

BIOLOGÍA Y BIOTECNOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LAS PLANTAS

José María Seguí Simarro



EDITORIAL
UNIVERSITAT POLITÈCNIA DE VALÈNCIA

José María Seguí Simarro

**BIOLOGÍA Y BIOTECNOLOGÍA
REPRODUCTIVA DE LAS PLANTAS**

**EDITORIAL
UNIVERSITAT POLITÈCNICA DE VALÈNCIA**

Primera edición, 2010 ▪ Reimpresión, 2013 (versión impresa)
Primera edición, 2011 ▪ Reimpresión, 2014 (versión electrónica)

© José María Seguí Simarro

© de las fotografías: el autor

© de la presente edición: Editorial Universitat Politècnica de València

distribución: Telf.: 963 877 012 / www.lalibreria.upv.es / Ref.: 6014_01_01_02

ISBN: 978-84-8363-613-8 (versión impresa)

ISBN: 978-84-8363-682-4 (versión electrónica)

Queda prohibida la reproducción, distribución, comercialización, transformación y, en general, cualquier otra forma de explotación, por cualquier procedimiento, de la totalidad o de cualquier parte de esta obra sin autorización expresa y por escrito de los autores.

ÍNDICE

PRÓLOGO	1
BLOQUE 1: BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LAS PLANTAS	
TEMA 1. Ciclos biológicos y alternancia de generaciones.....	9
1.1. Tipos de plantas superiores.....	9
1.2. La alternancia de generaciones.....	10
1.3. Resumen	15
1.4. Información adicional.	15
TEMA 2. Reproducción en plantas	17
2.1. Reproducción sexual	17
2.1.1. Alogamia	19
2.1.2. Autogamia	20
2.2. Reproducción asexual.	20
2.2.1. Multiplicación vegetativa	22
2.2.2. Apomixis	23
2.3. Resumen	25
2.4. Información adicional	25
TEMA 3. La flor	27
3.1. Diversidad floral	27
3.2. Posición de la flor en la planta.....	27
3.3. Anatomía floral	30
3.3.1. Anatomía del perianto.....	32
3.3.2. Anatomía de androceo y gineceo	33
3.4. Sexualidad y tipos florales	34
3.5. Control genético de la sexualidad	39
3.6. Control hormonal de la sexualidad	41
3.7. Inflorescencias.....	41
3.8. Tipos de inflorescencias.....	43
3.8.1. Inflorescencias simples	46
3.8.2. Inflorescencias compuestas.....	49
3.9. Resumen	52
3.10. Información adicional	53
TEMA 4. Inducción de la floración	55
4.1. Etapas del ciclo vital de las plantas.....	55
4.2. La transición hacia floración	56
4.3. Factores inductores de la floración	59
4.3.1. Estacionalidad	61

4.3.2. Temperatura	62
4.3.3. Luz.....	62
4.3.4. La base química del fotoperiodo.....	64
4.3.5. Disponibilidad de nutrientes.....	66
4.3.6. Vernalización.....	67
4.3.7. Reguladores de crecimiento	68
4.4. Resumen	69
4.5. Información adicional	70
TEMA 5. Control genético del desarrollo floral.....	73
5.1. Control genético del tiempo de floración	73
5.1.1. Ruta de promoción por fotoperiodo	74
5.1.2. Ruta autónoma	76
5.1.3. Ruta de vernalización.....	76
5.1.4. Ruta de las giberelinas	77
5.2. Genes de identidad del meristemo vegetativo	78
5.3. Genes de identidad del meristemo floral	79
5.3.1. Estudios con mutantes para los genes LFY y AP1	79
5.3.2. Estudios de expresión constitutiva de los genes LFY y AP1	79
5.3.3. Integración de las rutas de tiempo de floración con la respuesta floral de los genes LFY y AP1	80
5.4. Genes de identidad de órgano floral	80
5.4.1. Genes homeóticos y MADS-box	81
5.4.2. El modelo ABC de identidad de órgano floral	82
5.4.3. Mutantes florales afectados en los genes ABC	85
5.4.4. Revisiones del modelo ABC: genes D y E.....	86
5.5. Genes catastrales	87
5.6. Modelo de la inducción floral en Arabidopsis	88
5.7. Senescencia y abscisión	89
5.7.1. Senescencia	89
5.7.2. Control de la senescencia.....	91
5.7.3. Abscisión	91
5.7.4. Control de la abscisión	92
5.8. Resumen	92
5.9. Información adicional	93
TEMA 6. Células germinales, esporas y gametos.....	95
6.1. Células somáticas y germinales	95
6.2. Células madre de microspora y megaspora	96
6.3. Mitosis.....	97
6.4. Meiosis	100
6.5. Esporas y gametos	105
6.6. Resumen	107
6.7. Información adicional	107

TEMA 7. Androceo y formación del gameto masculino	109
7.1. Estambres	109
7.1.1. Evolución de los estambres	111
7.1.2. Histología de la antera	112
7.1.3. El tapetum	114
7.2. Microsporogénesis	115
7.3. Microgametogénesis	117
7.4. Expresión génica durante la microsporogénesis y la microgametogénesis	120
7.5. Dehiscencia de la antera	122
7.6. Palinología	124
7.6.1. Estructura y composición de la cubierta del grano de polen	125
7.6.2. Unidades polínicas	128
7.7. Resumen	128
7.8. Información adicional	129
 TEMA 8. Gineceo y formación del gameto femenino	 131
8.1. El gineceo	131
8.1.1. Anatomía del pistilo	132
8.1.2. Evolución del gineceo	134
8.2. El estigma	135
8.3. El estilo	136
8.4. El ovario	137
8.5. El óvulo	142
8.6. Megasporogénesis y megagametogénesis	144
8.7. El saco embrionario	146
8.8. Megasporogénesis y megagametogénesis en gimnospermas	147
8.9. Resumen	147
8.10. Información adicional	148
 TEMA 9. Tipos de polinización	 149
9.1. Autogamia	150
9.1.1. Cleistogamia y casmogamia	151
9.2. Alogamia	152
9.2.1. Dicogamia	153
9.2.2. Hercogamia	153
9.2.2.1. Hercogamia de aproximación	154
9.2.2.2. Hercogamia revertida	154
9.2.2.3. Heterostilia	155
9.2.2.4. Hercogamia interfloral o monoecia	157
9.2.2.5. Dioecia	157
9.2.2.6. Enantioestilia	157
9.2.2.7. Dimorfismo estigmático altitudinal	158
9.2.3. Presentación secundaria del polen	159
9.2.4. Diclinia	160

9.2.5. Autoincompatibilidad	160
9.2.5.1. Genética de la autoincompatibilidad.	161
9.2.5.2. Autoincompatibilidad gametofítica.....	161
9.2.5.3. Autoincompatibilidad esporofítica.....	162
9.2.5.4. Pseudocompatibilidad e incompatibilidad parcial	164
9.3. Resumen	164
9.4. Información adicional	164
TEMA 10. Vectores de polinización.....	167
10.1. Vectores abióticos	168
10.1.1. Anemofilia.....	168
10.1.2. Hidrofilia	169
10.2. Vectores bióticos: zoofilia	171
10.2.1. Señales y recompensas.....	171
10.2.2. Requisitos de un vector biótico de polinización	173
10.2.3. Entomofilia.....	173
10.2.3.1. Coleópteros: cantarofilia	173
10.2.3.2. Dípteros: miofilia	174
10.2.3.3. Himenópteros: melitofilia	177
10.2.3.4. Lepidópteros: psicofilia, esfingofilia y falenofilia	181
10.2.4. Aves: ornitofilia	185
10.2.5. Quirópteros: quiropterofilia.....	186
10.2.6. Otros animales	187
10.3. Importancia ecológica de la polinización	188
10.4. Resumen.....	190
10.5. Información adicional.	191
TEMA 11. Fecundación y embriogénesis	193
11.1. Germinación	193
11.2. Emisión del tubo polínico.....	194
11.3. La doble fecundación	196
11.4. Embriogénesis en dicotiledóneas.....	198
11.4.1. Control genético y hormonal.....	202
11.5. Formación del endospermo	203
11.5.1. Endospermo nuclear	203
11.5.2. Endospermo celular	204
11.5.3. Endospermo helobial	204
11.6. Embriogénesis en monocotiledóneas	204
11.7. Embriogénesis en gimnospermas	207
11.7.1. Proembriogénesis	207
11.7.2. Embriogénesis temprana.....	208
11.7.3. Embriogénesis tardía	208
11.8. Resumen.....	209
11.9. Información adicional	210

TEMA 12. La semilla	213
12.1. Morfología externa de la semilla	214
12.2. Estructura de la semilla de angiospermas	216
12.2.1. El embrión	216
12.2.2. La cubierta seminal	218
12.2.3. Tejidos de reserva	220
12.2.4. Composición de las reservas	221
12.3. Estructura de la semilla de gimnospermas	223
12.4. Maduración, reposo y latencia.....	224
12.4.1. Causas de la latencia.....	225
12.4.2. Longevidad.....	226
12.5. Dispersión de las semillas	227
12.5.1. Dispersión por viento.....	228
12.5.2. Dispersión por agua.....	230
12.5.3. Dispersión por animales.....	230
12.5.4. Otros mecanismos de dispersión	232
12.6. Germinación	232
12.7. Control hormonal del desarrollo del embrión y la semilla	234
12.8. Resumen.....	236
12.9. Información adicional	237
 TEMA 13. El fruto	 239
13.1. Morfología externa del fruto	240
13.2. Anatomía del fruto	242
13.3. Tipos de fruto	243
13.3.1. Frutos simples	244
13.3.1.1. Frutos carnosos.....	244
13.3.1.1.1. Baya	245
13.3.1.1.2. Drupa.....	247
13.3.1.1.3. Pomo	248
13.3.1.2. Frutos secos dehiscentes	248
13.3.1.2.1. Legumbre.....	248
13.3.1.2.2. Silícuca	250
13.3.1.2.3. Cápsula	250
13.3.1.2.4. Folículo	251
13.3.1.3. Frutos secos indehiscentes	251
13.3.1.3.1. Aquenio	251
13.3.1.3.2. Antocarpo	252
13.3.1.3.3. Cariópside o grano	253
13.3.1.3.4. Esquizocarpo o fruto fragmentable.	254
13.3.1.3.5. Sámara	254
13.3.1.3.6. Utrículo	255
13.3.1.3.7. Nuez.....	256
13.3.2. Frutos agregados o colectivos	258
13.3.3. Frutos múltiples.....	259
13.4. Desarrollo del fruto	260

13.5. Partenocarpia	262
13.6. Maduración del fruto y climaterio	263
13.6.1. Etileno y maduración.....	264
13.7. Senescencia y abscisión del fruto	265
13.8. Dispersión de los frutos	266
13.9. Resumen.....	267
13.10. Información adicional.....	268

BLOQUE 2: BIOTECNOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN

TEMA 14. Los fundamentos de la biotecnología vegetal	271
14.1. El cultivo in vitro de tejidos	272
14.2. La regeneración de plantas a partir de células individuales.....	276
14.3. La enfermedad de la agalla en corona	277
14.4. Otros métodos de transformación genética	279
14.5. Panorama actual de la transformación genética de explantes y regeneración de plantas transgénicas	281
14.6. Resumen.....	283
14.7. Información adicional	283
TEMA 15. Biotecnología de la reproducción asexual.	
El cultivo in vitro	287
15.1. Técnicas de reproducción asexual en plantas.....	288
15.2. Concepto de cultivo in vitro	289
15.3. Panorámica general del cultivo in vitro	290
15.4. Aplicaciones del cultivo in vitro de células y tejidos vegetales	291
15.4.1. Estudios básicos	292
15.4.2. Plantas libres de patógenos	293
15.4.3. Conservación de germoplasma.....	294
15.4.4. Propagación clonal.....	295
15.4.4.1. Cultivo de yemas axilares	295
15.4.4.2. Inducción de organogénesis	297
15.4.4.3. Embriogénesis somática	297
15.4.5. Obtención de metabolitos de interés.....	298
15.4.6. Fitorremediación.....	300
15.4.7. Mejora vegetal	300
15.5. Presente y futuro del cultivo in vitro	302
15.6. Resumen.....	302
15.7. Información adicional	303
TEMA 16: Biotecnología del desarrollo floral	305
16.1. Aplicaciones biotecnológicas del control de la inducción a floración.....	305
16.2. Aplicaciones biotecnológicas del desarrollo floral.....	307
16.2.1. Desarrollo de los pétalos	307

16.2.2. Forma de flores y plantas ornamentales	310
16.2.3. Senescencia floral	310
16.3. Otras aplicaciones biotecnológicas de interés ornamental	311
16.4. Resumen.....	311
16.5. Información adicional	312
TEMA 17. Biotecnología del polen (I)	315
17.1. Androesterilidad	315
17.1.1. Androesterilidad génica	317
17.1.2. Androesterilidad ambiental	319
17.1.3. Androesterilidad funcional	320
17.1.4. Androesterilidad citoplásmica	321
17.1.5. Androesterilidad génico-citoplásmica	321
17.2. Transporte de polen y flujo génico.....	324
17.3. Aplicaciones de la palinología	325
17.3.1. Paleontología	326
17.3.2. Exploraciones petrolíferas.....	326
17.3.3. Melisopalinología.....	327
17.3.4. Criminología y medicina forense	328
17.3.5. Alergias y aeropalinología	329
17.4. Biotecnología de los determinantes alérgicos del polen	329
17.5. El polen como producto comercial.....	331
17.5.1. El polen como suplemento dietético	332
17.5.2. Propiedades terapéuticas del polen	332
17.5.3. La industria de los suplementos de polen.....	333
17.6. Resumen.....	334
17.7. Información adicional	335
TEMA 18. Biotecnología del polen (II): Conservación y calidad.....	337
18.1. Conservación del polen	337
18.1.1. Almacenamiento a baja temperatura y humedad	338
18.1.2. Conservación por congelación y secado	339
18.1.3. Criopreservación	340
18.1.4. Almacenamiento en disolventes orgánicos	340
18.2. Pruebas de viabilidad del polen	341
18.2.1. Producción de frutos y semillas.....	342
18.2.2. Germinación del polen y crecimiento del tubo polínico en el pistilo	342
18.2.3. Tinciones no vitales	343
18.2.4. Otras pruebas de uso limitado	344
18.2.5. Tinción de tetrazolio	344
18.2.6. Germinación in vitro	346
18.2.7. Diacetato de fluoresceína	346
18.3. Pruebas de vigor del polen	348
18.3.1. Germinación in vitro	348
18.3.2. Técnica semi-in vivo	349

18.3.3. Germinación del polen in vivo y crecimiento del tubo polínico	349
18.4. Resumen.....	350
18.5. Información adicional.....	350
TEMA 19. Haploides y doble haploides (I). Androgénesis	353
19.1. Haploides y doble haploides	353
19.2. Utilidad de los doble haploides.....	356
19.3. Obtención de haploides y doble haploides	357
19.4. Las distintas rutas androgénicas	358
19.5. El concepto original de androgénesis.....	359
19.6. Embriogénesis de microsporas.....	360
19.6.1. Técnicas de cultivo in vitro para la inducción de embriogénesis de microsporas.....	361
19.6.2. Factores que influyen en la inducción de embriogénesis.....	363
19.6.2.1. Condiciones de la planta donante.....	363
19.6.2.2. Condiciones de aislamiento e inducción de la microspora .	364
19.6.2.3. Condiciones de cultivo	365
19.6.3. Cambios en la microspora embriogénica.....	366
19.6.4. Cambios en la expresión génica	366
19.6.4.1. Respuesta celular al estrés	368
19.6.4.2. Supresión del programa gametofítico	368
19.6.4.3. Expresión del programa embriogénico	368
19.6.5. Panorama actual de la embriogénesis de microsporas.....	370
19.7. Callogénesis derivada de meiocitos.....	371
19.8. La duplicación del genoma haploide.....	373
19.9. Técnicas de análisis de los callos y regenerantes androgénicos.....	376
19.9.1. Técnicas de análisis de la ploidía	376
19.9.2. Análisis mediante marcadores moleculares.....	379
19.10. Resumen	380
19.11. Información adicional.....	381
TEMA 20. Haploides y doble haploides (II).	
Alternativas a la androgénesis	385
20.1. Ginogénesis	385
20.2. Ginogénesis inducida por polinización	388
20.2.1. Estrategias de polinización in vitro para ginogénesis	389
20.2.1.1. Polinización estigmática in vitro	389
20.2.1.2. Polinización placentaria in vitro.....	389
20.2.2. Estrategias de inactivación del polen para ginogénesis	390
20.2.2.1. Polen irradiado	390
20.2.2.2. Polen de triploides.....	391
20.3. Hibridación interespecífica.....	392
20.3.1. El método bulbosum.....	392
20.3.2. El uso de polen de maíz como polinizador lejano	393
20.4. Resumen.....	394
20.5. Información adicional.....	395

TEMA 21. Superación de barreras reproductivas	397
21.1. Concepto de especie y especiación	398
21.1.1. Especiación gradual o cladogénesis	398
21.1.2. Especiación instantánea	399
21.1.3. Hibridación.....	401
21.2. Barreras a la hibridación interespecífica.....	402
21.2.1. Barreras prezigóticas.....	402
21.2.1.1. Aislamiento ecológico o de hábitat	402
21.2.1.2. Aislamiento temporal	402
21.2.1.3. Aislamiento por especificidad de polinizadores	403
21.2.1.4. Aislamiento gamético	403
21.2.2. Barreras postzigóticas.....	403
21.3. Barreras a la hibridación intraespecífica.....	404
21.4. Superación de barreras reproductivas.....	405
21.4.1. Superación de barreras físicas y temporales	405
21.4.2. Superación de otras barreras prezigóticas.....	406
21.4.2.1. Aplicación de reguladores de crecimiento y otros agentes químicos	406
21.4.2.2. Uso de polen mentor	407
21.4.2.3. Polinización de la yema.....	408
21.4.2.4. Polinización de estilos incompletos.....	408
21.4.2.5. Injerto estilar.....	409
21.4.2.6. Cruces puente	410
21.4.2.7. Polinización estigmática in vitro	411
21.4.2.8. Polinización intraovárica.....	411
21.4.2.9. Polinización ovular in vitro	411
21.4.2.10. Polinización placentaria in vitro	413
21.4.2.11. Fecundación in vitro	413
21.4.3. Superación de barreras postzigóticas.....	415
21.4.3.1. Rescate de embriones.....	415
21.4.3.2. Cultivo in vitro de óvulos fecundados	417
21.4.4. Obtención y fusión de protoplastos.....	418
21.5. Resumen.....	419
21.6. Información adicional.	420
 TEMA 22. Biotecnología de la semilla y el fruto	 423
22.1. Obtención de frutos y semillas con cualidades organolépticas o nutracéuticas mejoradas	423
22.1.1. Los tomates Flavr Savr	425
22.1.2. Otras líneas de investigación en tomate	425
22.1.3. El arroz dorado.....	427
22.1.4. Otros ejemplos.....	428
22.1.5. Panorama de la modificación genética de semillas y frutos	430
22.2. Obtención de frutos sin semillas	430
22.2.1. Partenocarpia	431
22.2.2. Estenospermocarpia.....	431

22.2.3. Obtención de individuos triploides.....	432
22.3. Obtención de harinas	433
22.4. Obtención de aceites y biocombustibles.....	434
22.5. Obtención de bioplásticos.....	436
22.6. Obtención de materiales textiles	436
22.7. Resumen.....	437
22.8. Información adicional	438
INDICE DE TÉRMINOS.....	441

PRÓLOGO

Este libro nace motivado por la necesidad de encontrar una referencia bibliográfica que englobe todos los contenidos que conforman el temario de la asignatura Biología Reproductiva de las Plantas, del Máster de Mejora Genética Vegetal que se imparte en el COMAV, Universidad Politécnica de Valencia. Sin embargo, conforme se iban completando los temas se consideró interesante incluir determinados conceptos que si bien no tienen una gran relevancia en el contexto de la mejora genética vegetal, sí son relevantes desde el punto de vista de la reproducción. Por tanto, si bien no se pretende que este libro sea el compendio más exhaustivo sobre los distintos aspectos de la reproducción vegetal y su utilización biotecnológica (de hecho no lo es), sí es intención del autor dar una imagen global de las distintas vertientes de la reproducción, desde sus aspectos más genéticos y moleculares, hasta sus implicaciones ecológicas y evolutivas, y de cómo se pueden aprovechar en beneficio de la sociedad. De este modo, se pretende que el lector disponga de una panorámica de los distintos procesos que de forma secuencial se encadenan para hacer posible que una planta tenga descendencia y de cómo pueden usarse estos procesos, en su totalidad o en parte, para obtener productos, servicios o tecnologías de interés para la sociedad. Por esta razón este libro se ha estructurado dos grandes bloques diferenciados. La primera parte del libro se centrará exclusivamente en los aspectos biológicos de la reproducción de las plantas. En la segunda parte, en los aspectos biotecnológicos.

En la primera parte se irán exponiendo los distintos procesos implicados en la reproducción conforme van sucediéndose durante el desarrollo natural de la flor y el fruto. Dedicaremos el tema 1 a una exposición, a modo de introducción, de los ciclos biológicos y la alternancia de generaciones que caracterizan la biología vegetal. No se puede entender la complejidad del desarrollo reproductivo vegetal si no se entiende antes el peso que en ciclo vital de las plantas tiene la fase gametofítica.

En el tema 2 se tratará otro aspecto claramente diferente de la reproducción vegetal frente a la animal. Se trata de la reproducción asexual, que en las plantas tiene relevancia como mecanismo alternativo a la sexual en determinadas circunstancias, y que sobre todo permite un enorme abanico de aplicaciones biotecnológicas basadas precisamente en esta capacidad de las plantas para multiplicarse sin necesidad de sexualidad.

A partir del tema 3 y hasta el final de la primera parte del libro los temas se centrarán en la reproducción sexual. El tema 3 describe la flor como elemento central de este tipo de reproducción. Es en ella donde se desarrollan los gametos y tienen lugar todos los procesos sexuales. Es también la flor la que acaba transformándose en fruto. Este tema también tratará las inflorescencias en que se agrupan las flores de ciertas especies.

Los temas 4 y 5 se refieren a aspectos sobre todo genéticos de la inducción de la floración y el desarrollo floral. En el tema 4 se verán los distintos factores

endógenos y exógenos que influyen en que una planta, o mejor dicho un meristemo tome la decisión de abandonar su desarrollo vegetativo y pase a transformarse en una flor o inflorescencia. El tema 5 ofrece una panorámica del control genético que regula el desarrollo de la flor, entendiendo como tal las rutas génicas que controlan la transformación de distintas señales endógenas y exógenas en la activación de los grupos de genes que permiten el desarrollo de los órganos florales.

Los temas 6, 7 y 8 se refieren a la formación de los gametos. El tema 6 define el concepto de gametos, de células somáticas y germinales, y de los procesos que median las divisiones celulares somáticas y el paso de una célula somática a gamética. Nos referimos a la mitosis y a la meiosis, respectivamente. El tema 7 versará sobre el desarrollo de los gametos masculinos, los gametófitos en los que son transportados (el polen), y sus precursores (las microsporas). Todo ello dentro del contexto del órgano floral en el que son generados (la antera). El tema 8 versará sobre el desarrollo de los gametos femeninos, los gametófitos en los que son albergados (el saco embrionario), y sus precursores (las megasporas). Todo ello dentro del contexto del órgano floral en el que son generados (el pistilo).

Los temas 9 y 10 se dedicarán al fenómeno de la polinización. El transporte del polen desde la antera al estigma receptor tiene una serie de implicaciones desde genéticas hasta ecológicas, que veremos en el tema 9, junto con los mecanismos que desarrollan las plantas para favorecer la polinización entre individuos diferentes (alogamia) como base para generación de variabilidad genética y por tanto el éxito evolutivo de la especie. El tema 10 expondrá los diferentes métodos que adoptan las plantas para conseguir el transporte efectivo del polen de una a otra flor. Se describirán métodos que implican transporte por parte de vectores abióticos (agentes físicos) y bióticos (animales de distinto tipo).

En los últimos tres temas se tratarán los temas dedicados a la fecundación, formación y desarrollo del embrión (tema 11), a la semilla donde crece y se desarrolla el embrión (tema 12), y al fruto donde crece, se desarrolla y se dispersa la semilla y por tanto el embrión (tema 13). Al acabar estos 13 temas habremos completado el ciclo reproductivo de un vegetal, que comienza cuando un meristemo vegetativo se transforma en floral, y termina cuando el embrión contenido en la semilla proveniente de dicha flor, germina y da lugar a una nueva planta en fase de crecimiento vegetativo.

En la segunda parte del libro vamos a tratar diferentes aspectos de la biotecnología vegetal relacionados con la reproducción de las plantas. Esta parte no pretende ser un compendio exhaustivo ni detallado de todo lo que se puede hacer con una flor, una semilla o un fruto para obtener productos de utilidad para la sociedad. Esto sería una tarea ingente que daría lugar a varias obras, y de un nivel muy superior al que se pretende para un libro de texto como este. Además, desde el momento de su publicación quedaría automáticamente desfasado, pues es bien conocido que los avances biotecnológicos se están produciendo a una velocidad vertiginosa. Al ritmo que avanzan las mejoras tecnológicas,

muy probablemente este libro omitirá algún aspecto biotecnológico concreto tan pronto como llegue a las manos del lector. Esta parte pretende únicamente ser un compendio que ilustre las principales facetas de la reproducción vegetal útiles para solucionar problemas dentro de diversos ámbitos científicos, industriales o agrícolas, y de las principales técnicas que gracias a estas características se han desarrollado. Como en cualquier otra disciplina científica, es evidente que para un conocimiento profundo, detallado o completamente actualizado es necesario acudir a publicaciones científicas periódicas (revistas o portales web).

A la hora de plantear una clasificación de las aplicaciones biotecnológicas del desarrollo reproductivo vegetal, hay que tener en cuenta dos posibles alternativas. Podemos por una parte agrupar las aplicaciones en base a qué propiedad, proceso o estructura reproductiva se aprovecha para sacar partido de ella. En este contexto podríamos hablar por ejemplo de biotecnología floral, o de biotecnología de la fructificación, de aplicaciones biotecnológicas del desarrollo gametofítico, etc... Por otra parte, podríamos basarnos en la utilidad o el ámbito de aplicación de las diferentes herramientas biotecnológicas. En este caso hablaríamos por ejemplo de aplicaciones biotecnológicas a la mejora genética, o de técnicas biotecnológicas de multiplicación vegetativa, o de obtención de líneas puras mediante doble haploides androgénicos. Es decir, podemos distinguir entre qué utilizamos y para qué lo utilizamos. Cualquiera de las dos vías es válida para mostrar una panorámica de las posibilidades biotecnológicas que nos ofrece la biología reproductiva vegetal. En cualquiera de los dos casos, al descender al detalle se llegaría a la misma aplicación técnica concreta. En este libro vamos a utilizar la primera de ellas, con el objetivo de tratar de establecer una relación con el orden que hemos seguido en la primera parte del libro para exponer los procesos reproductivos.

Sin embargo, en el primero de los temas de este bloque dedicado a la manipulación biotecnológica de los procesos reproductivos, haremos una pequeña excepción. Muchas de las aplicaciones biotecnológicas de la reproducción se basan, al igual que la gran mayoría de las aplicaciones biotecnológicas de las plantas, en dos grandes pilares: la transgénesis y el cultivo *in vitro*. Dicho de otro modo, se basan en la capacidad de las plantas para ser transformadas mediante la tecnología del ADN recombinante, y en la totipotencia de las células vegetales, que permite regenerar *in vitro* plantas completas a partir de tan solo un fragmento original o incluso de una única célula. Por ello, dedicaremos el tema 14 a dar una visión general de las técnicas de transformación genética de células vegetales y el cultivo *in vitro*, y cómo se han conseguido utilizar para manipular la biología vegetal hasta unos niveles jamás antes imaginados.

A continuación, y ya centrándonos en la biotecnología de la reproducción, haremos una distinción entre aplicaciones de la reproducción asexual y de la sexual. No hay que olvidar que las plantas poseen la capacidad de reproducirse asexualmente (ver tema 2). Y no solo eso, sino que es precisamente esta capacidad la base de una serie de técnicas agrícolas que han servido para propagar

asexualmente plantas a lo largo de la historia de la agricultura. Las veremos al comienzo del tema 15. Pero además, la capacidad de reproducción asexual es también la base de una de las herramientas biotecnológicas más poderosas, el cultivo in vitro. En el tema 15 también veremos con más detalle este conjunto de metodologías basadas en el cultivo in vitro, de claro interés aplicado a distintos ámbitos biotecnológicos. Sin embargo, solo trataremos del cultivo in vitro de explantes somáticos, no relacionados con la reproducción. La razón es que las aplicaciones biotecnológicas de las distintas células, tejidos y órganos reproductivos los veremos en temas dedicados expresamente a cada uno de ellos.

Dentro de la reproducción sexual, existen distintas estructuras y procesos susceptibles de ser utilizados con fines biotecnológicos. En el tema 16 veremos algunos aspectos biotecnológicos del desarrollo floral, pero centrándonos fundamentalmente en los pétalos y la senescencia, los más interesantes dentro de la biotecnología floral y ornamental.

Los órganos fértiles (androceo y gineceo), y principalmente el desarrollo de los gametos y los gametófitos allí formados tienen muchas más posibilidades biotecnológicas, sobre todo en el contexto de la mejora vegetal, pero no solo en ese ámbito. Concretando aún más, el desarrollo del gametófito masculino es la base de muchas de las principales aplicaciones de la biotecnología reproductiva. Veremos algunas de ellas en el tema 17, dedicado a diversos aspectos del aprovechamiento biotecnológico del gametófito masculino (el grano de polen). Sin duda, el desarrollo de este gametófito es el proceso de la reproducción que más posibilidades biotecnológicas tiene. Siguiendo con la biotecnología del polen, en el tema 18 veremos las posibilidades que ofrece el polen para su conservación en lugares especializados, los bancos de polen. Esto tiene importantes ventajas en el campo de la conservación de recursos fitogenéticos y la mejora genética, para la superación de barreras espaciales y temporales a la hibridación. Estrechamente ligada a la conservación del polen está la evaluación experimental de su calidad, entendiendo como tal su viabilidad y su vigor germinativo. Veremos también estos aspectos en el tema 18. Además de los que veremos en el tema 17, hay un proceso que por sus gran potencial merece mención aparte. Nos referimos al desvío de las microsporas y granos de polen de su desarrollo gametofítico, y su reprogramación hacia la *androgénesis*. Por su relevancia, dedicaremos a estas rutas experimentales el tema 19.

El tema 20 englobará otra serie de aplicaciones del desarrollo gametofítico para la obtención de plantas haploides y doble haploides, pero en este caso centrándonos principalmente en el gametófito femenino. Se verán en este tema aspectos como la obtención de doble haploides por vías ginogénicas y mediante hibridaciones interespecíficas, o mediante el uso de polen mentor. Se tratará también la obtención de individuos triploides y sus ventajas.

En el tema 21 se tratará la hibridación, la piedra angular de la mejora genética. Fundamentalmente se desarrollarán todas aquellas técnicas no vistas hasta ahora y que tengan una clara aplicación para la superación de barreras

reproductivas. A la hora de generar nuevos genotipos, la hibridación interespecífica o intergenérica tiene un gran potencial. En otros casos, lo que interesa es conseguir semillas de autofecundación, pero esto no es posible debido a la autoincompatibilidad. En ambos casos, la naturaleza de la reproducción sexual impone una serie de barreras a la hibridación que sería deseable evitar, y mediante técnicas biotecnológicas es posible. De hecho hay un amplio abanico de ellas disponibles para ello. Algunas se habrán visto ya en temas anteriores, aunque aplicadas a otros aspectos de la biotecnología, y otras se verán en el tema 21.

En el caso de las aplicaciones tratadas en los temas 18, 19, 20 y 21 es conveniente remarcar la dificultad que a veces existe a la hora de clasificar algunas de estas aplicaciones. Así, desde el punto de vista técnico muchas de estas aplicaciones se basan en técnicas de cultivo *in vitro* muy similares a las que se verán en el tema 15. Es por ello que podrían perfectamente haber sido englobadas dentro de este tema, que de este modo ocuparía una gran parte del libro. Pero por otro lado, se utiliza como material de partida para el cultivo *in vitro* gametófitos masculinos o femeninos, o sus precursores, o estructuras del gineceo, o del androceo, o embriones. Y esta es la razón por la cual se ha optado por su inclusión dentro del dedicado a la biotecnología de las correspondientes estructuras implicadas en la reproducción sexual, tratando de seguir la pauta expresada al principio de este tema.

Finalmente, la biotecnología del fruto y la semilla será tratada en el tema 22. En este tema se verá principalmente cómo se ha utilizado la tecnología de transformación genética para la obtención de plantas con frutos o semillas con cualidades mejoradas, o directamente nuevas. Hay otras aplicaciones biotecnológicas de la semilla y el fruto que no implican manipulación genética, pero son minoritarias en comparación con las primeras. No obstante, también las veremos.

Después de estos 22 temas, se espera que el lector tenga una visión global que le permita conocer y entender las distintas formas y mecanismos que utilizan las plantas para reproducirse, y cómo el ser humano puede aprovecharse de estas para generar productos y procesos de interés para la sociedad mediante técnicas biotecnológicas.

Bloque 1

**BIOLOGÍA
REPRODUCTIVA**

TEMA 1. Ciclos biológicos y alternancia de generaciones

1.1. Tipos de plantas superiores

Las plantas superiores (*Spermatophyta*, plantas vasculares con semilla) se dividen en **gimnospermas** y **angiospermas**. Las gimnospermas son aquellas que presentan semillas desnudas. De hecho, la palabra gimnosperma quiere decir “semilla desnuda, a la vista”, pues proviene de la combinación de los términos griegos “γυμνός” (*gymnos*, que significa desnudez), y “σπέρμα”, (*sperma*, semilla). Así, las semillas de estas plantas no se forman en un ovario cerrado (esto es, un pistilo con uno o más carpelos fusionados que evolucionan a un fruto, como ocurre en las angiospermas), sino que están desnudas en las escamas de los conos. El ejemplo más típico de este grupo de plantas son las coníferas (pinos, etc...), aunque hay también otros ejemplos conocidos como el ginkgo (*Ginkgo biloba*), o las cicadas, de entre las que destaca por su valor ornamental la cica (*Cycas revoluta*, Figura 1.1), una especie de “palmera” pequeña muy común en los jardines y terrazas mediterráneos. Pese a su notable parecido externo, no hay que confundir las cicas (gimnospermas) con las verdaderas palmeras (arecáceas), pues son genéticamente bastante distantes, hasta el punto de que estas últimas ni tan siquiera pertenecen a las gimnospermas, sino que son angiospermas, el grupo que veremos a continuación.

Angiosperma, por el contrario, quiere decir “semilla cubierta, envasada”, y proviene de la combinación de las palabras griegas “αγγειον” (*angion*, vaso, ánfora, recipiente) y “σπέρμα” (*sperma*, semilla). Así, este término hace referencia a que sus óvulos (y las semillas que de ellos se deriven) están encerrados por la hoja fértil (carpelo) portadora de los óvulos. De esta forma, para que el grano de polen fecunde al óvulo, primero debe ser depositado sobre una



Figura 1.1: Cica (*Cycas revoluta*), gimnosperma.
Imagen de Seguí Simarro.



Figura 1.2: Flores de membrillo (*Cydonia oblonga*), angiosperma.
Imagen de Seguí Simarro.

superficie del carpelo especialmente preparada para ello (el estigma), en lugar de contactar directamente sobre el óvulo, que es lo que sucede en gimnospermas. Ejemplos de este grupo son la gran mayoría de vegetales que utiliza el ser humano como alimento (cereales, solanáceas, cucurbitáceas, leguminosas, etc.), muchas leñosas fuente de materias primas y productos naturales, y en general todas aquellas plantas que presentan flores estructuradas en verticilos (verticiladas). Este grupo comprende un gran número de especies, la gran mayoría de las que tienen interés agronómico, como las hortalizas, cereales, ornamentales, leguminosas o frutales (Figura 1.2).

Las angiospermas se caracterizan por poseer una enorme diversidad de hábitos, y por ocupar prácticamente todos los nichos ecológicos posibles. Por ejemplo, podemos encontrar especies angiospermas marinas, costeras, acuáticas, terrestres, tropicales, de alta montaña, pantanosas o desérticas.

Además de sus diferencias en el recubrimiento de la semilla, tan fundamentales como para dar nombre a estos dos grupos, existen otra serie de diferencias también importantes entre ellas que nos permiten distinguirlas visualmente. Por ejemplo, las gimnospermas suelen tener frutos sin cubierta carnosa y hojas en forma de aguja o espina (como las de los pinos), mientras que la angiospermas suelen producir frutos con una cubierta carnosa rodeando la semilla y hojas planas, con venaciones, y a veces coloreadas.

1.2. La alternancia de generaciones

La reproducción sexual en los organismos eucariotas se caracteriza por una alternancia de dos fases (Figura 1.3). En cada fase, los núcleos de las células que componen el organismo tienen distinta carga cromosómica, y el paso de una a otra fase está mediado por un evento concreto. Así, cuando una célula diploide sufre una meiosis, da lugar a células haploides. Al dividirse, estas darán lugar a más células haploides, incluso a un organismo completo haploide. Esta sería la fase haploide. Al final de esta fase, algunas de las células haploides se convierten en gametos, y la fusión de dos de ellos daría lugar a un cigoto diploide. Sucesivas divisiones mitóticas permitirían el desarrollo de un organismo diploide, con lo que se completaría la fase diploide, cerrándose así el ciclo de la alternancia de generaciones.

Por tanto, la alternancia de generaciones consistiría en *la aparición de dos fases o generaciones en el ciclo vital de un organismo* de reproducción sexual. Una de estas generaciones sería la diploide o *esporofítica*, en la que el individuo diploide (esporófito) crece y se desarrolla de forma vegetativa, multiplicando sus células por mitosis, hasta que alcanza un estadio de madurez reproductiva en la que se desarrollan unas estructuras denominadas *esporangios*. En los esporangios, algunas de esas células diploides, esporofíticas, en lugar de dividirse mediante la habitual mitosis, se dividen a través de meiosis, un proceso por el cual se generan células haploides. Éste es el comienzo de la generación haploide, o *gametofítica*.

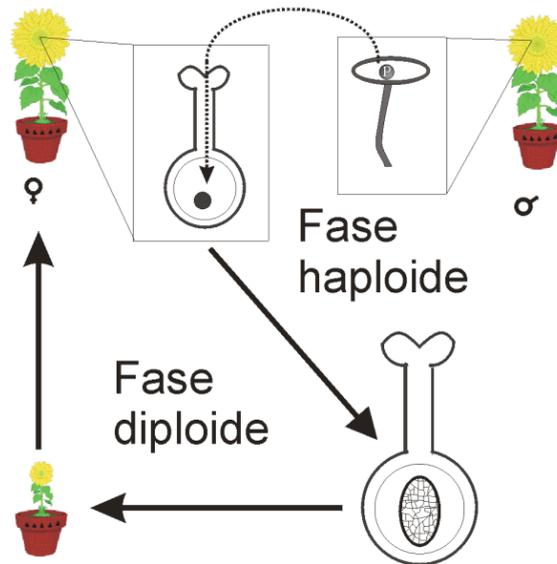


Figura 1.3: Alternancia de generaciones haploide y diploide durante el ciclo vital de un organismo. Imagen de Seguí Simarro.

Esta generación comienza con la producción de esporas haploides (n), todavía dentro del esporangio, que se multiplican mediante mitosis para dar lugar a células genéticamente idénticas, y por tanto, también haploides, que conforman el *gametófito*. Al final de esta generación, en todos los casos se producen unas estructuras especializadas llamadas *gametangios*, dentro de las cuales se desarrollan unas células haploides especiales, los gametos. Los gametófitos pueden ser bisexuales o unisexuales. Los bisexuales darán lugar a gametangios y finalmente gametos de ambos sexos, mientras que los unisexuales darán lugar a un solo tipo de gametangios y gametos. Así, dentro de los unisexuales se distinguen los gametofitos femeninos, que poseen gametangios femeninos (*arquegonios*) en los que se producen gametos femeninos, y los gametofitos masculinos que poseen gametangios masculinos (*anteridios*), en los que se generan los gametos masculinos. Una vez desarrollados ambos tipos de gametos, éstos están destinados a fusionarse con los del sexo opuesto para dar lugar al *zigoto*, ya diploide por tanto, que dará comienzo a una nueva generación esporofítica.

Las generaciones gametofítica y esporofítica pueden tener una duración mayor o menor dependiendo de la especie de eucariota de que se trate. Pero esta distinta duración no es algo casual. Muy al contrario, parece haber una clara tendencia evolutiva hacia la reducción del gametófito en cuanto a su duración, complejidad celular y autonomía, conforme escalamos en el árbol evolutivo.

Por ejemplo, en el caso de los musgos (Figura 1.4) la generación gametofítica se prolonga durante mucho más tiempo que la esporofítica, siendo el gametófito haploide la estructura adulta, verde y con hojas que se observa de forma

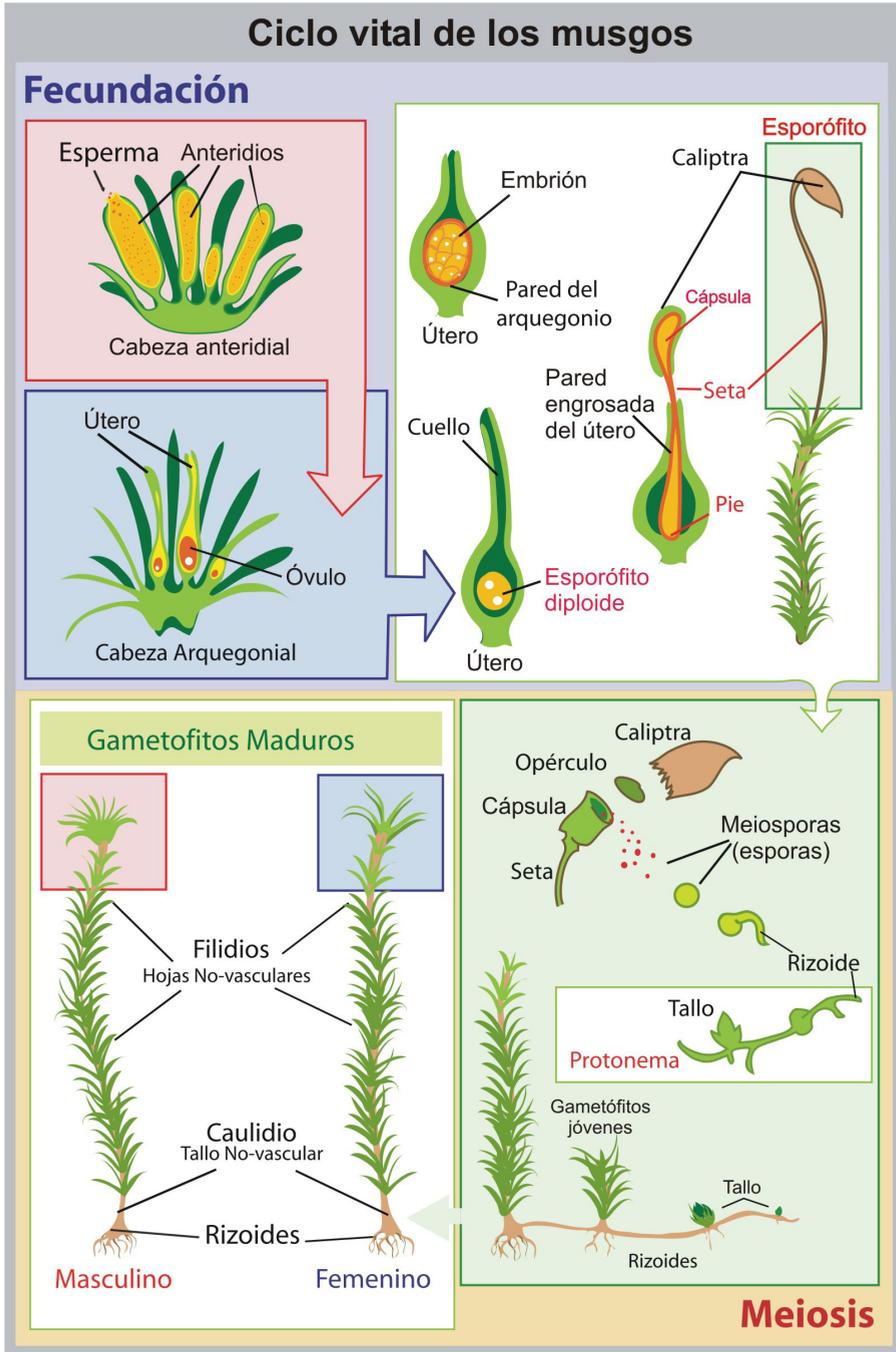


Figura 1.4: Ciclo vital de los musgos.
Adaptación de contenido libre, de dominio público,
de Wikimedia Commons. (<http://commons.wikimedia.org>).

predominante durante el ciclo vital del individuo. El esporófito diploide se desarrolla sobre el gametófito sólo durante un momento concreto de su ciclo vital para dar lugar a las esporas haploides que darán lugar a un nuevo gametófito. Otros ejemplos de ciclos predominantemente haploides pueden encontrarse en algunas algas verdes y en la mayoría de los hongos ficomicetos, en los que el organismo adulto, unicelular o pluricelular, es haploide y la fase diploide de su vida sólo se presenta en el cigoto diploide, que sufre inmediatamente meiosis para dar cuatro o más células haploides que darán origen a igual número de individuos haploides adultos.

Cuando tanto el gametófito como el esporofito son observables a simple vista como pasa en los musgos, se dice que hay una alternancia manifiesta de generaciones. Esto es también lo que sucede en los helechos, aunque en este caso el gametófito no es la estructura claramente dominante (Figura 1.5). En los helechos, la fase esporofítica (diploide) comienza con la aparición de una plántula en el *prótalo*, que acaba dando lugar la planta con hojas que constituye el esporófito en sí. En el envés de estas hojas es donde se desarrollan los esporangios, órganos donde se producen las esporas, que dan comienzo a la fase gametofítica (haploide). Las esporas germinan y dan lugar al gametófito (denominado *prótalo*), pequeño (pocos centímetros), verde y autótrofo, pero

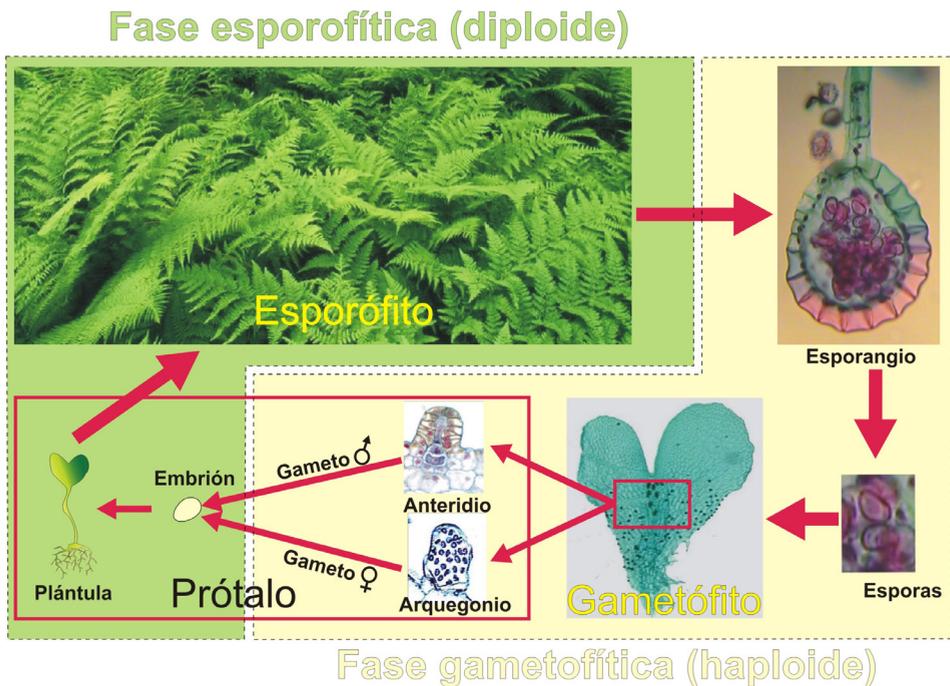


Figura 1.5: Ciclo vital de helechos.

Adaptación con imágenes de contenido libre, de dominio público, de Wikimedia Commons. (<http://commons.wikimedia.org>).

efímero. En la cara inferior del prótalo se encuentran los arquegonios y los anteridios, órganos donde se forman los gametos femeninos y masculinos respectivamente. Al fundirse ambos (fecundación), se forma un embrión (diploide ya) sobre el prótalo, que crece y germina dando lugar a la plántula (esporófito), y a una nueva fase esporofítica.

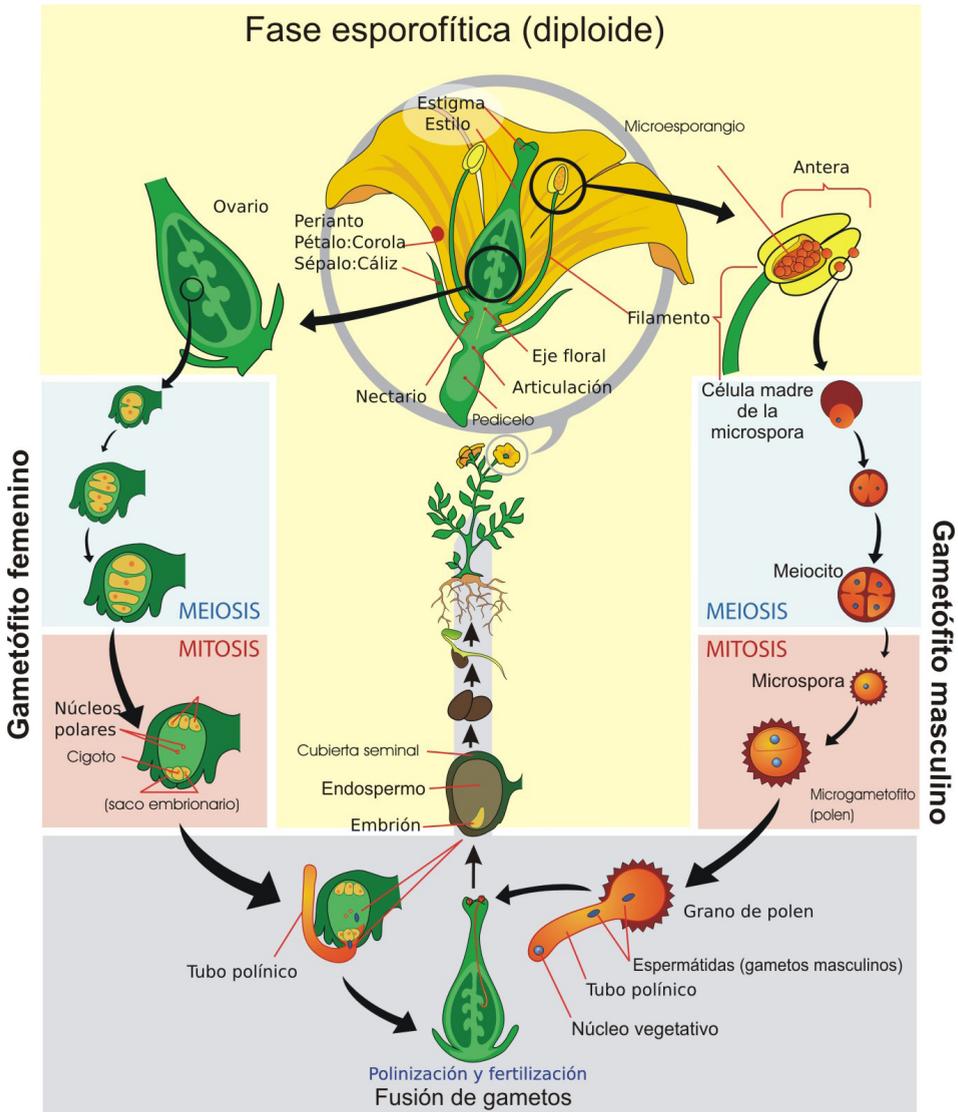


Figura 1.6: Ciclo vital de angiospermas. Adaptación de contenido libre, de dominio público, de Wikimedia Commons. (<http://commons.wikimedia.org>).

En eucariotas superiores como los animales, la fase esporofítica es ampliamente dominante, ocupando la gran mayoría del ciclo vital de la especie. Sobre o dentro del organismo diploide se desarrollan los gametófitos (*gónadas*), masculinos o femeninos, normalmente pequeños, reducidos a su mínima expresión y exclusivamente destinados a producir los gametos respectivos. En el caso que nos ocupa, el de las plantas, sucede algo parecido en cuanto que el esporófito es la estructura dominante, que prevalece durante todo el ciclo vital, y dentro de la cual se forman los gametófitos masculino y femenino. La máxima expresión de esta tendencia la encontramos en las angiospermas (Figura 1.6), donde las hojas fértiles (*carpelos*), modificadas, que van a dar lugar a los gametófitos, solo aparecen cuando la planta alcanza un cierto tamaño indicativo de su estado de madurez reproductiva. Entonces aparecen las flores, dentro de las cuales está el *megasporangio* o esporangio femenino (*pistilo*) y los *microsporangios* o esporangios masculinos (*estambres*). En ellos se da la meiosis para la formación de las esporas. Las esporas crecen y se desarrollan internamente, dando los gametófitos femenino (saco embrionario) y masculino (el grano de *polen*). La fusión del gameto femenino (*célula huevo*) con el masculino (*célula espermatida*). Dará lugar a un embrión diploide, y por tanto a un nuevo esporófito independiente y predominante. A lo largo de los próximos temas veremos con mucho mayor detalle y profundizaremos en todos los aspectos de las fases esporofíticas y gametofíticas del ciclo vital de las plantas superiores relacionados con la formación de gametos y la reproducción.

1.3. Resumen

En este tema hemos visto que existen dos tipos de plantas superiores, las angiospermas y las gimnospermas, con importantes diferencias entre ellas. También hemos visto que tanto angiospermas como gimnospermas, al igual que los musgos o los helechos y en general todas las plantas, experimentan una alternancia de generaciones durante su ciclo vital. A la generación esporofítica, diploide, le sucede la gametofítica, haploide, en la que se forman, maduran y dispersan los gametos. Al fusionarse el masculino y el femenino, comenzará una nueva generación esporofítica. La preponderancia y complejidad de cada una de estas fases van a estar ligadas a la posición de cada especie en la escala evolutiva.

1.4. Información adicional.

- Reproducción sexual - Hipertextos del Área de la Biología. www.biologia.edu.ar/reproduccion/sexual.htm
- El reino vegetal. Alternancia de generaciones. Biblioteca de agronomía, Universidad Centrooccidental Lisandro Alvarado, Venezuela. <http://bibagr.ucla.edu.ve>

TEMA 2. Reproducción en plantas

Podemos definir en concepto *reproducción* como la capacidad de todos los seres vivos de engendrar a partir de ellos, otros seres semejantes a ellos, en algún momento de su vida. A partir de esta definición, que podría englobar a las distintas formas de reproducción conocidas y a los distintos organismos que se reproducen, se podría comenzar a matizar y a especificar las distintas variantes o particularidades reproductivas que cada organismo posee como propias.

Para los seres humanos, el modo de reproducción más familiar es el sexual. Entre otras razones, porque es el único posible en nuestra especie, así como en las especies más cercanas a nosotros, los mamíferos. Todos tenemos muy asimilado que en humanos, vacas, cerdos o gatos no hay reproducción sin sexo. Entiéndase como sexo la existencia de dos tipos de individuos en una misma especie, los de sexo masculino y los de sexo femenino, cada uno portador de caracteres sexuales distintos y complementarios, siendo en términos reproductivos el más importante de estos caracteres la capacidad de producir gametos masculinos y femeninos, respectivamente. Esto es lo que se conoce como *dimorfismo sexual*. En el caso de las plantas, esto también es así. Pero no solo así. Hay más variantes dentro de la reproducción sexual. Y también hay variantes fuera de la reproducción sexual. Es posible reproducirse sin sexo. En definitiva, hay muchas más variantes reproductivas en el reino vegetal. Estas variantes reproductivas se pueden englobar en dos grandes grupos: las variantes de *reproducción sexual*, y las de *reproducción asexual*. A lo largo de este tema veremos las características principales de estos dos tipos de reproducción.

2.1. Reproducción sexual

La reproducción sexual es aquel tipo de reproducción en el que se da la fusión de gametos haploides (*singamia*) de distinto sexo (masculinos y femeninos) para producir, mediante un proceso denominado *fecundación*, un *zigoto* diploide. El cigoto al desarrollarse formará un *embrión* y éste a su vez un nuevo individuo adulto (esporófito), que volverá a generar gametos (haploides), con los que se posibilitará una nueva generación de reproducción sexual. Es decir, la reproducción sexual viene definida en primer lugar por un fenómeno exclusivo de ella, la fecundación (Figura 2.1), o fusión de gametos haploides provenientes de ambos progenitores. En el tema 11, dedicado a la fecundación y la embriogénesis, abordaremos este concepto con más detalle. Gracias a la fecundación, se forma un cigoto en el que se combinan caracteres paternos y maternos, resultando el cigoto genéticamente similar a sus progenitores y a la vez diferente a cada uno de ellos. Este hecho es una de las grandes ventajas de la reproducción sexual.

Pero ¿de donde vienen estos gametos haploides? La respuesta a esta pregunta es la segunda gran característica de la reproducción sexual: la meiosis para formar gametos reducidos, haploides (Figura 2.1). Para que a partir de las células somáticas (diploides) se originen gametos haploides, ha de tener lugar en algún momento del ciclo vital una división reduccional: una *meiosis*. Mediante

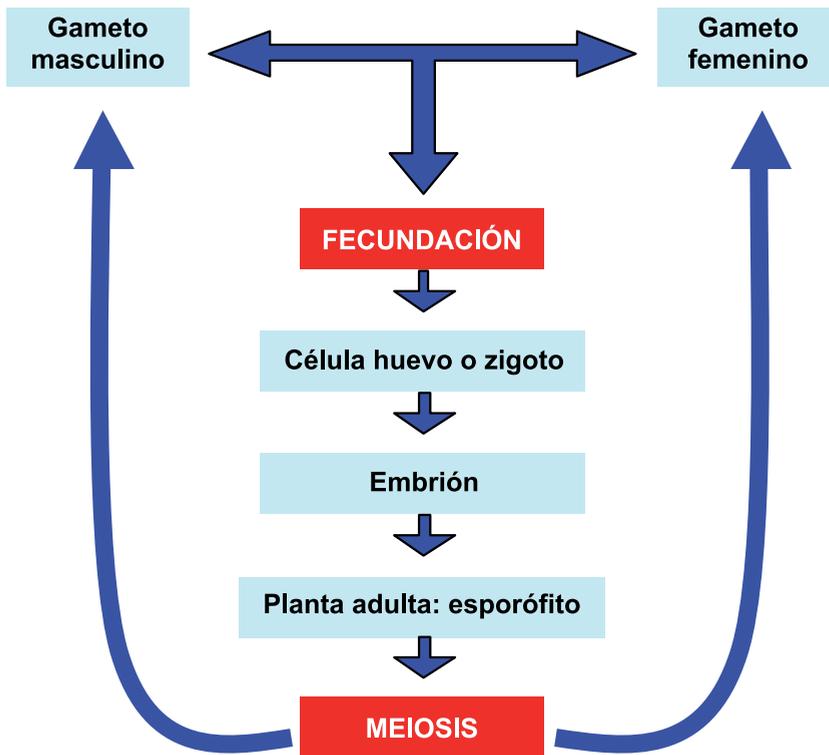


Figura 2.1: El ciclo reproductivo sexual viene determinado fundamentalmente por dos eventos: la meiosis y la fecundación. Imagen de Seguí Simarro.

meiosis se producen a partir de cada célula madre cuatro células hijas con el número cromosómico reducido a la mitad (número gamético). Si esto no sucediera, y los gametos tuvieran el mismo número de cromosomas que las células somáticas o vegetativas, el número de cromosomas de los individuos de una especie se iría duplicando con cada generación, lo cual sería inviable para la especie. Por tanto, la meiosis es un mecanismo de mantenimiento de la constancia en la carga cromosómica de los individuos de una especie. Pero también sirve para generar variación natural. Durante la meiosis, además de segregarse los cromosomas de cada complemento haploide (lo veremos con más detalle en el tema 6), también se da un proceso denominado *recombinación*, por el cual los cromosomas se intercambian información (genes) entre ellos, dando lugar a cromosomas con nuevas combinaciones de genes. Esto permite la aparición de nuevos genotipos, y por tanto nuevos fenotipos también. Es decir, es un mecanismo de generar variabilidad genética.

Por tanto, la principal ventaja que presenta la reproducción sexual, desde un punto de vista evolutivo, es que es un modo de reproducción que permite la variación por recombinación de caracteres. Esto facilita la aparición de nuevos

fenotipos, con características nuevas, algunas de las cuales pueden ser beneficiosas para la especie, y quedar fijadas por selección natural. No obstante, esta vía reproductiva tiene también sus desventajas. Por ejemplo, que los organismos que se reproducen por esta vía lo hacen más lentamente que aquellos que optan por reproducirse asexualmente. No es esta la mejor forma de ser los primeros en colonizar un nuevo hábitat. Por tanto, la reproducción sexual, en el corto plazo, no debe ser entendida como el mejor modo de reproducción posible, sino como un modo más, con sus ventajas e inconvenientes, de modo que en unas circunstancias puede ser la más favorable pero no en otras. Sin embargo, la reproducción sexual sí se ha demostrado como la mejor opción en el largo plazo, a escala evolutiva. Se cree que la reproducción sexual ha sido la clave de muchas especies para generar variación y adaptarse a los entornos terriblemente cambiantes a los que han tenido que enfrentarse a través de las distintas eras geológicas.

Al principio del tema hemos comentado que, al contrario que en mamíferos, dentro de la reproducción sexual las plantas tienen varias alternativas. Estas alternativas vienen dadas por el hecho de que puede haber individuos vegetales hermafroditas, con presencia de aparatos reproductores funcionales femeninos y masculinos en el mismo individuo. Por tanto, una planta hermafrodita puede cruzarse con otra, como hacemos los animales, o hacerlo consigo misma, es decir, autofecundarse. A estas dos opciones es a lo que se denomina *alogamia* y *autogamia*, respectivamente.

2.1.1. Alogamia

La alogamia (*xenogamia* o *fecundación cruzada*) es un mecanismo reproductor por el que un individuo, aun siendo hermafrodita, se autoimpone barreras de distinta naturaleza, para impedir que pueda fecundarse a sí mismo. Dicho de otro modo, un individuo alógamo ha de cruzarse obligatoriamente con otros individuos para formar semilla. En muchas especies, la alogamia es obligada cuando las flores hermafroditas son *autoincompatibles*, desarrollando barreras anatómicas, genéticas y fisiológicas que impiden o bien la germinación del propio polen o bien el desarrollo del tubo polínico. De entre las barreras antes mencionadas, destacan en las angiospermas las numerosas adaptaciones florales que han desarrollado a lo largo de su evolución para favorecer la alogamia. De entre ellas podemos mencionar la *dicogamia* (separación temporal de sexos), la *hercogamia* (separación espacial de sexos), la presentación secundaria de polen, la *diclinia* y la *autoincompatibilidad*. Las veremos en el tema 9.

La alogamia es el sistema de reproducción sexual vegetal más conocido, y desde un punto de vista evolutivo, es el que mejor garantiza el éxito de una especie, pues elimina la posibilidad de endogamia, favorece la aparición de nuevas combinaciones alélicas dentro de una población, y en definitiva es una fuente de variabilidad genética en la especie, garantizando la posibilidad de sobrevivir a los cambios de medio ambiente.

2.1.2. Autogamia

La autogamia (o autofecundación) es un sistema de reproducción sexual en el que un individuo preferentemente se fecunda a sí mismo. Al contrario que la alogamia, la autogamia es un sistema preferente, pero no exclusivo. Muy raramente la autogamia es el único mecanismo. De hecho, todas las especies descritas como autogamas obligadas poseen unos niveles muy bajos de alogamia. Esto es necesario para asegurar un flujo génico entre poblaciones y garantizar la unidad de la especie. Es fácil intuir que si una especie fuera exclusivamente autogama, a la larga estaría condenada al fracaso por no intercambiar genes con el resto. Sería lo más parecido a una reproducción asexual, pese a haber fecundación. Por ello, cuando se habla de especies autogamas, en realidad nos referimos a especies predominantemente autogamas, pero siempre con un cierto grado de alogamia. Cuando la alogamia no es rara se dice que son *autogamas facultativas* u *opcionales*.

A pesar de sus inconvenientes como modo único de reproducción, la autogamia es una estrategia útil en un momento dado cuando existe un pequeño número de individuos por área, ya que es más importante asegurarse el éxito de la propagación que la producción de nuevos genotipos. Y es que la autogamia asegura una máxima eficiencia en la reproducción, ya que el polen no ha de recorrer grandes distancias, ni estar sometido a inclemencias atmosféricas o al capricho del polinizador. En el mejor de los casos, tan solo ha de caer de la antera al estigma que hay justo debajo, sin que la flor se llegue ni tan siquiera a abrir (cleistogamia). Aunque sea a costa de la variabilidad genética, es pues la mejor manera de asegurar la producción de semilla. Por esta razón, las plantas de especies autógamas son por lo general anuales, con flores pequeñas, inconspicuas, con menor cantidad de polen, con piezas florales reducidas, (reducción en el número y tamaño de los estambres y modificaciones del perianto) y sin atracción alguna para los agentes polinizadores, ni fragancia ni néctar. No lo necesitan.

La autogamia está muy difundida entre malezas, plantas pioneras y especies insulares, que necesitan la fructificación de individuos aislados, que utilizan esta herramienta genética para que los individuos mejor adaptados colonicen nuevos nichos ecológicos. Se da también en gramíneas (cereales) o violetas.

2.2. Reproducción asexual.

La reproducción asexual es un tipo de reproducción en el que no se forman gametos, ni cigotos, ni hay meiosis, ni fecundación. Generalmente ocurre con la multiplicación de células somáticas (de origen no gamético), que generan nuevas células somáticas mediante divisiones mitóticas (sin recombinación). Al no haber fusión de gametos ni recombinación, los descendientes son genéticamente idénticos (clones) al único parental (excluyendo que ocurra alguna mutación).

La capacidad de las plantas para reproducirse asexualmente tiene su base en el concepto biológico de la *totipotencia celular*. La totipotencia es la potencialidad de una célula para especializarse en virtualmente cualquier tipo celular de un organismo. Una célula totipotente sería como un libro en blanco. En función de quien lo escriba podrá acabar como un libro de poemas, un libro de texto, una novela, un cómic o un ensayo. La capacidad totipotente de una especie está íntimamente relacionada con la de reproducirse asexualmente. Por eso, las plantas pueden reproducirse asexualmente porque tienen la enorme ventaja de que cualquiera de sus células, aunque ya esté diferenciada para ser parte de una hoja, raíz o tallo, es capaz de revertir el proceso de diferenciación original y volver a un estado “embrionario”, totipotente, si se dan las condiciones adecuadas.

Igual que hemos visto que la reproducción sexual tiene ciertas ventajas y desventajas, la asexual tiene también de ambas. Desde un punto de vista biológico, la vía asexual suele ser más rápida que la sexual, de modo que es útil a corto plazo para colonizar un nuevo hábitat antes que las especies competidoras. Se acaba antes propagándose vegetativamente que esperando a ser polinizada y fecundada, formar fruto y semilla dentro de él, y después dispersar y germinar la semilla. Bajo el prisma aplicado de la mejora vegetal, la reproducción asexual permite una velocidad mayor de generación, con lo que podemos obtener plantas adultas y productivas con menos recursos y en menos tiempo. Esto es especialmente útil en especies en las que la reproducción sexual, por semilla, es especialmente complicada. Es el caso de la patata (*Solanum tuberosum*). Desde hace siglos, el cultivo de la patata se basa en trocear patatas de modo que en cada trozo haya un pequeño brote (yema) y en sembrar los trozos para que cada uno regenere una nueva mata. Además, la vía asexual permite mantener invariables aquellos caracteres de interés a través de generaciones. Esta es la base para la reproducción de muchas especies vegetales de interés agronómico que, además de permitirnos perpetuar los caracteres de interés a lo largo de generaciones y evitar que se diluyan en la descendencia, resultan a menudo mucho más baratas de reproducir por vía vegetativa (asexual) que por vía sexual.

En cuanto a las desventajas, la reproducción asexual tiene sobre todo una, pero trascendental. Evolutivamente, las especies que adoptaran este modo de reproducción de forma exclusiva estarían condenadas al fracaso. Al no haber recombinación ni fusión de gametos procedentes de individuos diferentes, no habría mezcla de caracteres, ni aparición de nuevas combinaciones. No habría capacidad de adaptación, en definitiva. Mientras la población o la especie permaneciera en las condiciones a las que está adaptada, y estas condiciones se mantuvieran invariables, todo iría bien. Pero tan pronto estas cambiaran (cosa que lo largo de los siglos sucede frecuentemente) y supusieran un nuevo reto biológico, la especie comenzaría su extinción, por ser incapaz de hacerle frente.

Para seguir leyendo haga click aquí