BOL. SOC. BOT. MÉXICO 30:121-126 (1969)

LAS GRAMINEAS DIOICAS DE MEXICO¹JOHN R. REEDER²

La dioecia sexual es un mecanismo perfectamente establecido entre los animales, y constituye la condición normal de todos los vertebrados. En las plantas superiores, por el contrario, es un fenómeno de tan extraordinaria rareza que podemos concluir que se trata más bien de algo malogrado. Un examen de las fanerógamas, hecho por Yampolsky y Yampolsky (1922), mostró que solamente un cinco por ciento de los géneros eran completamente dioicos, aunque algunas especies dioicas pueden encontrarse en un setenta y cinco por ciento de las familias. Aún nos falta una explicación satisfactoria para esta diferencia tan considerable que existe al respecto entre las plantas y los animales superiores, pero podemos concluir que la movilidad espontánea, la alimentación heterotrófica y el límite de duración en la vida de los animales, son factores que contribuyen a este hecho.

Aunque la dioecia es relativamente rara en las plantas superiores, debemos recordar que han surgido otros mecanismos que aseguran la fecundación alógama. Entre éstos se cuenta la heterostilia, la proterandria, la proteroginia, y la autoincompatibilidad. Existe un gran número de plantas con flores, naturalmente, en las cuales se presenta normalmente la autofertilización, y en las cuales no existe obstáculo ninguno para la unión de los gametas masculinos y femeninos en el mismo individuo y en la misma flor.

La genética formal de la herencia de la dioecia fue establecida a principios de este siglo por Correns (1917), quien cruzó cucurbitáceas del género *Bryonia* estaminadas y pistiladas, y mostró que el dimorfismo sexual se heredaba según el esquema del retrocruzamiento mendeliano: un sexo (heterogamético) que produce dos tipos de gametos (los que determinan el sexo masculino y los que determinan el sexo femenino) en iguales proporciones, y el otro sexo (homogamético) que produce solamente un tipo de gameto. Muy poco después se descubrieron cromosomas sexuales heteromórficos, lo cual vino a comprobar la base citológica del proceso.

Según Westergaard (1958), la existencia de los cromosomas sexuales heteromórficos sólo ha podido ser comprobada entre las plantas superiores, de una manera convincente, en tres familias, cuatro géneros, y trece especies. Además, ha sido

¹ Dirección actual: University of Wyoming, Laramie, E.U.A.

² Universidad de Yale, New Haven Connecticut, E.U.A.

señalada en forma dudosa para cuarenta especies que representan treinta géneros y veinticuatro familias. No hay noticia de ninguna naturaleza en lo que se refiere a las Gramíneas. Este autor indica que, aún entre los animales superiores, en los cuales la dioecia es mucho más antigua y más definitivamente establecida, la existencia de los cromosomas sexuales nunca ha podido ser comprobada entre los reptiles, peces y aves. En estos casos, por lo tanto, no tenemos una explicación satisfactoria en lo que se refiere al mecanismo de la herencia de la dioecia sexual.

En las gramíneas, que constituyen la cuarta entre las familias más grandes de las fanerógamas y que incluye más de quinientos géneros) hay solamente veintidos géneros que contienen especies dioicas. Es de notar que todos ellos, excepto tres (*Leucopoa*, *Spinifex*, y *Zygochloa*), son autóctonos del hemisferio occidental. Swallen y Hernández X. (1961) han señalado diez géneros dioicos, como pertenecientes a la flora mexicana. Después de esa fecha han sido encontrados y descritos cuatro géneros más en la República Mexicana, y se ha establecido que otro género dioico es indígena de ese país. De esta manera, el número total de géneros dioicos de gramíneas, que son autóctonos de México, suman quince en la actualidad, o sea, más de dos terceras partes del número de géneros dioicos para todo el mundo. Nueve de estos géneros (*Allolepis*, *Buchlomimus*, *Cyclostachya*, *Distichlis*, *Jouvea*, *Monanthochloë*, *Neeragrostis*, *Sohnsia*, y *Reederchloa*) parecen ser rigurosamente dioicos. En los otros (*Buchloë*, *Gynerium*, *Opizia*, *Pringlechloa*, *Scleropogon*, y *Soderstromia*) se presentan a veces inflorescencias estaminadas y pistiladas en la misma planta. Debemos agregar que cinco de estos géneros (*Buchlomimus*, *Cyclostachya*, *Pringleochloa*, *Sohnsia*, y *Reederchloa*), todos ellos monotípicos, son al parecer endémicos de México. Otro punto de interés, que podemos mencionar, es el de que todos los géneros dioicos mexicanos, excepto uno (*Gynerium*), pertenecen a la subfamilia Eragrostoideae.

Cuando consideramos la evolución de la dioecia en las plantas superiores, llegamos a la conclusión de que la bisexualidad es un fenómeno primitivo, y que las especies dicicas se han desarrollado a través de los procesos de las mutaciones y de la selección natural. Las especies unisexuales pueden diferir de las bisexuales solamente en haber desarrollado un mecanismo que suprime las potencialidades de un sexo. Westergaard (1958) ha sugerido que la dioecia puede desarrollarse en plantas hermafroditas por medio del esquema que nos es familiar a través de los estudios de la genética bioquímica. Se ha podido demostrar por las investigaciones hechas en los organismos inferiores que la síntesis de los aminoácidos esenciales y de las vitaminas se lleva a cabo a través de una serie de pasos intermedios, cada uno catalizado por una enzima específica, cuya acti-

vidad puede situarse bajo el control de un gene específico. Si suponemos que M sea el producto final, cuya síntesis puede pasar a través de diez etapas ($m_1, m_2 \dots m_{10}$), y que F sea otro producto final que requiere diez genes diferentes ($f_1, f_2 \dots f_{10}$), para la síntesis de M y F, todos los genes m y f deben hallarse presentes. Si falta un gene m, el producto M no podrá ser sintetizado. De la misma manera, si falta un gene f, el producto F será imposible de sintetizar. Ahora bien, si hacemos que M represente lo masculino y F lo femenino, podemos darnos cuenta que si se hallan presentes todos los genes m y f, la planta será bisexual. Si un gene m falta o es suprimido, entonces la planta será femenina. Si, por el contrario, falta un gene f, la planta será masculina. De acuerdo con este esquema podemos ver que la diferencia de solamente un gene puede determinar el que la planta sea estaminada o pistilada.

En el maíz las clases dioicas han sido sintetizadas experimentalmente combinando dos mutaciones que se presentaban en esta planta que es normalmente monoica. Jones (1932, 1934) combinó la mutación "silkless" (sk)¹ con "tassel seed" (ts_2)², y produjo los siguientes resultados:

Masculino: $sk/sk, Ts_2/ts_2$
 Femenino: $sk/sk, ts_2/ts_2$

Emerson (1932) combinó la mutación de "barren stalk" (ba)³ con una mutación "tassel seed" diferente (ts_3). En este caso, el gene para "tassel seed" se encuentra dominante. Sus combinaciones fueron las siguientes:

Masculino: $ba/ba, ts_3/ts_3$
 Femenino: $ba/ba, Ts_3/ts_3$

Es de interés notar que en estas dos clases sintéticas de maíz dioico, tal como se ha presentado en el caso hipotético mencionado, las plantas estaminadas y pistiladas se diferencian sólo en un gene único.

Un examen de los pastos dioicos nos permite concluir que la selección natural opera principalmente en las plantas pistiladas. Aún en esos casos en que las modificaciones que se obtienen en las inflorescencias pistiladas sean ostentosas, las estaminadas mantienen usualmente una apariencia similar a la de sus parientes hermafroditas más cercanos. Las principales tendencias hacia la especialización parecen ser las siguientes:

¹ Sin producción de estigmas (pelos).

² Reemplazamiento de flores estaminadas por flores pistiladas en la panoja.

³ Sin producción de jilotes en el tallo.

1. Hacia el acortamiento del tallo portador de la inflorescencia pistilada, dándole de esa manera una mayor protección con las hojas, y poniéndola en una situación más favorable para atrapar el polen transportado por el viento.

2. Hacia el desarrollo definido de aristas, pelos, cerdas, etc. en las espiguillas pistiladas, que al parecer ayudan en la diseminación de las semillas.

3. Hacia la desarticulación de espiguillas o inflorescencias en las plantas pistiladas, con ventajas que son sin duda obvias.

Sería de esperar que en las especies en las cuales la dioecia ha sido desarrollada sólo recientemente, las plantas estaminadas y pistiladas escasamente se diferencian las unas de las otras, con la excepción de que en una de tipo (♀) no se desarrollarían estambres funcionales; mientras que en otra de tipo (♂) no produciría pistilos funcionales. Ninguna de las gramíneas mexicanas se ajusta a esta descripción en forma precisa, pero dicha condición puede verse en algunas de las especies de *Poa*, por ejemplo *P. macrantha* Vasey, que crece en la costa del Pacífico en los Estados Unidos de América. Entre las gramíneas mexicanas *Sohnsia* es probablemente el mejor ejemplo, aunque aún aquí se ha presentado una pequeña divergencia. Las plantas estaminadas y pistiladas se parecen mucho cuando están en flor, pero las espiguillas pistiladas son un poco más grandes con aristas un tanto más largas y una más abundante pubescencia. *Gynerium* y *Monanthochloë* son otros dos géneros en los cuales se ha operado solamente una moderada cantidad de dimorfismo sexual.

En una especie en la cual los sexos han estado separados por un largo período de tiempo, podríamos esperar que las inflorescencias estaminadas y pistiladas habrían de diferir grandemente, y que las pistiladas habrían de estar más o menos ocultas entre las hojas. *Buchloë* y *Pringleochloa* son probablemente los ejemplos más extremos que pueden encontrarse entre las gramíneas de la flora mexicana.

Entre los extremos de especialización, tal como pueden ejemplificarse con *Poa*, por un lado, y *Buchloë*, por otro, puede observarse que las tendencias más importantes varían en forma bastante independiente. Este hecho era de esperarse y concuerda con la muy conocida observación de que la evolución orgánica puede proceder por grados diferentes en diferentes partes del mismo organismo. En *Scleropogon*, *Soderstromia*, *Cycostachya*, y *Jouvea straminea* las inflorescencias estaminadas y pistiladas son notablemente diferentes y, sin embargo, se producen en tallos de más o menos la misma longitud. En *Opizia* las espiguillas e inflorescencias son también muy dimorfas, pero los racimos femeninos se producen en tallos notoriamente más cortos que los portadores de los racimos masculinos. Una condición similar se encuentra en *Jouvea pilosa*. En

contraste con éstas, las espiguillas estaminadas y pistiladas de *Reederochloa* son muy parecidas, pero la inflorescencia femenina se halla oculta por las hojas, mientras que la masculina descuelga por encima de ellas. En *Distichlis* las espiguillas son tal vez menos dimorfas, y aunque las inflorescencias femeninas aparecen usualmente en tallos más cortos que los de la masculina, la diferencia es generalmente menos notable que en *Reederochloa*.

En resumen, hemos señalado que existen más géneros de gramíneas dioicas en México que en ningún otro país del mundo. Al parecer esta área geográfica ha sido un centro importante para la evolución de la dioecia en las gramíneas. Hemos querido sugerir también la forma en que se ha desarrollado el dimorfismo sexual, y cuáles son las tendencias más importantes hacia la especialización. Se continúan haciendo investigaciones con estas gramíneas, con la esperanza de aprender más acerca de todos los aspectos de estas taxa, y, tal vez, aportar más luz al problema fascinante de la evolución de la dioecia en las plantas.

LISTA DE LOS GÉNEROS DIOICOS DE MÉXICO JUNTAMENTE CON SU AUTOR Y CITA BIBLIOGRÁFICA

- ALLOLEPIS Soderstrom & Decker, Madroño 18: 34. 1965.
 BOUTELOUA Lagasca, Varied. Cienc. Lit. & Art. 2(4): 134. 1805.⁴
 BUCHLOË Engelm., Trans. Acad. Sci. St. Louis 1: 432, 1859, non. conserv.
 BUCHLOMIMUS Reeder & Rzedowski, Brittonia 17:29. 1965.
 CYCLOSTACHYA J. & C. Reeder, Bull. Torrey Bot. Club 90: 195. 1963.
 DISTICHLIS Raf., Jour. de Phys. 89: 104. 1819.
 GYNERIUM Humb. & Bonpl., Pl. Aequin. 2: 105. 1809.
 JOUVEA Fourn., Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 15: 475. 1876.
 MONANTHOCHLOË Engelm., Trans. Acad. Sci. St. Louis 1: 436. 1859.
 NEERAGROSTIS Bush, Trans. Acad. Sci. St. Louis 13: 178. 1903.
 OPIZIA Presl, Rel. Haenk. 1: 293. 1830.
 PRINGLEOCHLOA Scribn., Bot. Gaz. 21: 137. 1896.
 REEDEROCHLOA Soderstrom & Decker, Brittonia 16: 334. 1964.
 SCLEROPOGON Philippi, Anal. Univ. Chile 36: 205. 1870.
 SODERSTROMIA Morton, Leaflets Western Bot. 10: 327. 1966.

⁴ Hasta ahora se conoce solamente una especie dioica, *B. chondrosioides* (H.B.K.) Benth. ex S. Wats., en este género. Probablemente éste representa un ejemplo de ginodioecia, porque las poblaciones consisten de plantas pistiladas y hermafroditas. (cf. Reeder J. R. & C. G. Reeder, Brittonia 18: 188-191. 1966).

- Fourniera* Scribn., U. S. Dept. Agric. Div. Agrost Bull. 4: 7. 1897, non *Fourniera* Bommer, Bull. Soc. Bot. France 20: xix. 1873; Ann. Sci. Nat. (Paris) V. 18: 349. 1873.
- SOHNIA Airy-Shaw, Kew Bull. 18: 272. 1965.
- Calamochloa* Fournier, Bull. Soc. Bot. France 24: 178. 1877, non *Calamochloë* Reichenbach, Consp. Reg. Veg. 52. 1828.
- Eufournia* Reeder, Brittonia 19: 244. 1967.

LITERATURA CITADA

- CORRENS, C. 1928. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaft (herausg. E. Baur & M. Hartmann) 2(3):1-138.
- EMERSON, R. A. 1932. The present status of maize genetics. Proc. 6th Internat. Congress Genetics (Ithaca) 1:141-151.
- JONES, D. F. 1932. The interaction of specific genes determining sex in dioecious maize. Proc. 6th Internat. Congress Genetics (Ithaca) 2:104-107.
- JONES, D. F. 1934. Unisexual maize plants and their bearing on sex differentiation in other plants and animals. Genetics 19:552-567.
- SWALLEN, J. R. & E. HERNÁNDEZ X. 1961. Clave de los géneros mexicanos de gramíneas. Bol. Soc. Bot. México 26:52-118.
- WESTERGAARD, M. 1958. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. Advances in Genetics 9:217-281.
- YAMPOLSKY, C. & H. YAMPOLSKY. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. Bibl. Genet. Lpz. 3:1-62.