

rialidad; en éstas, espigas quebradizas, vilanos, semillas con garfios, etc. Todo esto es útil en la Naturaleza, pero no en Agricultura; allí se seleccionan a favor los mejores sistemas de dispersión; aquí, en contra: se los quitamos para quedarnos con todas las semillas.

En todo lo que sigue dejaremos de lado, hasta el capítulo 20, la *selección disgénica*, que elimina los mejores individuos de la población, como ocurre, por ejemplo, en la caza deportiva de grandes animales y en la explotación maderera sin control de especies forestales.

5.2. Los sistemas de reproducción

Aunque ya se hayan mencionado a lo largo de las páginas precedentes y sea algo bien conocido por todos los que tienen relación con el mundo agrícola, conviene resumir aquí los términos y conceptos más usuales.

Los sistemas básicos de reproducción en plantas son:

1. *Autogamia* o *autofecundación*: el polen propio fecunda los óvulos propios; no se recibe polen de otra planta (trigo, cebada, garbanzo, etc.). El caso extremo es la *cleistogamia*: la flor ni siquiera llega a abrirse.
2. *Alogamia* o *fecundación cruzada*: la planta necesita obligatoriamente polen de fuera para reproducirse (maíz, remolacha, etc.).
3. *Propagación vegetativa* o *asexual*: la planta prescinde de su sistema sexual; caben dos modalidades esencialmente distintas:
 - 3a. *Multiplicación vegetativa* o *asexual*: la planta forma propágulos (esquejes, tubérculos, rizomas, estolones, bulbos, etc.) con los que se propaga, pero también sigue funcionando el sistema sexual formando semillas absolutamente normales (olivo, manzano, etc.)
 - 3b. *Reproducción vegetativa* o *asexual*, o *apomixia*: el sistema sexual de la planta *no funciona* (frambuesa, diente de león, algunas pratenses, etc.)

Los límites *no* son rígidos en absoluto, pues el sistema reproductivo *es el carácter adaptativo por excelencia*, ya que le permite a la planta acomodarse, para dejar descendientes, a las circunstancias ambientales. Por tanto, encontramos especies (e incluso variedades de dentro de especies) que pueden reproducirse en parte por alogamia y en parte por autofecundación (*parcialmente alógamas*: habas, colza, etc.) y otras en las que coexisten la reproducción sexual y la asexual; hay también casos de dudosa clasificación.

El sistema primitivo de reproducción en plantas superiores es, sin duda, la *fecundación cruzada*; no hay más que verlo en la reproducción de las fanerógamas más antiguas (las Gimnospermas). Es el sistema predominante en las plantas actuales: el 62% según un estudio realizado en unas 1.500 especies. Un 17% son autó-gamas y un 9% apomícticas. Del resto, las parcialmente alógamas fueron el 10%, y el 2% compartieron sexualidad y asexualidad. A estas cifras no conviene darles un

valor absoluto, pues a veces es difícil marcar los límites entre sistemas de reproducción, y porque una misma especie puede comportarse de manera diferente en distintos ambientes. Pero son suficientemente indicativas de la extensión de cada sistema reproductivo en la naturaleza.

—La alogamia se mantiene por medio de numerosos procedimientos que evitan la posibilidad de que dos gametos de un mismo individuo se unan para formar un cigoto: la *dioecia* (flores masculinas y femeninas en individuos distintos: espina-ca, ricino; no es frecuente en plantas cultivadas) produce alogamia forzosamente, como prácticamente también lo hace la *monoecia* (flores de sexos distintos en el mismo individuo: maíz, cucurbitáceas; tampoco es frecuente en plantas cultivadas, aunque sean monoicas algunas especies importantes), pero incluso en el caso de *hermafroditismo* (órganos masculinos y femeninos en la misma flor; es el caso más frecuente) existen numerosos mecanismos que evitan la autofecundación. Entre otros: maduración de los órganos masculinos y femeninos en tiempos distintos, posición del órgano femenino para recibir el polen de fuera evitando el propio, etc.

Se incluyen en ellos los *sistemas genéticos de incompatibilidad*, que impiden la fecundación por medio de la interrupción del crecimiento de los tubos polínicos en cualquier momento de su desarrollo, sea en el estigma, en el estilo (caso más frecuente) o en el ovario. Están controlados por genes específicos que hacen que o bien el tubo emitido por el polen desde el estigma estalle en el estilo sin alcanzar el ovario (tréboles) o bien que los cigotos formados aborten (alfalfa). No se debe confundir, aunque a veces no sea fácil la separación de ambos fenómenos, del *aborto cigótico* que tiene lugar por la incompatibilidad en las combinaciones genómicas parentales una vez realizada la fecundación.

Presentan estos sistemas unas 3.000 especies de muchas familias (gramíneas, leguminosas, solanáceas, crucíferas, etc.). Es un poderoso mecanismo para tratar de impedir la autogamia, siendo en cierto sentido de mayor eficacia que diecia y monoecia, porque al no precisarse la separación de sexos no se pierde potencialidad; asimismo, porque no se pierden gametos femeninos, pues lo que se previene es la fecundación. Es un hecho curioso el que artificialmente, esto es, por mutación directa, no ha sido posible obtenerlas.

La incompatibilidad está gobernada por la acción de genes específicos cuyas expresiones en polen y aparato femenino (normalmente en el estilo) permiten o interrumpen el desarrollo del tubo polínico. La posibilidad de fecundación dependerá, pues, de la adecuada combinación genética entre parentales. La base de la reacción incompatible es como sigue: un polen con reacción de incompatibilidad **A** no podrá penetrar a través de un estilo que también la muestre. Si la reacción del estilo es, por el contrario, **B** o **C** sí lo podrá hacer. La reacción ocurre en el tubo polínico a su paso por el estilo. Puede depender del propio genotipo del grano de polen (*incompatibilidad gametofítica*) o bien del genotipo de la planta madre del polen (*incompatibilidad esporofítica*). En uno y otro caso, si la incompatibilidad no comporta diferencias entre los órganos sexuales (estambres y pistilos) de diferentes individuos o, en otras palabras, no hay relación entre los genes de incompatibilidad

y los morfológicos, se habla de *incompatibilidad homomórfica*. En los demás casos, de *incompatibilidad heteromórfica*.

En la gametofítica, suponiendo un locus **S** con varios alelos, si la planta productora de granos de polen es S^1S^2 , la reacción de incompatibilidad del polen será S^1 o S^2 ; si **n** o **m** son alelos de la serie distintos de 1 y 2, las combinaciones entre plantas parentales serán (sólo se dan casos basados en el S^1):

Estilo		Polen	Fecundación
S^1S^2	x	S^1/S^2	Imposible
S^1S^1	x	S^1/S^n	Sólo con polen S^n
S^1S^2	x	S^n/S^m	Posible totalmente

En la esporofítica, es el genotipo del productor de los granos de polen (el esporofito) el que determina la reacción. Aquí son importantes las relaciones de dominancia que existan entre los alelos del locus S^i . Por ejemplo, si $S^1 > S^2 > S^3$, todos los granos de polen de la planta S^1S^3 tendrán reacción S^1 ; así pues, el polen S^3 se comportará como si fuera S^1 . Se puede llegar a producir homocigotos, ya que, en el ejemplo mencionado, si el polen S^3 cae en el estigma de una flor S^2S^3 se producirán homocigotos S^3S^3 al ser de reacción S^1 (pero no si la relación de dominancia fuera $S^3 > S^1$, pues el polen se comportaría como S^3), cosa imposible en la determinación gametofítica. Así pues, es menos eficaz que ésta a la hora de favorecer la formación de heterocigotos, pero puede serlo igual en lo que concierne a la alogamia, pues una planta S^iS^j nunca podrá autofecundarse sea cual sea la relación de dominancia que exista entre los alelos **i** y **j**. Se da especialmente este tipo de incompatibilidad en Compuestas y Crucíferas.

La incompatibilidad se debilita en ocasiones, sea por la mutación a alelos de baja eficacia (*incompatibilidad parcial*) o por la acción ambiental (*pseudocompatibilidad*). Se producen así sistemas no muy eficaces que permiten autofecundaciones en mayor o menor grado. Se las considera una transición hacia la autogamia. El nivel de pseudocompatibilidad está influenciado por condiciones ambientales (luz, temperatura y humedad); la temperatura, en particular, es un factor muy utilizado por los mejoradores que trabajan en especies con fuertes sistemas de incompatibilidad; por ejemplo, en el trébol se consigue compatibilidad a 32 °C, en tanto que a 23 °C la reacción es incompatible. También pueden conseguirse cruzamientos entre genotipos incompatibles mediante polinizaciones fuera de época.

Como sucede con los propios sistemas de reproducción, es posible la coexistencia de diversos mecanismos mantenedores de la alogamia: pueden existir en una misma especie razas dioicas y monoicas (como en el «pepinillo del diablo», *Ecballium elaterium*), flores unisexuales y hermafroditas en la misma planta (cucurbitáceas), etc. Una especie puede reproducirse en un cierto ambiente con plena sexualidad o con fallo total de la misma (la patata en su región de origen o en Europa), o bien puede ser alógama, parcialmente alógama o funcionalmente autógama en distintos ambientes (girasol, habas, tomate), o presentar razas sexuales y asexuales (frambuesa, ajo), etc.

No se olvide *que el sistema reproductivo es el carácter adaptativo por excelencia*. Por ejemplo, las especies de tomate silvestres son alógamas, pero el tomate cultivado es autógamo al haberse domesticado fuera de su región de origen; al llevar, en tiempos recientes, variedades modernas de tomate a las zonas andinas de Perú se ha detectado un fuerte intercambio génico con poblaciones primitivas o silvestres de tomate: en esas zonas, un mejorador debe considerar que el tomate es parcialmente alógamo y no autógamo. Lo mismo sucede con formas silvestres y primitivas de la judía común. E igualmente le pasa a las habas en Sudán, por falta de insectos polinizadores: sólo pueden cultivarse los tipos que admiten la autogamia.

5.3. Cómo conocer el sistema de reproducción de una especie

Sólo nos referiremos aquí a la existencia o no de reproducción sexual en plantas con flores hermafroditas. Las pruebas más usuales son:

1. Antes de que se libere el polen, cástrese y protéjase la flor, como si se fuera a realizar un cruzamiento; si producen semillas, éstas habrán de ser de origen asexual (apómítico). Pero algunas especies apomíticas necesitan de polen en el estigma para desarrollar asexualmente sus semillas, con lo que inducirían al error.
2. Hágase un cruzamiento entre dos formas distintas: si las plantas de la descendencia en F_1 y F_2 son todas como la madre, la indicación lógica es apomixia, pero puede ser que los genes responsables del carácter estén en la mitocondria o en el cloroplasto, error que puede eliminarse fijándonos en varios caracteres a la vez. *Pero si la F_2 segrega mendelianamente para el carácter en cuestión, la reproducción es sexual.*
3. Tras comprobar la sexualidad por medio de (1) y (2), protéjase las flores de la llegada de polen de fuera: si no producen semillas, la planta es alógama; si se producen en igual cantidad que las plantas no protegidas, será autógama. Pero en este último caso puede ser alógama autofértil. Y en el primer caso, hay que tener en cuenta que la flor se encuentra «molesta» por el tratamiento.
4. Obsérvese si las flores están siendo visitadas por insectos polinizadores: podría ser una indicación de alogamia, pero la fecundación ha podido ocurrir antes de la visita y, además, no se excluye en absoluto la posibilidad de autofecundación, al menos en parte, pues un insecto polinizador visita normalmente varias flores de la misma planta.

Esas son pruebas sencillas *indicadoras* más que demostrativas. La prueba final para admitir una reproducción asexual suele exigir un estudio histológico. Además, quedan por diferenciar los casos mixtos, entre ellos el más difícil: la proporción relativa de autogamia y alogamia, presente en más especies cultivadas de lo que parece a simple vista debido a las circunstancias apuntadas en el párrafo anterior.

Para conocer el sistema de reproducción, *que es un conocimiento básico para el mejorador*, hay que basarse en la estructura genética de poblaciones de la especie en cuestión, siendo esto válido tanto para especies silvestres como cultivadas. Dicha estructura se repasa a continuación de forma sucinta, y por tanto se harán allí los comentarios pertinentes que completen lo dicho aquí. No sería necesario el uso de técnicas de laboratorio si se pudiera disponer de un gran número de genes de fácil observación, lo que es imposible en la inmensa mayoría de los casos.

13.3. Plantas apomícticas

Son aquellas en que falla totalmente el proceso de reproducción sexual, fenómeno que se conoce como *apomixia* (por oposición a *anfimixia*; véanse #5.2(3b) y #5.5), que puede ocurrir por infinidad de mecanismos. Sólo se darán aquí los más comunes. Las apomícticas estrictas representan una proporción muy baja en plantas de interés agronómico.

Dentro de la apomixia se consideran dos fenómenos totalmente diferentes que sólo tienen en común el aborto del proceso sexual:

- a) *Viviparidad*. Es la transformación de los órganos reproductores en vegetativos (Fig. 13.5a): las flores o inflorescencias se transforman en bulbillos o cualquier clase de propágulos. Se discute si tal fenómeno es realmente apomixia o debe incluirse en el grupo de plantas de reproducción vegetativa estudiado en #13.2). Ejemplos: el ajo y algunas pratenses (*Poa*, *Festuca*, etc.).
- b) *Agamospermia*. Es la apomixia en sentido estricto. Falla la reproducción sexual, pero *se forman semillas de origen asexual* (Fig. 13.5b).

Se puede *sospechar* la existencia de apomixia (pero hay que confirmarla siempre) en algunos siguientes casos (recuérdese #5.3):

1. Reproducción en ausencia de polen (pero a veces se precisa la polinización para desencadenar el proceso apomíctico, no para fecundar).
2. Uniformidad en F_2 .
3. Descendientes de fenotipo recesivo en un cruce entre una madre homocigótica recesiva aa y un padre homocigótico dominante AA .
4. Alta fertilidad en materiales que no deberían mostrarla (triploides, poliploides recientes, etc.).
5. Presencia constante de anomalías cromosómicas irregulares de generación en generación.
6. Existencia de varios embriones por semilla (*poliembrionía*) y de algunas otras anomalías florales (varios estigmas u ovarios dobles o fusionados, etc.).

Para confirmar la agamospermia es preciso realizar un estudio embriológico y citogenético completo, a veces muy difícil.

