tristilia (dos loci). En el caso de la distilia, uno de los morfos se llama (siguiendo a Darwin, 1876) *pin*, que presenta estilo largo y estambres cortos y otro morfo es el *thrum*, que presenta un estilo corto y los estambre largos. Ganders (1979) reporta 155 géneros que presentan heterostilia, distribuidos en 24 familias, especialmente en las rubiáceas (tabla 3). Los estudios de estructura genética en la rubiácea *Psychotria faxlu-*

cens (Pérez-Nasser, 1990) y de la fenología y biología reproductiva de *Erythroxyton havanense* (Dominguez, 1990; Ávila 1991) documentan aspectos de la evolución de este sistema reproductivo.

La heterostilia parece haber evolucionado a partir de plantas autoincompatibles homomórficas, aparentemente para hacer más eficiente la transferencia de polen entre los dos genotipos mutuamente compatibles. Por lo tanto se debe de esperar principalmente en sistemas especializados de polinización, como por abejas sociales, polillas esfingidas y aves. Por ejemplo en *Primula floribunda* Richards (1986) documenta que el grado de heterostilia está inversamente correlacionado con la altitud en los Himalayas, debido a que a mayor altitud existen menos polinizadores y las plantas recurren a polinizadores no especializados y a la autofertilización.

La mayor parte las especies heterostilicas presentan proporciones iguales de los dos morfos (Pérez-Nasser, 1990) lo cual puede ser una consecuencia de la segregación mendeliana de los genes que la determinan. Sin embargo, Charnov (1984) ha sugerido que en realidad estas proporciones corresponden a la estrategia evolutivamente estable (más adelante explicaremos esto).

Una consecuencia interesante de la heterostilia es que genera apareamientos preferenciales ("assortative matings"), dado que la mitad de los individuos sólo puede aparearse con la otra mitad, esto puede llegar a generar un exceso de heterocigos en la población (Hedrick, 1983).

Por otra parte se ha sugerido que en algunos casos, uno de los morfos (generalmente el que presente estambres largos y estilo corto, o sea el *thrum*), es más eficiente como donador de polen y el otro (usualmente el que presenta el estilo largo y los estambres cortos, o sea el *pin*), es más eficiente como madre, por lo que tal vez se están observado las primeras etapas de la evolución al diocismo (Wyatt, 1983; Charlesworth, 1985).

La dicogamia es la separación temporal de las funciones masculinas y femeninas en una misma flor y, por sí misma, puede generar, en alguna proporción, fecundación cruzada (Eguiarte, 1990). Así existen especies protándricas, en las cuales primero se ofrece el polen y luego los estigmas, ése es el caso de la agavacea *Manfreda brachystachya*. (Eguiarte y Búrquez, 1987.) Mientras que en las especies protoginicas, el proceso es al re-

Tabla 3. Familias y número de géneros que presentan heterostilia. Las familias que presentan casos de tristilia se indican con una *tr*, en las otras familias sólo se presenta distilia (datos de Ganders, 1979).

Familia	¿Tristilia?	Número de géneros
Acanthaceae		1
Boraginaceae		9
Clusiaceae		4
Connaraceae	tr	8
Erythroxyloaceae		1
Fabaceae		1
Gentianaceae		1
Iridaceae	l	
Linaceae	tr	2
Loganiaceae		2
Lytraceae	tr	5
Menyanthaceae		4
Oleaceae		3
Olacaceae		1
Oxalidaceae	tr	5
Plumbaginaceae		9
Polygonaceae		1
Ponteridaceae	tr	2
Primulaceae		4
Rubiaceae		94
Santalaceae		1
Saxifragaceae		1
Sterculiaceae		2
Turneraceae		5

vés, primero los estigmas y posteriormente el polen. Sin embargo, si no todas las flores de una planta funcionan sincrónicamente con estas fases, puede haber geitonogamia, que es autofertilización con polen de la misma planta, aunque de otra flor. Schoen (1982b) demostró que en *Gilia achilleifolia*, el grado de dicogamia correlaciona bien con la tasa de polinización cruzada: entre mayor grado de dicogamia, menor autopolinización (ver más adelante la definición de la tasa de polinización cruzada).

La herkogamia se refiere a la separación espacial entre las funciones masculinas y femeninas en una flor perfecta. Se puede esperar que el grado de autofertilización disminuya mientras mayor sea la

distancia entre la parte femenina y la masculina. Esto ha sido documentado en algunas especies, como en *Ipomoea purpurea* y *Turnera ulmifolia*. (Ennos, 1981; Barret y Shore, 1987.) Consideramos que la herkogamia solo puede ser explicada como un mecanismo para tratar de disminuir la autofertilización.

Asimismo existen plantas con flores masculinas y femeninas de manera separada, dentro del mismo individuo, llamadas plantas monoicas, como la palma *Astrocaryum mexicanum* (Búrquez et al. 1987, Eguiarte, 1990) o con individuos masculinos y femeninos, llamadas plantas dioicas, como la papaya (*Carica papaya*).

El diocismo claramente evita la autofertilización, pero existen hipótesis de que podría evolucionar por medio de otros mecanismos, como la selección sexual, que revisaremos más adelante. El diocismo es más común en plantas que son polinizadas por el viento y por insectos pequeños y generalistas, y en plantas a las que dispersan los vertebrados (tabla 4). La dispersión por vertebrados involucra la producción de frutos más caros, y posiblemente este incremento en los costos de producción determine la evolución del diocismo (esto se verá con cuidado más adelante, en la teoría de la asignación sexual). Por último, otro patrón que es interesante comentar, es el de que el diocismo es más común en árboles y arbustos que en hierbas y que en bosques tropicales, ambas características también están asociadas con producción de semillas más grandes en esas formas de vida y comunidades (Bawa, 1980). Existe otra hipótesis para explicar el diocismo que se centra en que la separación del nicho entre ambos sexos, provoca un buen mecanismo para reducir la competencia intraespecífica (Richards 1986).

Aparte de estas formas básicas de sexualidad existen otras más complejas (por ejemplo individuos con flores perfectas e individuos sólo con flores masculinas, tabla 2), lo mismo que no hay que olvidar las posibilidades de cambio de sexo, ya sea como función del tamaño o de la edad.

¿Qué tanto es tantito? o cómo estudiar la autofecundación

Para definir el grado de autopolinización/fecundación cruzada que presenta una población, se ha propuesto la tasa de fecundación cruzada (*t*, en inglés "outcross-

sing rate"). Esta tasa toma valores de cero, si toda la progenie de una población es producto de autofertilización; cambia a uno, si toda la progenie es resultado de polinización cruzada. Existen varios algoritmos para calcular esta tasa de fecundación cruzada (ver Coello y Escalante, 1989, Eguiarte, 1990). La manera más sencilla de estimarla es si se tiene una planta homociga para un alelo recesivo (aa); a continuación se cuentan sus hijos heterocigos (Aa). De esta manera, la tasa de polinización cruzada t sería:

$$t = \frac{\text{Proporción de hijos heterocigos Aa}}{\text{Frecuencia de alelo A (no presente en la madre) en la población}}$$

Por ejemplo, si la planta madre con genotipo aa tiene 15 hijos en total: 10 hijos aa (producto de autofertilización y fertilización con polen con el alelo a de otros individuos) y 5 hijos Aa (producidos necesariamente por polinización cruzada con polen portador del alelo A), y si la frecuencia alélica del alelo A, en la población es de 0.5 (para una breve discusión sobre frecuencias alélicas, ver Eguiarte, 1986), entonces:

$$t = \frac{5/15}{0.5} = \frac{0.333}{0.5} = 0.666$$

o sea que la probabilidad de que un hijo sea producido, por polinización cruzada, es de dos tercios en esa población. Claramente estos cálculos se pueden complicar (y mejorar) si se consideran más plantas, se usan los datos de los individuos homocigos, y se utilizan más loci. Los lectores interesados están invitados a consultar los trabajos de Coello y Escalante (1989), Eguiarte (1990) y Pérez-Nasser (1990).

Analicemos algunos patrones de distribución de la tasa de polinización cruzada. En primer lugar, como sugiere la figura 4, la distribución de la t en distintas especies de plantas es bimodal (ver también Eguiarte, 1990); la mayor parte de las especies se autopolinizan (t de alrededor de 0), o se polinizan cruzadamente (t de al-

rededor de 1). Posiblemente esto sea un artefacto, causado por un muestreo no aleatorio de las especies: actualmente se tienen datos, principalmente para pastos, que demuestran que muchos de ellos solamente se autopolinizan, o de coníferas,

donde podemos observar que todas cuentan con tasas de polinización cruzada muy alta. Datos de otra especie, básicamente árboles que no sean coníferas, ayudarán entender este patrón y su posible relevancia.

Tabla 4. Algunas características notables de la distribución de las especies dioicas (modificada de Bawa, 1980):

Forma de vida de especies dioicas (% del total)			
Forma de vida	Carolina del Norte Estados Unidos	California Estados Unidos	Barro Colorado Panamá
Árboles	12	20-33	21
Arbustos	14	0-23	11
Bejucos	16	—	11
Hierbas	1	4-9	2
Incidencia de especies dioicas en distintas floras			
Flora	Porcentaje especies dioicas		
Islas Británicas	3.1%		
Carolina del Norte, E.U.	3.5%		
Chamela, México	12.3%		
Barro Colorado, Panamá	9%		
Ecuador	3%		
Asociación de especies dioicas con polinizadores			
Grupo de plantas	Polinizadas por insectos	Polinizadas por vertebrados	
Bosque tropical húmedo	alta	baja	
Bosque tropical seco	alta	baja	
Fuchsia spp.	92%	0%	
Loranthaceae	100%	0%	
Simaroubaceae	100%	0%	
Asociación de especies dioicas con el modo de dispersión			
Grupo de plantas	Interiores de animales	Otros	
Angiospermas	27	7	
Gimnospermas	90	5	

Un punto realmente interesante es que la mayor parte de los árboles y plantas perennes de vida larga, presentan polinización cruzada, mientras que muchas plantas anuales presentan principalmente autofecundación (Eguiarte, 1990). Las causas de este patrón permanecen sin ser explicadas, aunque posiblemente tengan relación con la selección sexual (ver más adelante) y/o con la llamada "depresión por endogamia" (ver Eguiarte y Piñero, 1990; Eguiarte, 1990 y Nuñez-Farfán, 1991): en árboles de vida larga se acumulan mutaciones que, en el caso de que éstos se autopolinicen, se van a manifestar y causarán que la progenie tenga adecuaciones muy bajas. En las plantas anuales estas mutaciones no se acumulan, ya que cada año, al reproducirse, se eliminan. Por ello esta idea se podría explorar realizando cruces cuidadosas y comparando especies relacionadas con ciclos de vida contrastantes (como es el caso de muchas especies de compuestas, en las que se

pueden encontrar tanto plantas anuales como árboles, dentro de un mismo género).

Otro patrón que merece discutirse es el que se ha observado en especies con tasa de polinización intermedia, en las que la t puede ser muy variable. Un ejemplo de ello es el trabajo con *Phaseolus coccineus* por Coello y Escalante (1989) y Vargas (com. pers.). Esta variabilidad es razonable si se piensa que estas especies no presentan ni flores cerradas (cleistogamia), ni alelos de autoincompatibilidad ni son dioicas, y entonces la t depende de las condiciones del sitio, del clima ese año, de la posición de la planta, de lo que hacen las otras plantas y del comportamiento de toda la comunidad de polinizadores. Existe algún tipo de relación muy interesante entre polimorfismos en los colores de las flores y la t , relacionadas a su vez con las visitas preferenciales de los polinizadores que se han observado en varias especies; uno de los

mejores ejemplos es el presentado por *Ipomoea purpurea* en el sureste de los Estados Unidos (Clegg y Epperson, 1988). Otro ejemplo interesante es el sugerido por Martínez del Río y Búrquez (1986) en *Mirabilis jalapa*: en la noches más templadas las plantas son polinizadas por polillas de la familia Sphingidae, pero en las noches frías y lluviosas, como las polillas no están activas, las flores se autopolinizan a la mañana siguiente.

Por último consideramos relevante señalar que la t es uno de los parámetros más importantes en la determinación de la estructura genética de las poblaciones y su microevolución, como lo demuestran las simulaciones de computadora realizadas por Eguiarte y Valdés (ver Apéndice II, Eguiarte, 1990).

La depresión por endogamia

Tradicionalmente los botánicos hemos interpretado la gran diversidad existente en los sistemas reproductivos de las plantas en términos de la "Ley de Darwin-Knight" (Darwin, 1876): La naturaleza aborrece la autofertilización. En otras palabras, según este punto de vista, los sistemas reproductivos en las plantas, han evolucionado para resolver un problema común, el de evitar dicha autofertilización. Estas ideas surgen de la observación de que muchos organismos (no sólo plantas), cuando se autofertilizan o se cruzan entre parientes, muestran una menor adecuación. Esta menor adecuación en la progenie consanguínea se ha llamado depresión por endogamia (para una revisión del tema ver Eguiarte y Piñero, 1990.) Por ejemplo, Darwin estudio 57 especies de plantas y demostró depresión endogámica en la mayoría (Darwin, 1876). Asimismo encontró evidencias de que los efectos de la endogamia eran menores en las plantas que rutinariamente presentan autofecundación. Revisiones recientes, como la de Charlesworth y Charlesworth, (1987, ver también figura 6 en Eguiarte y Piñero, 1990), indican que efectivamente la depresión endogámica es un fenómeno generalizado en las plantas, pero al mismo tiempo demuestran la necesidad de realizar más estudios que documenten claramente los patrones, causas y consecuencias de este fenómeno. Por ejemplo, Nuñez-Farfán (1991), encontró un caso opuesto en *Datura stramonium*, una planta con muy bajos niveles de variación ge-

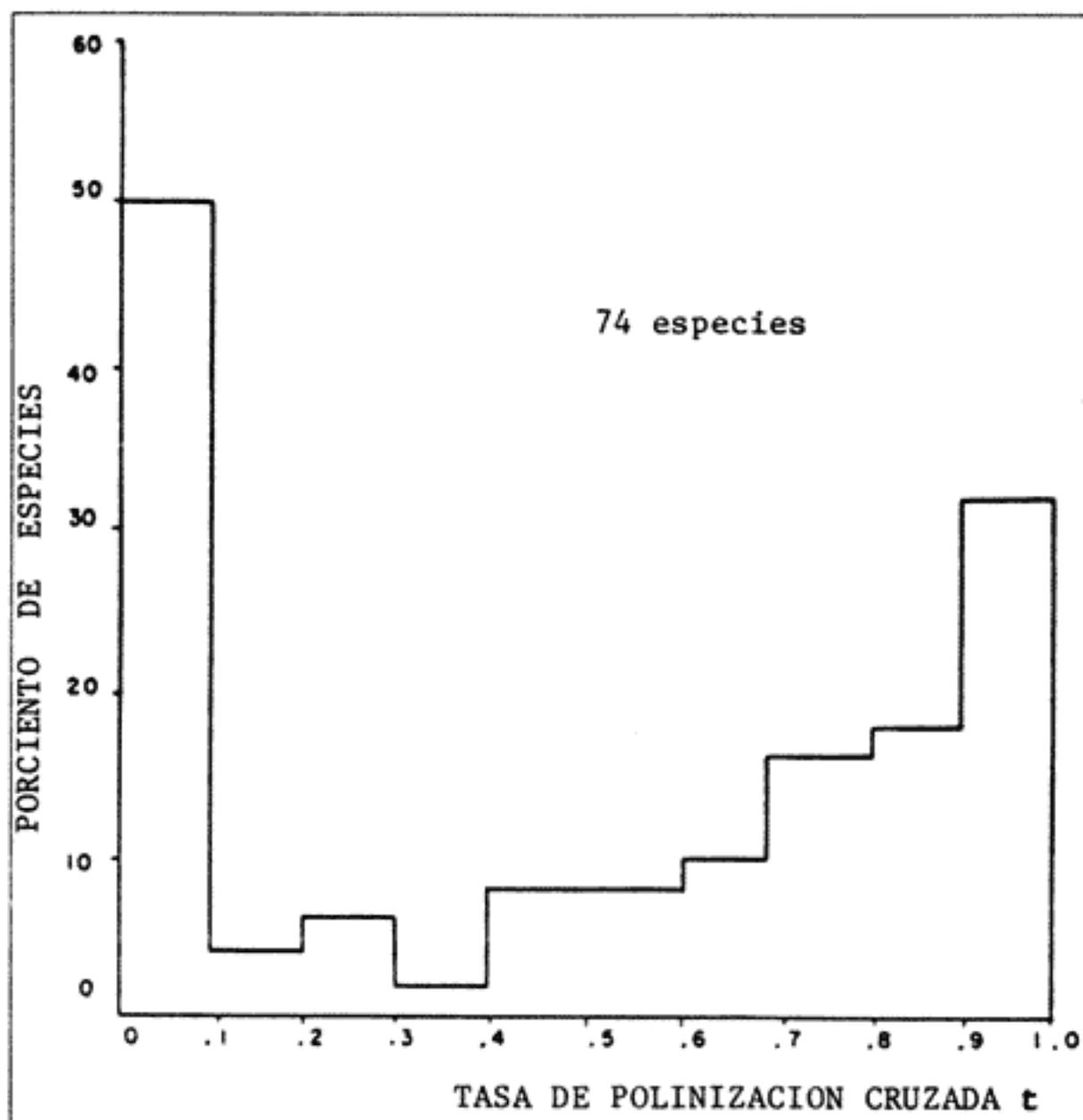


Figura 4. Distribución de la tasa promedio de polinización cruzada t para 74 especies de plantas (datos recopilados por Eguiarte, 1990). Esta tasa toma valores de cero, si toda la progenie de una población es producto de la autofertilización, a uno, si toda la progenie es resultado de polinización cruzada.

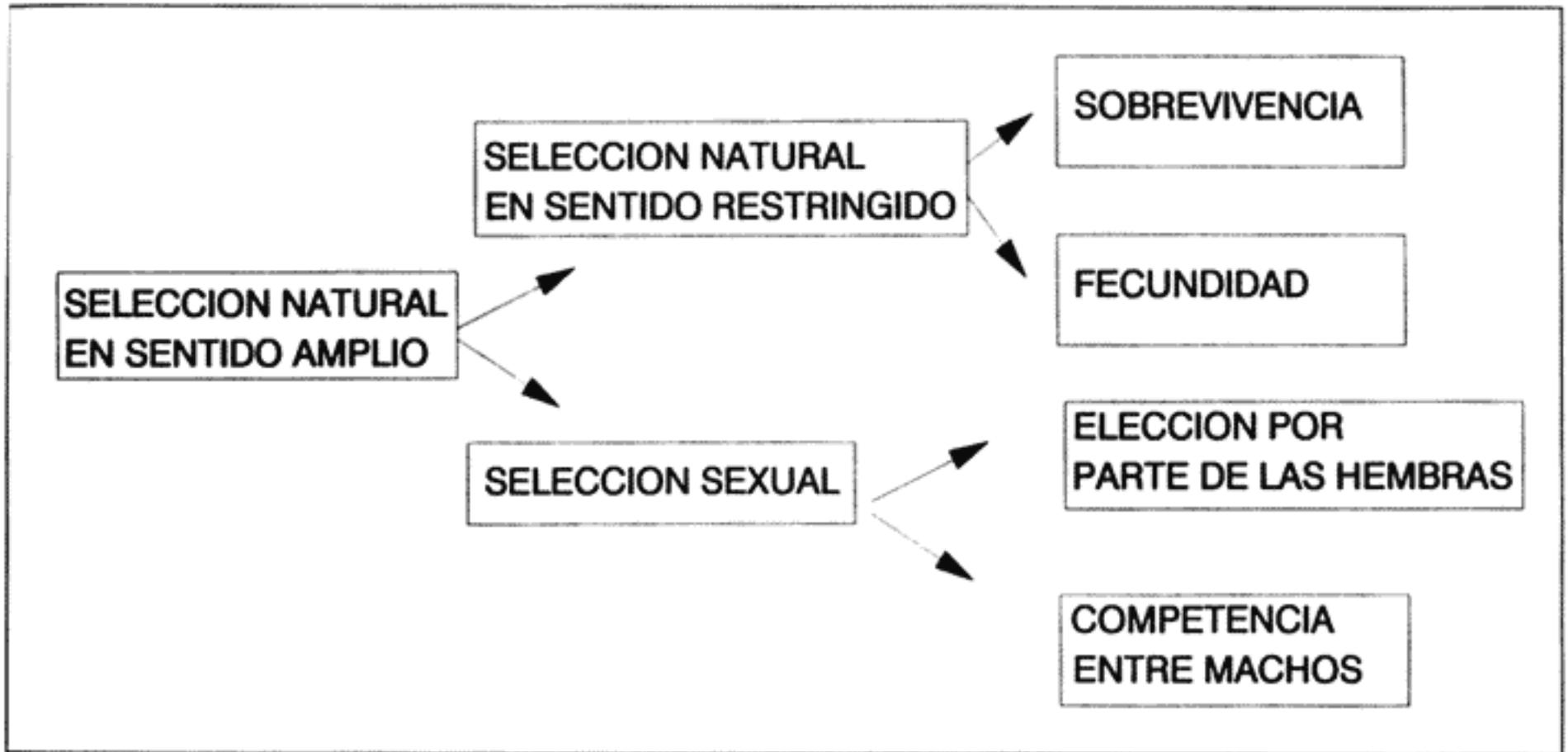


Figura 5. Los componentes de la selección natural (modificada de Endler, 1986).

nética; los individuos producto de autopolinizaciones presentan la misma adecuación, o ligeramente mayor, que los producidos por polinizaciones cruzadas. Las preguntas más importantes que se nos ocurren entonces son: qué tan común es esta depresión endogámica inversa en plantas y a qué se debe.

En términos generales la depresión endogámica tiene dos posibles causas. Una es la de la "carga" genética, representada por los alelos recesivos letales o deletéreos, que bajan la adecuación en forma homociga. Si se realizan cruces entre parientes, las probabilidades de obtener hijos homocigos para estos genes se incrementan, produciendo progenie con baja adecuación. La otra posible causa es la de la heterosis, según la cual los individuos heterocigos tiene dos versiones de los genes y, por lo tanto, tienen un funcionamiento óptimo en diversas condiciones, mientras que los individuos homocigos sólo tienen una versión y funcionan subóptimamente. El mecanismo genético es el llamado de sobredominancia por Dobzhansky, resultado de un efecto no aditivo de los alelos en un locus dado (ver Eguiarte, 1990 y Nuñez-Farfán, 1991 para revisiones del tema). Aunque existen algunas evidencias en favor de la hipótesis de la heterosis, los datos en general tienden a señalar que la causa más importante de la depresión endogámica es la carga genética (Eguiarte, 1990; Nuñez-Farfán, 1991).

La selección sexual

Esta teoría originalmente fue propuesta por Darwin (1859, 1871), con el fin de tratar de explicar una serie de caracteres, que presentan especialmente los machos de algunas especies y que no aumentan la adaptación de sus portadores al medio. Ejemplos de esto son los plumajes muy coloridos y a veces desproporcionadamente grandes de algunas aves (colibríes y quetzales), los cuernos muy grandes, el tamaño del cuerpo muy grande, etc., que en algunos casos reducen la adaptación del organismo al medio. Darwin sugirió que estos caracteres aumentaban el número de apareamientos exitosos, por lo que los organismos que los presentaban procreaban hijos en mayor número y "calidad" y, consecuentemente, estos caracteres se seleccionaban a favor.

En la figura 5 ilustramos los distintos componentes de la selección natural, la que, en sentido amplio, tendría dos formas: por un lado, la selección natural que, desde un punto de vista restringido, está relacionada con caracteres que aumentan la adaptación al medio, ya sea incrementando la sobrevivencia o la fecundidad (esta última se puede medir por el número de hijos). Por otro lado está la selección sexual, que aumenta el número y la calidad de los apareamientos, y puede favorecer caracteres que no necesariamente aumentan la adaptación al medio. La

selección sexual a su vez se puede descomponer en dos formas: la competencia intrasexual, que generalmente toma la forma de competencia entre machos por la posesión de las hembras, y la selección intersexual, que usualmente está dada por hembras que eligen algunos machos con los cuales se van a aparear.

Desde hace realmente poco tiempo, se ha comenzado a comprender la relevancia de que la mayoría de las plantas puedan reproducirse tanto como hembras o como machos, y que la selección puede operar en relación a optimizar estas dos funciones. En concreto, en el caso de la función masculina, las ganancias para un individuo eficiente pueden ser extraordinariamente grandes, por ejemplo, un solo individuo puede polinizar al resto de la población, mientras que todos los demás sólo dejarían una fracción de descendientes, limitada a los que pudieran producir vía óvulos.

En la tabla 5 presentamos algunos de los caracteres que llegan a jugar un papel importante en la selección sexual. Así por ejemplo, la competencia entre machos puede afectar los tiempos de floración; tal es el caso de muchas de las plantas dioicas en las que los machos comienzan a florecer antes que las hembras (la palma tropical *Chamedorea tepejilote*, o en el árbol tropical *Cecropia obtusifolia*) para de esta manera asegurarse de polinizar los primeros óvulos que produzcan las hem-

bras, los que generalmente son también los más vigorosos y que posiblemente van a dar origen a las semillas más grandes. El número de flores producido también puede evolucionar por selección sexual. A mayor número de flores, se produce más polen y se atraen más polinizadores (ver Martínez del Río y Eguiarte 1987, y Eguiarte y Búrquez, 1987, 1988 para ejemplos de esta relación en plantas polinizadas por murciélagos y aves percheras). Sin embargo, estas ventajas tienen un límite, ya que si se producen demasiadas flores los polinizadores permanecerán en una sola planta y no realizarán fecundaciones cruzadas. Sutherland (1987) ha documentado que en una especie de maguey (*Agave mckelveyana*), este exceso de flores tiene una función primordialmente masculina, funcionando exclusivamente como donadoras de polen también. Las recompensas (polen y/o néctar) y los anuncios (colores, formas y olores) están obviamente relacionados con el número de flores. En el mezquite (*Prosopis glandulosa*) López-Portillo *et al.* (en prensa), documentan un dimorfismo en la población: la mitad de los individuos producen néctar y la otra mitad no; esto afecta definitivamente los patrones de visita de los polinizadores, ya que los individuos con néctar reciben más del doble de visitas que los individuos sin néctar. Así, por pura selección sexual del tipo de competencia entre machos, se pueden ir seleccionando patrones de floración y de producción de anuncios y recompensas.

Algunos autores consideran que después de la polinización se produce una feroz competencia entre machos, en cuanto a los distintos granos de polen depositados en un estigma, para ver cuáles de estos fecundan a los óvulos (Ávila, 1991.) Sin embargo, una visión alternativa de este fenómeno es considerar que, aunque es evolutivamente importante, no es realmente selección sexual, ya que en muchos casos las características relevantes para esta competencia no están dictadas por el genotipo de los padres, sino por el genotipo de los mismos granos de polen. En otras palabras, sólo sería selección sexual cuando compitan los padres entre sí y no sus gametos o hijos (Ávila, 1991).

La otra parte de la selección sexual corresponde a la elección llevada a cabo por las hembras. Las hembras deben ser cuidadosas al elegir al padre de sus futuros hijos, ya que si eligen "mal", sus hijos posiblemente heredarán las malas cua-

Tabla 5. Algunos caracteres afectados por la selección sexual en plantas (ver texto para más explicaciones y definiciones).

Competencia entre machos	
Fenología	Floración sincrónica de todos los machos. En especies dioicas. Éstos florecen antes que las hembras.
Número de flores	Entre más flores, se atraen más visitantes.
Recompensas	Entre más recompensas se ofrezcan (polen y/o néctar) se atraen más polinizadores.
Anuncios	Entre más se anuncien las flores (con colores, olores, formas, etc.) pueden atraer más polinizadores.
Competencia entre granos de polen (post-polinización)	Los granos de polen que germinen primero y que produzcan el tubo polínico más rápido, fecundan más óvulos.
Elección por las hembras	
Polinización selectiva	Modificando la morfología o el momento de exposición de los estigmas se puede seleccionar a ciertos machos.
Fertilización selectiva	Se podría llevar a cabo por medio de mecanismos similares a la incompatibilidad.
Aborción selectiva de óvulos, semillas, frutos (post-polinización)	Abortando a ciertos óvulos, semillas y/o frutos, se pueden seleccionar indirectamente a los mejores padres. Este fenómeno se puede confundir con los de conflictos familiares (ver texto).

lidades del padre y, por lo tanto, tendrán baja adecuación y dejarán menos copias de sus genes en la población. Las madres pueden modificar su elección, exponiendo sus flores o sus estigmas sólo a cierta hora del día a visitantes con ciertas morfologías o con ciertos tipos de polen. Alternativamente, las plantas podrían permitir la llegada de muchos granos de polen a sus estigmas, pero seleccionar, activa o pasivamente, a aquéllos a los que les va a permitir fecundar sus óvulos, ya sea al polen que produzca más rápidamente el tubo polínico, o a los que presenten ciertas características (Ávila, 1991). También pueden realizar la selección abortando los frutos y semillas de baja calidad. Sin embargo, como estos dos últimos puntos son situaciones que se presentan en la postpolinización, podrían no ser considerados como selección sexual, a pesar del interés evolutivo que conllevan.

El trabajo de Ávila (1991), en relación a la selección sexual en el arbusto heterostilico tropical *Erythroxylum havanense*, ilustra los problemas metodológicos e interpretativos a los que se enfrenta un estudio que intente describir la selección sexual en las plantas. En él se documentan patrones no aleatorios de producción de frutos, y su relación con la futura adecuación de la progenie.

¿Cuánto gastar en el sexo?: La teoría de la asignación sexual

La teoría de la asignación sexual aplicada a plantas (Chamov, 1982), trata de explicar la evolución de la asignación de recursos de las plantas a la reproducción y, dentro de estas, cuánto corresponde a la función masculina o macho (polen y estructuras relacionadas) y cuánto a la femenina o hembra (óvulos, semillas, frutos, etc.).

Por ejemplo, en relación a la pregunta, ¿Cuándo le conviene a una planta ser hermafrodita y cuándo dioica?, cabe contestar que el primer paso debe ser el de obtener las curvas de la adecuación hembra (f) y macho (m) como función de la proporción de recursos asignada a cada una de las funciones. (Ver Eguiarte, 1986; Endler, 1986 o Futuyma, 1986, para definiciones de la adecuación, *fitness*; en este caso son adecuaciones relativas que van desde 0, si no dejan ningún descendiente, a 1 si producen el máximo posible de descendientes.) La asignación a la función masculina la llamaremos r y a la femenina 1-r (la suma de ambas debe de dar uno, que es el total de recursos invertidos en la reproducción). Por ejemplo, si la asignación a la función masculina es de 0.2 (= r), le corresponderá a la femenina una asignación de 0.8. En la figura 6.a esta asignación produce una adecuación para la función masculina (o macho) m = 0.2 y para la femenina (o hembra) f = 0.5; mientras que en la figura 6.b (que correspondería a otra especie) generaría en la función macho una adecuación m = 0.5 y en la femenina f = 0.95. A continuación (figuras 6.c y 6.d) se obtiene el llamado "conjunto de adecuación" de Levins (1968, *fitness set*), que se calcula tomando para cada punto de la asignación de las figuras 6.a y 6.b, los valores de las adecuaciones femeninas y masculinas que, a su vez, se grafican en una nueva figura (6.c y 6.d) en donde la adecuación macho va en el eje de las x's y la femenina en el eje de las y's; por ejemplo, los puntos calculados anteriormente se grafican en la figura 6.c como el punto denominado b (f= 0.5 y m= 0.2). A continuación se necesitará obtener la llamada "estrategia evolutivamente estable, "EEE" (Maynard-Smith, 1982), que consiste en una estrategia (en este caso la asignación a las funciones macho y hembra) que, si la adoptan la mayoría de los miembros de una población, no podrá ser invadida por un mutante, que en este caso serían individuos con otro patrón de asignación a las funciones reproductivas. Las figuras 6.c y 6.d. muestran una forma para encontrar gráficamente la EEE. La estrategia óptima será aquella en la que se maximicen ambas adecuaciones, la masculina y la femenina, que corresponde al punto donde las curvas se tocan con las rectas de optimización con pendiente negativa. (Charnov, 1982, 1984). La EEE, en términos generales, va a consistir en dioicismo,

en el caso de conjuntos de adecuación "convexos", como los mostrados en la figura 6.c, dado que la recta de pendiente negativa toca en dos puntos, uno que es

gastar todo a macho y nada a hembra y el otro el opuesto; y ser hermafroditas si son cóncavos, como el caso de la figura 6.d, dado que la línea de optimización so-

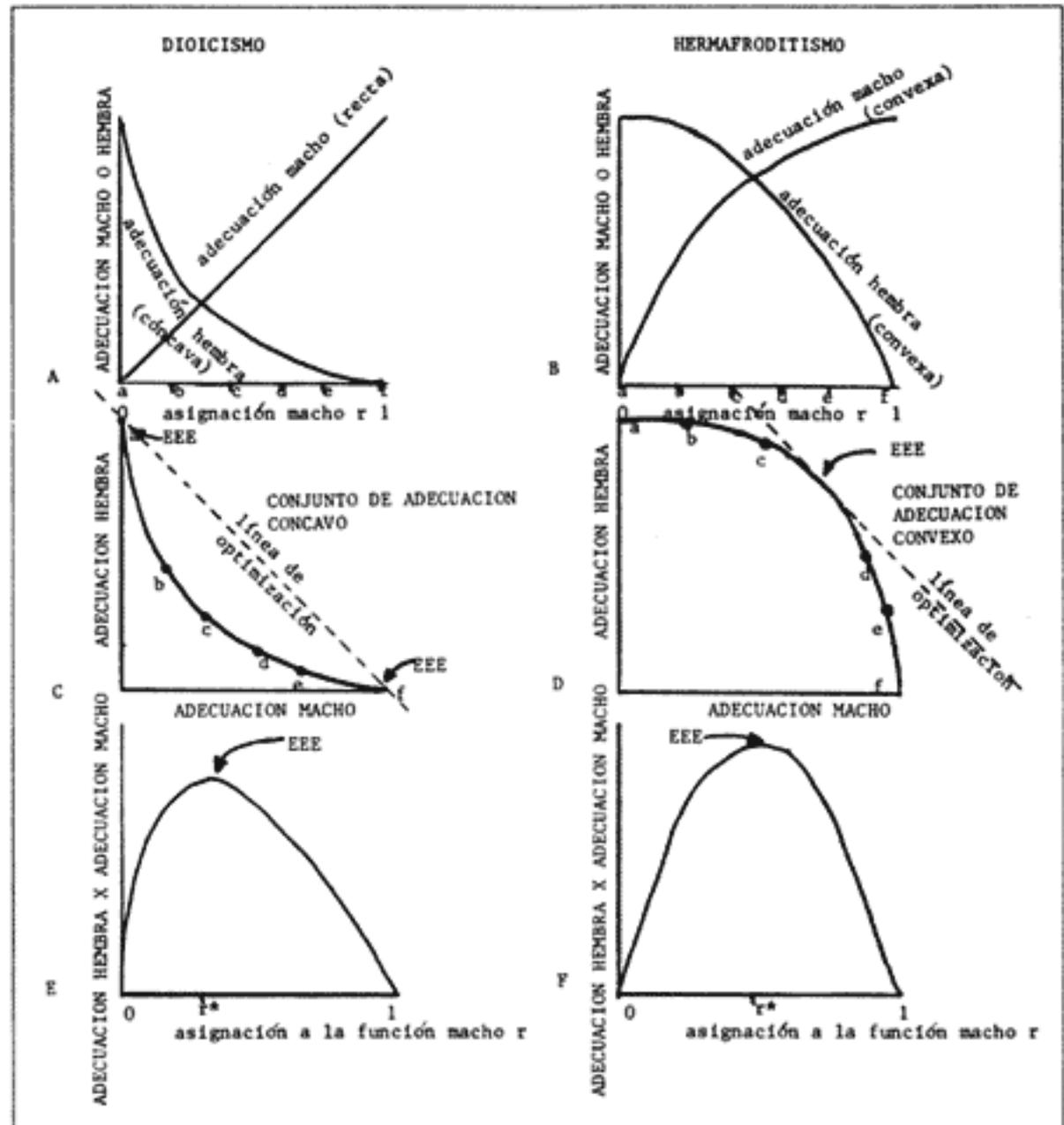


Figura 6. Obtención de las estrategias óptimas de asignación en organismos dioicos y hermafroditas (ver también texto).

- a y b: Adecuaciones macho y hembra como función de los recursos asignados en cada función.
- a: En este caso la adecuación hembra f es ligeramente cóncava (crece muy despacio con poca asignación, y mucho si se le asignan casi toda la energía) y la macho m es una recta y es igual a los recursos que se le asigna (r).
- b: Ambas funciones son convexas, esto es, se llega muy cerca del máximo de la adecuación con asignaciones moderadas a cada una de las funciones, mayores asignaciones no aumentan mucho la adecuación. c y d: Conjuntos de adecuación.
- c: Conjunto de adecuación para la figura a. Este conjunto se obtiene, graficando las adecuaciones macho (eje de las x's) y hembra (eje de las y's) para cada punto de asignación r. En este caso el conjunto de adecuación resulta cóncavo, y se selecciona una estrategia reproductiva dioica, sexos separados, ya que se requiere de un gran gasto en cuando menos una de las funciones sexuales (en este caso la hembra), para poder llegar al máximo de adecuación.
- d: Conjunto de adecuación para la figura b. En este caso, se selecciona una estrategia reproductiva hermafrodita, dado que el conjunto de adecuación resulta convexo.
- e y f: Asignaciones óptimas (r*).
- e: Obtención de la asignación óptima o de la Estrategia Evolutivamente Estable (EEE) para las adecuaciones de la figura a. Para obtenerla, para cada punto de la asignación r se multiplica la adecuación hembra por la macho que le corresponde. El punto más alto (valor más grande de f x m) corresponde a la estrategia óptima. En plantas dioicas indica la proporción de sus recursos que un individuo hembra debe de gastar en producir machos (r* - óptimo) y en hembras (1-r*).
- f: Obtención de la asignación óptima o de la Estrategia Evolutivamente Estable (EEE) para las adecuaciones de la figura b. En este caso, el punto más alto para especies hermafroditas corresponde a la asignación óptima (r*) en cada individuo reproductivo a la producción de partes macho (relacionadas con la producción de polen) y hembras (relacionadas a la producción de óvulos, semillas y frutos).

lo toca en un punto, que sería la asignación óptima a las funciones macho y hembra de ese hermafrodita.

Una vez que se tiene la estrategia óptima, nos puede interesar cuánto asignar a cada función. En el caso de organismos dioicos, con sexos separados, lo que necesitamos saber es cuánto gastar para producir hijos machos y cuánto para producir prole hembra. En el caso de las hermafroditas, lo que necesitaremos es saber cuánto gastar en polen y estructuras anexas y cuánto en óvulos, semillas y frutos. Para resolver ambas preguntas se procede de forma similar. Se multiplican ambas funciones de adecuación (macho y hembra) para cada asignación (figuras 6.e y 6.f). La asignación óptima es la que maximiza ambas funciones, o sea la multiplicación más alta. Este punto corresponde con la EEE. Las figuras 6.e y 6.f muestran los máximos para cada caso. En estos ejemplos, en el caso de la especie dioica (figuras 6.a, 6.c y 6.e) se seleccio-

na gastar menos en hijos que en hijas (r menor de 0.5), mientras que en el caso de la especie hermafrodita se selecciona gastar lo mismo en la función macho (polen y anexos) que en la función hembra (óvulos, semillas, etc.).

¿Que quieren decir, en términos biológicos, las formas de las curvas de adecuación de las figuras 6.a y 6.b? Que si una o ambas funciones sexuales requieren de muchos recursos para acercarse al máximo posible de adecuación, se obtendrían conjuntos de adecuación cóncavos y se seleccionará el dioicismo, mientras que si con gastos limitados se aproximan al máximo posible de adecuación en una o ambas funciones sexuales, se obtienen conjuntos de adecuación convexas y se selecciona hermafroditismo. Las causas y los efectos de las distintas posibilidades de formas de la adecuación masculina, como función de la asignación de recursos, han sido exploradas por Charnov (1982, 1984) y por Lloyd (1984, 1988).

Simplificando, podemos considerar que la función masculina toma la siguiente forma:

$$m = r^n$$

donde r es la proporción de recursos asignados a la función macho (que como ya vimos toma valores entre 0 y 1) y n es un parámetro relacionado con la forma de la curva. Si n tiene valor de 1, se obtiene una recta con pendiente de 1; mientras menor sea el valor de n, más rápidamente se saturará, y enseguida llegará al máximo para luego mantenerse estático (ver figura 8). A esta forma la vamos a llamar convexa. Si n es mayor que 1, se obtiene una curva cóncava, (y si se tienen curvas de ese tipo, generalmente se selecciona dioicismo). Por otra parte, para simplificar el análisis, podemos considerar que la función hembra es simplemente:

$$f = 1 - r$$

o sea, que será igual a la proporción de recursos gastados en esta función. En la figura 7 ilustramos la solución gráfica de dos casos convexas (tanto para la adecuación masculina como para el conjunto de adecuación), uno con n = 0.3 y otro con una n menor de 0.1. Así, en el primer caso, la asignación óptima a la función masculina r* (punto de la EEE) es de alrededor de 0.25, mientras que en el segundo caso, al saturarse antes la función masculina, el óptimo está en asignar menos a la función masculina, con una r* de alrededor de 0.10.

Un ejemplo de por qué se puede saturar rápidamente la función masculina es el que ofrecen las plantas polinizadas por murciélagos, como el caso de *Manfreda brachystachya*, *Pseudobombax ellipticum* y *Crescentia alata* (Eguiarte et al. 1987; Eguiarte y Búrquez, 1988; Martínez del Río y Bullock, 1990). En estos casos, las flores son polinizadas de noche por los murciélagos, pero antes del anochecer y temprano en la mañana, las abejas remueven el polen. Si las plantas asignaran más a la función masculina y produjeran más polen, estas plantas no aumentarían su adecuación dado que los polinizadores solo mueven una fracción del ya presente. El resto solo serviría para alimentar a las abejas, que operan como parásitos de estos sistemas de polinización.

En la tabla 6 presentamos los principales resultados de estos modelos en términos de distintas condiciones y con una

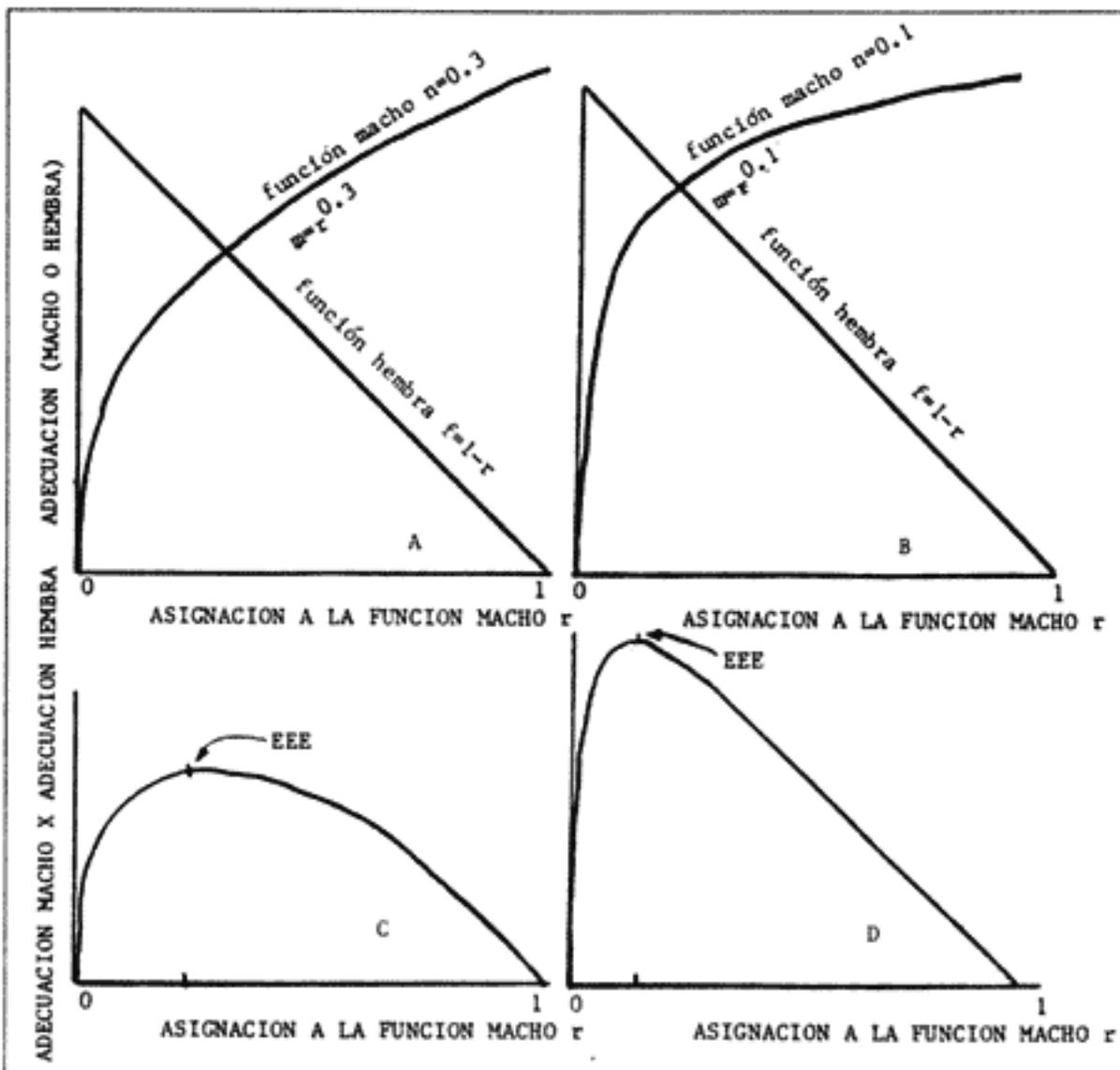


Figura 7. Modelo general de Charnov (1982, 1984) para plantas hermafroditas, aplicado a plantas polinizadas por insectos (a) y por viento (b), a partir de las medias presentadas en la tabla 7. Con la asignación relativa promedio a la función masculina r se obtuvo el parámetro de forma n en la EEE que es $n = r/(1-r)$ (ver Charnov, 1984). La adecuación macho será $m = r^n$ y la hembra será $f = 1-r$ (ver texto). c y d: Obtención de la asignación óptima (EEE) (ver explicación figura 5 y texto) a cada una de las funciones sexuales. La EEE es el punto con máxima adecuación.

Tabla 6. Asignación óptima de recursos (Estrategia Evolutivamente Estable) a la función masculina (r) en plantas hermafroditas, de acuerdo a las predicciones del modelo de Lloyd (1984) (ver texto y figuras 6 y 7). El total de recursos asignados a la reproducción se considera que es 1, y es la suma de los recursos asignados a la función macho (r) y los asignados a la función hembra (1-r). Una asignación a la función macho de 0.5, quiere decir que se le asigna la misma cantidad de recursos a la función macho y a la hembra.

Formas y causas de las curvas de adecuación	Asignación a la función macho (r)
Iguales para machos y hembras (lineales o curvas)	0.5
Convexa machos; recta o cóncava en hembras	<0.5
Dispersión muy limitada de polen (que ocasiona que la curva masculina sea muy convexa, o sea que se sature muy rápido)	<0.5
Interferencia por el mismo polen (se "atascan" los estigmas, por lo que no vale la pena invertir en más polen, y la curva macho otra vez es de forma convexa)	<0.5
Límite superior a la función macho (si por más que se gaste en la función masculina no se polinizan más estigmas, se obtiene una curva convexa para los machos, donde a poca inversión se obtiene prácticamente el máximo posible)	<0.5
Competencia entre semillas (dispersión de semillas muy limitada, si se gasta más en la función femenina, se incrementa poco el número de hijos que sobreviven, por lo que conviene invertir más en la función masculina)	>0.5
Interferencia materna	>0.5
Facilitación de la función hembra por la macho	>0.5
Costos recurrentes (como frutos con muchas semillas)	<0.5

asignación a la función macho (r*) óptima. Si se seleccionan plantas hermafroditas (conjuntos de adecuación convexos), la curva de adecuación que alcance el máximo y se mantenga, será la de los machos, ya que, en muchos casos, con menores inversiones se polinizan todos los estigmas; se ha observado que con mayores gastos, el número de estigmas polinizados se incrementa muy poco. Otra predicción que se puede hacer es la de que plantas polinizadas por viento tendrán curvas de adecuación macho cóncavas, y si se produce más polen, lo que se logrará será polinizar más estigmas. Así las plantas polinizadas por viento presentarán una n mayor que las que polinizan los animales y, en consecuencia, se presenta una r mayor (una mayor asignación óptima a la función masculina); en algunos casos se generarán conjuntos de adecuación cóncavos y la selección se inclinará a sistemas de reproducción dioicos.

Una revisión de la literatura muestra que en la mayoría de los casos r es menor de 0.5 (tabla 7). Generalmente las plantas asignan más recursos a la función hembra que a la función macho y la r en

plantas polinizadas por viento es significativamente mayor (0.25 en promedio) que en plantas polinizadas por insectos (0.10). Las curvas ilustradas en la figura 7 se calcularon con los valores promedio del parámetro de forma (n) y a partir de las asignaciones a la función macho (r) promedio, con la fórmulas propuestas por Charnov (1982); así, las figuras 7.a y 7.c, corresponden al promedio de plantas polinizadas por insectos y las figuras 7.b y 7.d a plantas polinizadas por el viento. Ciertamente la base de datos es muy pe-

Tabla 7. Asignaciones relativas promedio a la función masculina (r), desviaciones estándar y el parámetro de forma de la curva de la función de adecuación masculina (n), según el modelo general de Charnov (1984, ver texto) para plantas polinizadas por viento y para polinizadas por insectos. Datos tomados de Lloyd (1984, 1988), Cruden y Lyon (1985), Silvertown (1987) y Charnov (1987). Con estos valores promedio se diseñó la figura 7.

Polinizador	Asignación relativa a la función macho r		Parámetro de forma de la curva n		Número de especies
	Promedio	(D.E.)	Promedio	(D.E.)	
Viento	0.25	(0.13)	0.33	(0.29)	7
Insectos	0.10	(0.04)	0.11	(0.05)	17

queña, y sería de gran interés obtener mayor información al respecto, que abarcara más plantas o estudiara una comunidad particular.

Si bien la asignación a funciones macho y hembra es relativamente fácil de medir (aunque está a discusión cómo medir los gastos comunes a las dos funciones, como pétalos y néctar en flores hermafroditas y qué unidades usar, si peso seco, peso húmedo, nutrientes, carbón, etc.; ver Neira, 1987), el problema más fuerte es el de la obtención de las formas de las curvas de adecuación como función de la asignación. La función femenina es más o menos directa (encontrar individuos de tamaño similar con distintas producciones de flores o frutos). Pero la masculina es más compleja; sólo ha sido estudiada en algunos organismos, en los que se puede medir de forma relativamente fácil, como las orquídeas o las asclepiadáceas, en las que se puede contar la remoción de polinias. En *Asclepias*, las curvas estimadas son rectas (n=1) o, al contrario de lo esperado por el modelo general de Charnov (1984), son cóncavas; o sea que, al principio, crecen poco pero después el crecimiento se va acelerando a medida del gasto que se realice en la función (o sea una n mayor de 1) (Charlesworth y Charlesworth, 1987.) En el caso de la orquídea *Brassavola nodosa* (Schemske, 1980) se obtuvieron curvas convexas, que se saturan rápidamente (n menores de 1). Recientemente se han obtenido otros datos, tal vez de mejor calidad, usando un análisis genético de paternidad, como el encontrado por Schoen y Stewart (1986) para la conífera *Picea glauca*. La curva que ellos obtuvieron corresponde a un tipo más bien convexo (n menor de 1), acostándose relativamente pronto y apoyando, de manera cualitativa, los modelos de Lloyd y Charnov aquí discutidos.

Comparando plantas que presentan distinto grado de autopolinización, es ló-

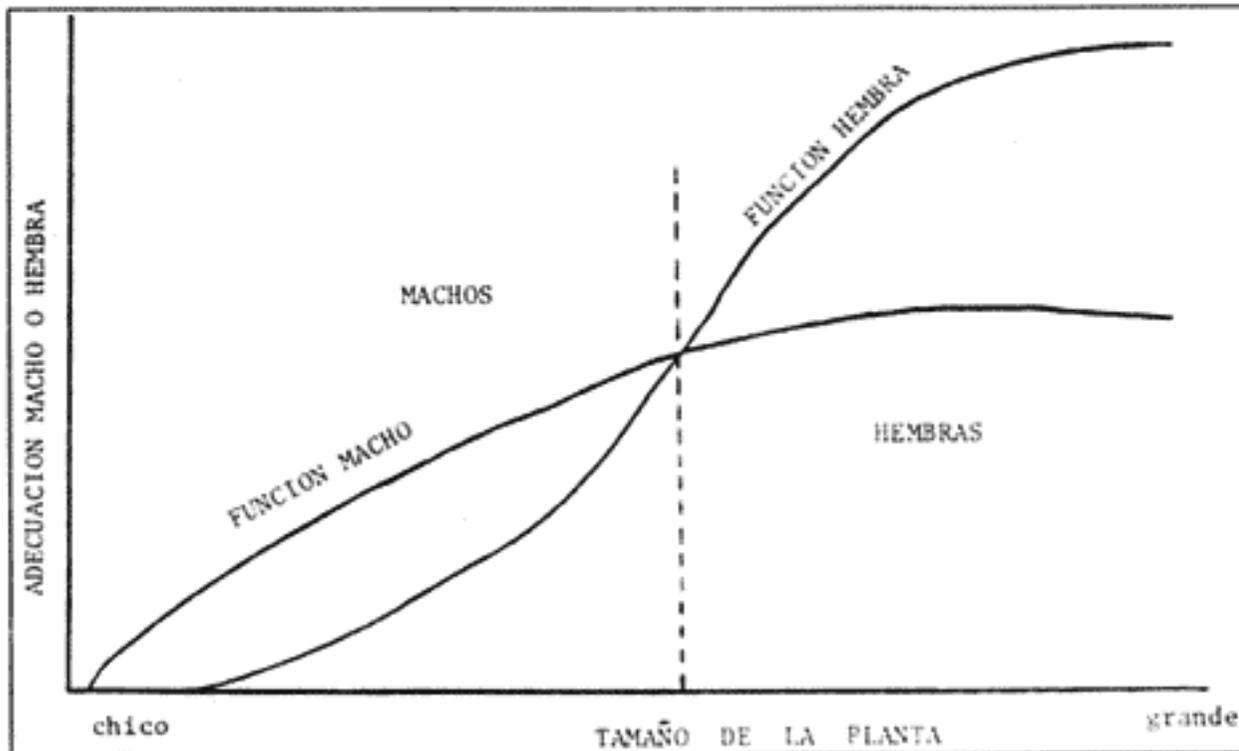


Figura 8. Modelo gráfico para plantas hermafroditas que cambian de sexo (secuenciales). La forma de las curvas de adecuación macho y hembra cambia según el tamaño de la plantas. Plantas menores del tamaño indicado por la línea punteada deben de comportarse como machos, ya que es el sexo con mayor adecuación, plantas más grandes deben de reproducirse sólo como hembras (Charnov, 1984.)

gico esperar que a mayor autopolinización, también será mayor la asignación a la función femenina y menor a la masculina, ya que, si nos vamos al extremo, al sólo autopolinizarse, deberán producir la cantidad de polen exacta para autofertilizar todos sus óvulos. Este patrón ha sido encontrado en el arroz silvestre *Oryza perennis* (Charnov, 1987) y en *Gilia achilleifolia* (Schoen, 1982a); en ambos casos, la mayor asignación a la función masculina corresponde a las poblaciones con mayor tasa de polinización cruzada, y la menor a las que más se autopolinizan.

Otro caso interesante es el de los hermafroditas que cambian de sexo con la edad o el tamaño, llamados hermafroditas secuenciales. Un ejemplo teórico lo presentamos en la figura 8. La adecuación macho y hembra cambia como función del tamaño de la planta. A partir del tamaño marcado por la línea punteada en la figura 8, las plantas que se comporten como hembras tendrán una mayor adecuación, mientras que las plantas con tamaño menor tendrán una mayor adecuación si se comportan como machos. Para estudiar esto tendríamos que saber cómo cambian las adecuaciones, en este caso como función del tamaño de las plantas dentro de cada población.

En las especies en las que se ha estudiado el hermafroditismo secuencial, generalmente los patrones corresponden al descrito en la figura 8: los pequeños que se reproducen se comportan como ma-

chos y los más grandes como hembras. Este es el caso de la aráceae *Arisaema triphyllum* y orquídeas del género *Catantemum* (Charnov, 1982, 1984, Lovett Doust y Lovett Doust, 1983). Sin embargo, este comportamiento no es del todo general, ya que, por ejemplo, en el árbol tropical *Brosimum alicastrum*, los individuos pequeños se comportan como hembras y los grandes como machos (Peters com. pers.).

En otros casos de sexualidad más compleja, también parece operar un comportamiento similar al descrito en la figura 8. Por ejemplo, en la leguminosa tropical *Caesalpinia pulcherrima*, que es andromónica (con flores masculinas y flores perfectas), los individuos pequeños sólo presentan flores masculinas, mientras que los más grandes sólo presentan flores hermafroditas (Eguiarte, no publicado).

Conflictos familiares: Padres vs. hijos, hermano vs. hermano

Estos conceptos fueron inicialmente propuestos por Trivers (1974). La idea fundamental es que los hijos comparten genes, pero no son idénticos entre sí. A los padres les convendría asignar partes iguales de los recursos a todos los hijos, mientras que a cada hijo le convendría que los padres le asignaran más a él que a sus hermanos.

Si hablamos de plantas, quizá un ejemplo de estos conflictos se pueda encontrar en el llenado de las semillas. A

cada semilla le conviene que su madre le asigne la mayor cantidad posible de recursos, mientras que a la madre tal vez le convendría distribuirlos equitativamente entre sus hijos. (Careaga, 1989). Un problema importante en el estudio de los conflictos familiares radica en que es difícil distinguirlos de la selección sexual (Mazer, 1987; Ávila, 1991). Por ejemplo, una planta madre decide abortar parte de su progenie y así seleccionar a los mejores padres (o sea que nos encontramos con un fenómeno de selección sexual del tipo de elección por parte de las hembras, ver párrafos anteriores). Por otra parte a los cigotos ya formados no les conviene ser abortados, por lo que tratarán de evitarlo a toda costa, por ejemplo produciendo sustancias que "convenzan" a la madre de no abortarlos y de que les asignen más recursos. Por otro lado, hay aspectos de la selección familiar (*kin selection*) y del grado de parentesco entre las plantas, que pueden afectar estos conflictos. Así, si todos los individuos de una población son genéticamente parecidos, quizá convendría gastar poco en polen (es un caso análogo al de autofertilización); al mismo tiempo, en este caso se minimizarían los conflictos, ya que si todos los individuos tienen un mismo genotipo, dejan de existir conflictos entre los alelos.

La determinación del sexo en plantas

En términos generales, la determinación del sexo tiene dos componentes, uno genético y otro ambiental. En muchas plantas el componente genético es importante. Tal es el caso de muchas especies dioicas que tienen cromosomas sexuales, igual que la mayor parte de los animales (Richards, 1986). Generalmente los machos son el sexo heterogamético XY y las hembras el homogamético XX. Así, por pura segregación mediana, se podría suponer que las proporciones macho y hembra fueran 1:1 al momento del nacimiento, y las proporciones observadas posteriormente dependerían de mortalidad diferencial. Sin embargo, Charnov (1982, 1984) señala que tales proporciones se pueden modificar de varias maneras, con el fin de darles la adecuación óptima según indicamos en la teoría de la asignación sexual. La mayor parte de las especies dioicas (alrededor del 70%), presentan un exceso de machos en sus poblaciones (Willson, 1983), pero esto podría deberse a proporciones sesgadas al

nacer o a patrones de mortandad diferenciales.

Sin embargo, en angiospermas el dioicismo es secundario, y se obtiene por la supresión de un sexo; por ello en muchas plantas dioicas se pueden encontrar vestigios del otro sexo. Un ejemplo de esto lo encontramos en *Rubus idaeus*, que generalmente es hermafrodita, pero en el que se han determinado alelos recesivos que eliminan la función masculina o la femenina (Willson, 1983). Con este modelo se podría explicar fácilmente la existencia de especies o poblaciones ginodioicas, androdioicas, etc. (ver tabla 2): los homocigos recesivos para uno de estos alelos solo tendrían un sexo, y los heterocigos y los homocigos dominantes serían hermafroditas. En plantas dioicas, dominaría la esterilidad femenina que se localizaría en el cromosoma Y, mientras que la esterilidad masculina sería recesiva y se localizaría en el X (Richards, 1986).

Por otra parte, gran cantidad de factores ambientales afectan la expresión sexual en las plantas, como en el caso del cambio de sexo en relación al tamaño, que ya analizamos anteriormente. Otros ejemplos que vienen al caso los encontramos, por un lado en las orquídeas *Catasetum* y *Cynoches*, donde los individuos crecidos en buenas condiciones lumínicas son hembras, y los que crecen en la sombra son machos, y por otro lado en la palma *Elaeis guineensis* que cambia de sexo según se modifique su área foliar y el grado de sombreado (Willson, 1983). Existen patrones más complejos, por ejemplo, en *Cannabis sativa*, cuando las plantas crecen en condiciones óptimas se obtienen iguales proporciones de machos y hembras, pero expuestas a estrés lumínico o hídrico producen individuos hermafroditas y otras combinaciones. Muchas cucurbitáceas (calabazas) en condiciones normales se comportan como

monóicas (hermafroditas, pero con flores masculinas y femeninas separadas), pero ante el estrés se comportan como diocas (sólo un sexo). Otros elementos que afectan la expresión del sexo, y que analizaremos aparte, son los patógenos y los herbívoros.

También se ha sugerido que en aquellas plantas donde la expresión sexual es mediada por las hormonas del crecimiento, la expresión sexual se verá afectada principalmente por el ambiente. Por otra parte algunas especies dioicas como *Salix* y *Carex dioica*, prácticamente nunca cambian de sexo, posiblemente debido a que los mediadores de la expresión sexual son más directos (Willson, 1983; Richards, 1986).

Los herbívoros y el sexo

Como ya anotamos con anterioridad, la sexualidad en las plantas puede verse fuertemente afectada por otras especies. Es bien conocido el papel de los polinizadores y dispersores en la evolución de los sistemas reproductivos y en la sexualidad de las plantas (ver revisiones de Eguiarte, 1983 y Parra, 1988 para la polinización y Dirzo y Domínguez, 1986; Rebón, 1987 y Gryj, 1990 para la dispersión). Pero existen otros organismos cuya función en este sentido puede no ser tan obvia, aunque lleguen a ser tanto o más importantes. Por ejemplo, el espectacular fenómeno de la floración masiva y sincrónica o Big-Bang, descrito por Gentry (1974), que ocurre en muchas especies de plantas, ha sido explicado en términos de una respuesta evolutiva a los depredadores de semillas (Janzen, 1971, 1974, 1976; Domínguez, 1990). En términos generales, la hipótesis dice que las plantas que florecen y fructifican masivamente producen gran cantidad de semillas que sobrepasan las necesidades de los depredadores ("saciación" de los herbívoros) y, por ello, una proporción de las semillas "escapan" a los depredadores incorporándose a la población. En conjunción con lo anterior, el patrón de fructificación puede resultar impredecible (irregular) en el tiempo para los herbívoros, lo cual hace más factible el escape de individuos a la depredación. Un corolario importante de esta hipótesis es que los individuos de la población deben fructificar lo más sincrónicamente posible, para obtener así las ventajas derivadas de la saciación de los herbívoros. Esto significa, consecuentemente, que



J. Mandeville

existe un costo evolutivo para aquellos individuos que fructifiquen antes o después o se vuelvan predecibles en el tiempo del "pico" (la moda) poblacional (Dominguez, 1990).

Un ejemplo interesante, que probablemente se ajuste a esta hipótesis, es el de las diversas especies de bambúes, cuya reproducción masiva (sincrónica entre individuos de una misma cohorte) se da con períodos de tiempo sumamente constantes, pero tan largos (algunos de 150 años) entre una reproducción y otra, que supera el tiempo generacional de los herbívoros depredadores (Janzen, 1976).

Otro ejemplo de fructificación masiva y sincrónica lo ofrecen las especies de una familia de plantas de Asia, las Diptero-carpaceas. En este caso, no existe un reloj biológico exacto, como parece existir en el caso de los bambúes, ya que la fructificación masiva y sincrónica parece ocurrir como una respuesta a un "gatillo" ambiental; en estas especies fructifican individuos adultos, sean o no de la misma cohorte (Janzen, 1974). Así pues, al darse una reproducción masiva, altamente sincrónica e impredecible entre años, podríamos estar aquí ante la hipótesis de la saciación de los herbívoros.

También la periodicidad reproductiva y las características de cono y semillas en poblaciones locales de *Pinus contorta* en los Estados Unidos parecen ser el resultado de la interacción de esta planta con las ardillas (*Tamiasciurus*) depredadoras de semillas (Smith, 1970, 1975).

Esta hipótesis es sin duda susceptible de evaluarse en especies con fructificación masiva, iterópara y con períodos "intermast" pequeños, como lo demuestra el trabajo experimental de Domínguez (1990), realizado con el arbusto tropical *Erythroxylum havanense*.

Como ya mencionamos, en especies dioicas (sexos separados) es común encontrar proporciones sexuales diferentes de 1:1. Una posible causa es que los herbívoros afectan diferencialmente a uno de los sexos. Por ejemplo, si los patrones de asignación a crecimiento y reproducción, varían entre sexos, es posible que machos y hembras confronten diferentes presiones por parte de los herbívoros (ver Domínguez, 1985). Un ejemplo de esto es *Silene dioica* (Caryophyllaceae, Elmqvist, 1987), cuyos machos asignan más biomasa a las flores que las hembras. Un experimento de defoliación artificial mostró que las hembras tienen una menor morta-

lidad que los machos. Asimismo, los machos son preferidos por los herbívoros generalistas. Como se podría esperar, en poblaciones naturales existe una mayor proporción de individuos hembras. Estos resultados apoyan la idea de una relación entre los patrones de asignación a defensa, crecimiento y reproducción y la forma en que los herbívoros pueden afectar las proporciones sexuales.

En *Salix myrsinifolia-phylicifolia* (Salicaceae), Elmqvist (1987) reporta que los herbívoros (ratones del género *Microtus*) prefieren a las plantas macho, en correlación con una menor concentración de taninos. En las islas donde los microtinos están ausentes, como Islandia, la proporción de machos es alta, mientras que en lugares con poblaciones elevadas de microtinos, las proporciones de machos son menores.

La expresión sexual de las plantas también puede ser modificada por elementos patógenos. Así, el hongo *Ustilago violaceo* induce a las flores femeninas de *Silene dioica* y *S. latifolia*, a formar anteras con polen y esporas del hongo, las cuales se dispersan junto con el polen (Richards, 1986). En el caso de *Olinia cymosa*, las larvas de áfidos se alimentan de las flores, y pueden ocasionar que no se presenten estambres, haciendo que las especies, de ser hermafroditas se conviertan en ginomonoicas (Willson, 1983). Los herbívoros pueden generar cambios análogos.

Se ha documentado que la planta andromonoica *Pastinaca sativa*, al ser atacada por el herbívoro monófago *Depressaria pastinacella* (Lepidoptera), sufre la destrucción de la umbela (inflorescencia) primaria, lo que provoca que la planta incremente la producción de semillas mediante umbellas terciarias que sólo se desarrollan al destruirse la primaria (Hendrix, 1979). En plantas intactas, la umbella terciaria presenta 42% de flores hermafroditas, mientras que en plantas con daño por herbívoro real o simulado, esta proporción se incrementa al 57%. En otras palabras, el efecto mecánico de la herbivoría conduce a cambios fisiológicos en la planta, que se reflejan en modificaciones de la expresión sexual y en la fecundidad (Hendrix y Trapp, 1981).

En Arizona, Whitham y Mopper (1985) encontraron que los individuos de *Pinus edulis*, infestados por la palomilla *Dioryctria albovitella*, producían 30% menos ramas nuevas que los individuos no infestados (tratados con insecticidas).



El herbívoro afecta también la tasa de crecimiento, la arquitectura del árbol, la fecundidad y la expresión sexual: las palomillas destruyen la dominancia apical, al infestar las ramas terminales, y los árboles crecen como arbustos densos. Los estróbilos femeninos son producidos en las ramas terminales y los masculinos en las basales y laterales. Al destruirse las ramas apicales, los herbívoros disminuyen la producción de estróbilos femeninos, llegando a ser de cero. De esta forma convierten a individuos potencialmente hermafroditas (monoicos para ser precisos), en machos funcionales.

Conclusiones

Si bien la base de datos con la que se cuenta actualmente es relativamente extensa para algunos aspectos de la biología reproductiva, como listas de visitantes o producción de néctar, en otros puntos prácticamente no se tienen datos, como en el caso de las curvas de adecuación macho y hembra como función de la asignación. Consideramos que este es un campo potencialmente fértil en la interfa-



Grandville

se entre la botánica, la genética y la ecología (Eguiarte, 1990; Núñez-Farfán, 1991). Esperamos que este ensayo ilustre los principales puntos de interés en esta área, y que motive la realización de más estudios, tanto de campo como de laboratorio, así como teóricos y de análisis de datos, que nos ayuden a entender mejor la evolución de la gran diversidad de los sistemas reproductivos en las plantas.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó mientras los autores gravitaban, en distintas órbitas, alrededor del laboratorio de Interacciones Planta-Animal del Centro de Ecología, UNAM, sobreviviendo al Doctorado en Ecología (Centro de Ecología/UACPYP del CCH, UNAM). Queremos agradecer muy especialmente al titular del laboratorio, el Dr. Rodolfo Dirzo, el habernos soportado durante tantos años y habernos asesorado en varias etapas del presente trabajo, específicamente durante un seminario sobre Biología Reproductiva de Plantas. Asimismo queremos agradecer a nuestros compañeros, maestros y alumnos (p. ej.

Fabián Vargas, Víctor Parra, Lucila Neira, Germán Ávila, Ellen Gryj, Jorge López-Portillo, Carlos Martínez del Río, Jorge Soberón, Daniel Piñero, Roberto Cabrales, Jorge González-Astorga, Gerardo Coello, Ana Escalante, Nidia Pérez, Ana María Valdés, etc. etc. etc.) por incontables horas de discusiones bizantinas sobre todos los puntos tocados en este trabajo. Los autores contaron con becas de posgrado de la DGAPA, UNAM y/o del Conacyt. Una mención aparte a Valeria Souza, quien además de habernos soportado más o menos estoicamente, leyó varias veces el manuscrito y ayudó en la preparación de las figuras.

Literatura Citada

Ávila Sakar, G., 1991, *Efectos maternos y paternos sobre la producción de semillas y el desempeño de la progenie del arbusto heterostilico Erythroxylum havanense Jacq. (Erythroxylaceae)*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. México.

Barret S. C. y J. S. Shore, 1987, "Variation and evolution of breeding systems in the *Turnera ulmifolia* L. complex (Turneraceae)" *Evolution* 41: 340-354.

Bawa, K. S., 1979, "Breeding systems in a tropical wet forest", *New Zealand Journal of Botany* 17: 521-524.

Bawa, K. S., 1980, "Evolution of the dioecy in flowering plants", *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 15-39.

Bell, G., 1982, *The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality*, University of California Press, Berkeley.

Bell, G., 1988, *Sex and Death in Protozoa. The History of an Obsession*, Cambridge University Press, Cambridge.

Berstein, H., F. A. Hopf y R. E. Michod, 1988, "Is meiotic recombination an adaptation for repairing DNA, producing genetic variation, or both?" En R. E. Michod y B. R. Levin, eds. *The Evolution of Sex. An Examination of Current Ideas*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Bradshaw, A. D. y T. McNeilly, 1981, *Evolution and Pollution*, Edward Arnold, London.

Bullock, S. H., 1985, "Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico", *Biotropica* 17: 287-301.

Búrquez, A., J. Sarukhán y A.L. Pedroza, 1987, "Floral biology of a primary forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liebm., *Bot. J. Linn. Soc.* 94: 407-419.

Careaga, S. A., 1989, *Efecto de la variación en el tamaño de las semillas en el desempeño de plántulas de especies tropicales*, Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. México.

Chao, L., 1990, "Fitness of RNA virus decrea-

sed by Muller's ratchet", *Nature* 348: 454-455.

Chamov, E. L., 1982, *The Theory of Sex Allocation*, Princeton University Press, Princeton.

Chamov, E. L., 1984, "Behavioural Ecology of Plants", en J. R. Krebs y N. L. Davis, eds. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 2a. Ed. Blackwell, Oxford.

Chamov, E. L., 1987, "On sex allocation and selfing in higher plants", *Evolutionary Ecology* 1:30-36.

Charlesworth, D., 1985, "Distribution of dioecy and self-incompatibility in angiosperms", en P.J. Greenwood, P.H. Harvey y M. Slatkin, eds. *Evolution: Essays in Honour of J. Maynard-Smith*. Cambridge University Press, Cambridge.

Charlesworth, D. y B. Charlesworth, 1987, "Inbreeding depression and its evolutionary consequences", *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 237-268.

Clegg, M. T. y B. K. Epperson, 1988. "Natural selection on flower color polymorphism in morning glory populations". En: L. Gottlieb y S. K. Jain, eds. *Plant Evolutionary Biology* Chapman-Hall, London.

Coello, J. G. y A. M. Escalante, 1989, *Estructura genética y estimación de los parámetros del sistema de apareamiento en poblaciones silvestres y cultivadas de Phaseolus coccineus*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.

Cruden, R. W. y D. L. Lyon, 1985, "Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems", *Oecologia*. 66: 299-306.

Darwin, C. R., 1859, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.

Darwin, C. R., 1871, *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, John Murray, London.

Darwin, C. R., 1876, *The Effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom*, John Murray, London.

Darwin, C. R., 1877, *The different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*, Appleton, New York.

Dirzo, R. y C. A. Dominguez, 1986, "Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal", En: A. Estrada y T. H. Fleming, eds. *Frugivores and Seed Dispersal in the Tropics*. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Dominguez, C. A., 1985, *Ecología reproductiva de Croton suberosus (Euphorbiaceae)*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.

Dominguez, C. A., 1990, *Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masiva de Erythroxylum havanense Jacq. (Erythroxylaceae)*, Tesis Doctoral, Centro de Ecología/UACPYP del CCH, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.

- Eguiarte, L.E., 1983, *Biología floral de Manfreda brachystachya (Cav.) Rose en el Pedregal de San Angel, México*, D. F. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.
- Eguiarte, L.E., 1986, "Una guía para principiantes a la genética de poblaciones", *Ciencias*, Número especial 1: 30-39.
- Eguiarte, L.E., 1990, *Genética de poblaciones de Astrocaryum mexicanum Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología/JUACYP del CCH, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.
- Eguiarte, L.E. y A. Búrquez, 1987, "Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous species of Agavaceae", *Soutw. Naturalist* 32: 169-178.
- Eguiarte, L.E. y C. Martínez del Río y H. Arita, 1987, "El polen y el néctar como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum*", *Biotropica* 19: 74-82.
- Eguiarte, L.E. y A. Búrquez, 1988, "Reducción en la fecundidad en *Manfreda brachystachya (Cav.) Rose* una agavacea polinizada por murciélagos: Los riesgos de la especialización en la polinización", *Bol. Soc. Bot. México* 48: 147-149.
- Eguiarte, L.E. y D. Piñero, 1990, "Genética de la conservación: leones vemos, genes no sabemos", *Ciencias*. Número especial 4. 34-47.
- Elmqvist, T., 1987, *Sexual dimorphism in two boreal dioecious plants in relation to herbivores and pollinators*. Ph. D. dissertation, Dept. of Ecological Botany. University of Umea, Suecia.
- Emerson, S., 1939, "A preliminary survey of the *Oenothera organensis*", *Genetics* 27: 317-332.
- Endler, J. A., 1986, *Natural selection in the wild*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Ennos, R. A., 1981, "Quantitative studies of the mating system in two sympatric species of *Ipomoea* (Convolvulaceae)", *Genetica* 57: 93-98.
- Futuyma D., 1986, *Evolutionary Biology* 2da edición. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Ganders, F. R., 1979, "The biology of heterostyly", *New Zealand J. Bot.* 17: 607-635.
- Gentry, A., 1974, "Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae", *Biotropica* 6: 64-68.
- Ghislin, M. T., 1988, "The evolution of sex: a history of competing points of view", en R. E. Michod y B. A. Levin, eds. *The Evolution of Sex. An Examination of Current Ideas*, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Gryj, E. O., 1990, *Dispersión de frutos del arbusto Erythroxylum havanense Jacq. en Chamela, Jalisco*, Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.
- Hedrick P. W., 1983, *Genetics of Populations*, Science Books International, Boston.
- Hendrix, S. D., 1979, "Compensatory reproduction in a biennial herb following defoliation", *Oecologia* 42: 107-118.
- Hendrix, S. D. y E. J. Trapp, 1981, "Plant-herbivore interactions: Insect induced changes in host sex expression and fecundity", *Oecologia* 49: 119-122.
- Janzen, D. H., 1971, "Seed predation by animals. *Ann Rev. Ecol Syst.* 2: 465-492.
- Janzen, D. H., 1974, "Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting Dipterocarpaceae", *Biotropica* 6: 69-103.
- Janzen, D. H., 1976, "Why bamboos wait so long to flower?", *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 347-391.
- Levins, R., 1968, *Evolution in Changing Environments*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- López-Portillo J., L. Eguiarte y C. Motaña, En prensa. "Honey mezcuites without honey", *Functional Ecology*.
- Lovett-Doust J. y L. Lovett-Doust, 1983, "Parental strategy: gender and maternity in higher plants", *Bioscience* 33: 180-185.
- Lloyd, D. G., 1984, "Gender allocations in outcrossing cosexual plants." En R. Dirzo y J. Sarukhán, eds. *Perspectives on Plant Population Biology*, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Lloyd, D. G., 1988, Benefits and costs of biparental and uniparental reproduction in plants", en R. E. Michod y B. Levin, eds. *The Evolution of Sex: An Examination of Current Ideas*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Martínez del Río, C. y A. Búrquez, 1986, "Temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa*", *Biotropica* 18: 28-31.
- Martínez del Río, C. y L. Eguiarte, 1987, "Bird visitation to *Agave salmiana*: comparison among hummingbirds and perching birds", *Condor* 89: 357-363.
- Martínez del Río, C. y S. H. Bullock, 1990, "Parasitismo floral por abejas sociales (Meliponinae; Apidae) en el árbol quiropterófilo *Crescentia alata* (Bignoniaceae)", *Bol. Soc. Bot. México* 50: 69-76.
- Maynard-Smith, J., 1978, *The Evolution of Sex*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard-Smith, J., 1983, *Evolution and The Theory of Games*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Mazer, S. J., 1987, "Maternal investment and male reproductive success in angiosperms: parent-offspring conflict or sexual selection?", *Biological Journal of the Linnean Society* 30: 115-133.
- Muller, H. J., 1964, "The relation of recombination to mutational advance", *Mutat. Res.* 1: 2-9.
- Neira, L., 1987, *Enfoque experimental para el estudio de los patrones de asignación en el género Phaseolus*, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. México.
- Núñez-Farfán, J. N. 1991, *Biología Evolutiva de Datura stramonium L. en el centro de México: selección natural de resistencia a los herbívoros, sistema de cruzamiento y variación genética intra e interpoblacional*. Tesis de doctorado, Centro de Ecología/JUACYP del CCH. Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.
- Parra, V., 1988, *Ecología de la polinización en una población de Echeverria gibbiflora D.C. en el Pedregal de San Angel, D. F., México*, Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. México.
- Pérez-Nasser, N., 1990, *Biología reproductiva y estructura genética de Psychotria faxluensis (Rubiaceae) en Los Tuxtlas, Veracruz*, Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México.
- Rebón, M. F., 1987, *Observaciones de frugivoría sobre un árbol neotropical y aspectos avifaunísticos en un bosque de niebla en Chiapas, México*, Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.
- Richards, A. J., 1986, *Plant Breeding Systems*, George Allen and Unwin, London.
- Schemske, D. W., 1980, "Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*", *Evolution* 34: 489-493.
- Schoen, D. J., 1982a, "Male reproductive effort and breeding systems in a hermaphroditic plant", *Oecologia* 53: 255-257.
- Schoen, D. J., 1982b, "The breeding system of *Gilia achilleifolia*: variation in floral characteristics and outcrossing rate", *Evolution* 36: 352-360.
- Schoen, D. J. y S. C. Stewart, 1986, "Variation in male reproductive investment and male reproductive success in White spruce", *Evolution* 40: 1109-1120.
- Silvertown, J., 1987, "The evolution of hermaphroditism: an experimental test of the resource model", *Oecologia* 72: 157-159.
- Smith, C.C., 1970, "The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers", *Ecol. Monogr.* 40: 348-371.
- Smith, C.C., 1975, "The coevolution of plants and seed predators", en L. E. Gilbert y P. H. Raven, eds. *Coevolution of Animals and Plants*, University of Texas Press, Austin.
- Soberón J., 1988, "Hacia una visión jerarquizada de los fenómenos evolutivos", en A. Olea, ed. *Polémicas contemporáneas en evolución*, Agt editores. D.F. México.
- Sutherland, S., 1987, "Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*", *Evolution* 41: 750-759.
- Trivers, R. L., 1974, "Parent offspring conflict", *Amer. Zool.* 14: 249-264.
- Whitham, T. G. y S. Mopper, 1985, "Chronic herbivory: impact on architecture and sex expression of pinyon pine", *Science* 228: 1089-1091.
- Williams, G. C., 1975, *Sex and Evolution*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Willson, M. F., 1983, *Plant Reproductive Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Wyatt, R., 1983, "Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems", en L. Real, ed. *Pollination Biology*. Academic Press, New York.